

ZOOLOGISCHE JAHRBÜCHER.

ABTEILUNG

FÜR

ANATOMIE UND ONTOGENIE
DER TIERE.

HERAUSGEGEBEN

VON

PROF. DR. J. W. SPENDEL

IN GIESSEN.

EINUNDZWANZIGSTER BAND.

MIT 43 TAFELN UND 76 ABBILDUNGEN IM TEXT.



JENA,
VERLAG VON GUSTAV FISCHER.

1905.

Alle Rechte, namentlich das der Übersetzung, vorbehalten.

1608

Inhalt.

Erstes Heft.

(Ausgegeben am 13. Dezember 1904.)

	Seite
TORNIER, GUSTAV, Bau und Betätigung der Kopflappen und Halsluftsäcke bei Chamäleoncn. Mit Tafel 1 und 2 und 6 Abbildungen im Text	1
GOLDSCHMIDT, RICHARD, Der Chromidialapparat lebhaft funktionierender Gewebszellen. (Histologische Untersuchungen an Nematoden II.) Mit Tafel 3—8 und 16 Abbildungen im Text	49
GOETTE, A., Über den Ursprung der Lungen. Mit 6 Abbildungen im Text	141
V. REITZENSTEIN, W., Untersuchungen über die Entwicklung der Stirnagen von <i>Periplaneta orientalis</i> und <i>Cloëon</i> . Mit Tafel 9 bis 10 und 8 Abbildungen im Text	161

Zweites Heft.

(Ausgegeben am 26. Januar 1905.)

GENTHE, KARL WILHELM, Some Notes on <i>Alcippe lampas</i> (HANC.) and its Occurrence on the American Atlantic Shore. With plate 11—12	181
OSBORN, HENRY LESLIE, On the habits and structure of <i>Cotylaspis insignis</i> LEIDY, from Lake Chautanqua, New York, U. S. A. With plate 13—15 and 1 figure in the text	201
STEVENS, N. M., Further Studies on the Ovogenesis of <i>Sagitta</i> . With plate 16	243
ZARNIK, BORIS, Über die Geschlechtsorgane von <i>Amphioxus</i> . Mit Tafel 17—21 und 17 Abbildungen im Text	253
MEYER, EDUARD, Theoretische Betrachtungen über die ersten Anfänge des ambulacralen Wassergefäßsystems der Echinodermen und die Abstammung ihrer bilateralen Vorfahren. Mit 5 Abbildungen im Text	339

Drittes Heft.

(Ausgegeben am 12. Mai 1905.)

	Seite
DOWNING, E. R., The spermatogenesis of Hydra. With plate 22—24	379
POHL, HERMANN, Über den feinern Bau des Genitalsystems von Polycera quadrilineata. Mit Tafel 25—26 und 2 Abbildungen im Text	427
LANG, P., Über den Bau der Hydrachnidenaugen. Mit Tafel 27—28 und 3 Abbildungen im Text	453
SNETHLAGE, E., Über die Frage vom Muskelansatz und der Herkunft der Muskulatur bei den Arthropoden. Mit Tafel 29—30 und 3 Abbildungen im Text	495
BÖSENBERG, HANS, Beiträge zur Kenntnis der Spermatogenese bei den Arachnoiden. Mit Tafel 31—33	515

Viertes Heft.

(Ausgegeben am 1. Juni 1905.)

SCHUBMANN, WILHELM, Über die Eibildung und Embryonalentwicklung von Fasciola hepatica L. (Distomum hepaticum RETZ.). Mit Tafel 34—35	571
GOLDSCHMIDT, RICHARD, Eireifung, Befruchtung und Embryonalentwicklung des Zoogonus mirus LSS. Mit Tafel 36—38 und 1 Abbildung im Text	607
NIERSTRASZ, H. F., Kruppomenia minima und die Radula der Solenogastren. Mit Tafel 39—41 und 7 Abbildungen im Text	655
HEATH, HAROLD, The Morphology of a Solenogastre. With Plates 42—43 and 1 figure in the text	703

*Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.*

Bau und Betätigung der Kopflappen und Hals- luftsäcke bei Chamäleon.

Ein Beitrag zur Biotechnik

von

Gustav Tornier in Berlin.

Mit Tafel 1 u. 2 und 6 Abbildungen im Text.

Das Fachwerk der Arbeit.

Angaben über das Bewegen der Kopflappen bei Chamäleon.

Kap. I. Die drei Halsluftsäcke gewisser Chamäleon.

Kap. II. Anatomie des Luftröhrensacks.

Kap. III. Physiologie des Luftröhrensacks.

Kap. IV. Biologische Aufgaben des Luftröhrensacks.

Kap. V. Anatomie der Kopflappensäcke.

a) Tuba eustachi.

b) Mittelohrraum.

c) Kopflappen und Achselraum.

Kap. VI. Physiologie der Kopflappensäcke.

a) Das Arbeiten der Tuba eustachi.

b) Das Füllen der Kopflappensäcke.

c) Experimentelle Versuche an den Kopflappen von Chamäleon.

d) Das Entleeren der Kopflappensäcke.

Kap. VII. Das Zusammenarbeiten der drei Luftsäcke.

Zu dem vielen Absonderlichen, das bei der Reptiliengattung *Chamaeleo* gefunden wird, gehört auch, daß viele Arten dieser Gattung an jeder Hinterkopfseite einen Kopflappen haben, der bewegt werden kann. Derartige 2 Kopflappen eines Tieres erscheinen im Maximum ihrer Ausbildung als mächtige Hautfalten, die in Lage, Form und Bewegung der Ohrmuschel großohriger Säugetiere täuschend ähnlich sind, und liegen in der Ruhe dem Hals des Chamäleons dicht an, während sie aufgerichtet senkrecht vom Kopf abstehen, wie das Fig. 1 u. 2. Taf. 1 erkennen lassen, wo ein und dasselbe *Chamaeleo monachus* in Vorderansicht zuerst mit Kopflappen abgebildet ist, welche dem Kopf anliegen, dann in Fig. 2 mit aufgerichteten Kopflappen (*a*). Außerdem zeigt übrigens das Tier in dieser zweiten Abbildung noch mäßig verstärkte Ausdehnung seiner Kehlhaut (*d*), welche durch teilweises Aufblähen eines darüber liegenden Luftröhrensacks erzielt wurde.

Es ist ferner sehr charakteristisch, daß bei jedem Kopflappen die nach außen schauende Seite in Struktur und Charakter der Rückenhaut des Tieres entspricht, während dagegen ihre dem Körper des Chamäleons zugewandte Anlegeseite zwar auch die Spezialcharaktere der Rückenhaut des Tieres zeigt, aber ganz zart und weichhäutig ist und von vielen dehnbaren Hautfurchen durchzogen wird, so daß selbst am abgeschnittenen Kopflappen Außen- und Anlegeseite ohne jede Schwierigkeit zu erkennen sind. Bei vielen Chamäleon-Arten fehlen andererseits aber diese Kopflappen ganz, und bei einer dritten Gruppe dieser Gattungsgenossen kann man ihre Phylogenese genau verfolgen. Eine solche Reihe beginnt z. B. mit *Chamaeleo gracilis*, bei welchem die Kopflappen erst im Entstehen begriffen sind, d. h. 2 Hautabschnitte darstellen, welche schon strukturell verschieden sind, sich aber nur dann zu einer Hautfalte zusammenlegen, wenn das Tier den Kopf nach der entsprechenden Seite dreht; bei *Chamaeleo dilepis roperi* sind dagegen die Kopflappen in der Ruhe bereits kleine Hautfalten, die bei *Chamaeleo dilepis typicus* zu mäßiger bis sehr beträchtlicher Größe fortgebildet werden.

Daß diese Kopflappen beweglich sind, erfuhr ich zum erstenmal durch eine Mitteilung von STUHLMANN, die in meinem Buch „Die Kriechtiere Deutsch Ost-Afrikas“ 1897, p. 48 abgedruckt ist. Nach dieser Mitteilung erfolgt „bei *Chamaeleo dilepis* in der Erregung Aufspreizen der Hinterhauptslappen und Aufblähen des Kehlsacks, verbunden mit Anstemmen der Zunge vom Mundinnern aus an die

Kehlhaut, wodurch die orangefarbenen Längsfalten der Kehle herauskommen; auch faucht das Tier alsdann stark.“

Dann erhielt ich durch den Freund und Beobachter lebender Reptilien Herrn JOHANNES BERG in Lüdenscheid auf meine Bitte eine briefliche Beschreibung der Kopflappenbewegung von *Chamaeleo melleri* GRAY, das er lebendig zu beobachten die Freude hatte. Diese Angaben sind folgende:

„Ich habe täglich Gelegenheit, beim lebenden Tiere die Bewegungen der Hinterhauptslappen zu beobachten. da diese jede Erregung des Tieres anzeigen. Merkwürdigerweise richtet sich stets jenes Pseudoohr zuerst auf, welches dem Auge, welches eine Störung bemerkt, entgegengesetzt ist; nur wenn die Störung längere Zeit andauert, richtet sich auch der 2. Lappen in rechtem Winkel am Kopfe auf. Gleichzeitiges Aufrichten der Kopflappen findet dagegen nur statt, wenn die Störung von vorn kommt, also von beiden Augen fast a tempo bemerkt wird.

Jede Eidechse von *Lacerta viridis*-Größe ist instande *Chamaeleo melleri* durch ihr Nahen in Furcht oder Zorn zu versetzen, das Chamäleon hebt sich hoch auf seine Beine, bläht den Körper zu einer gewaltigen, intensiv gefärbten Scheibe auf, richtet die Ohren auf und wendet den Kopf mit geschwellenem Zungensack und aufgesperrem Rachen fauchend dem vermeintlichen Angreifer zu. Das Tier bietet dann dasselbe Bild wie *Chamaeleo vulgaris* oder *pardalis*, nur sieht die Sache bei seiner riesigen Größe weit grotesker aus, ein Eindruck, der durch die bekannte hin und her schwingende Bewegung des Tieres noch erhöht wird, wobei es sich, wenn es sehr arg geängstigt wird, auf die Hinterbeine erhebt. In geringerm Maß bewegen sich die „Ohren“ auch dann, wenn *Chamaeleo melleri* ein Beutetier (*Acridium*) erblickt, und auch bei Kaubewegungen gehen sie etwas auf und nieder, und zwar in einem Winkel von 45° , während sie, wie schon erwähnt, bei großer Erregung in rechtem Winkel vom Kopfe abstehen.“

Über die Ursachen dieses Kopflappenaufrichtens hatte Herr BERG nur Vermutungen; er war zuerst geneigt anzunehmen, daß die Kopflappen durch eigene Muskulatur aufgerichtet würden, kam später aber zu der Überzeugung, daß es vermittels der Kaumuskel geschehe.

Dann fand ich ganz kürzlich in den „Blättern für Aquarien- und Terrarienkunde“ 1902, p. 241 die Angabe von SCHERER, daß ein von ihm gefundenes *Chamaeleo dilepis*, nachdem es vom Baume

geschüttelt war, aufrecht auf beiden Hinterbeinen stand, während es die Vorderbeine senkrecht, wie betend, gegen den Himmel hob und seine ungemein großen Kopflappen wie Ohren spreizte; nach welcher Beschreibung dann LORENZ MÜLLER eine Zeichnung geliefert hat.

Endlich sei hier noch folgender Auszug aus einem Privatbrief des Herrn Prof. Dr. VOELTZKOW über *Chamaeleo vulgaris* in Britisch Ost-Afrika mitgeteilt: „Bei Chamäleonten habe ich beobachtet, daß die Hautlappen am Kopfe beim Zorn aufgerichtet werden, das ist ja das, was Sie vermutet haben.“

Ganz gut hat dann noch JOHANN VON FISCHER (in: Zool. Garten, V. 23, p. 4 ff., 39 ff., 70 ff. und „Das Terrarium“, p. 207—220) die Lebensäußerungen von *Chamaeleo vulgaris* beobachtet, doch versuchte er nicht, seine rein biologischen Befunde auf anatomische und physiologische Grundlagen zurückzuführen, und deshalb sind seine Angaben nur zum Teil genau und seine Befunde nur als biologische Einzeltatsachen von Wert.

Kapitel I.

Die drei Halsluftsäcke gewisser Chamäleonen.

Da seit 1897 durch STUHLMANN'S Angaben festgestellt war, daß die Chamäleon-Arten, welche Kopflappen haben, diese auch bewegen können, war mein Bestreben, festzustellen, auf welche Weise und durch welche Mittel diese Bewegungen erfolgen. Die von mir deshalb zuerst angestellten anatomischen Untersuchungen solcher Kopflappen ergaben aber ein mehr negatives als positives Resultat, denn es wurde damals nur folgendes festgestellt: Unmittelbar unter den Kopflappen lag zuerst ein sehr lockeres Bindegewebe, in welches Muskelfasern und elastische Bindegewebsfasern eingestreut waren. Es schien mir dieses Gewebe aber nicht in Beziehung zu den Kopflappen zu stehen, und WIEDERSHEIM, der es ebenfalls, und zwar bei *Chamaeleo vulgaris* und *monachus* gesehen hat, war sogar geneigt es für Lymphgewebe zu halten. Es zeigte diese anatomische Untersuchung dann des weitern, daß jene Kopflappen weder durch eigne Muskulatur noch durch Nachbarmuskeln aufgerichtet würden, denn es setzt sich an sie überhaupt nur ein relativ schwaches Muskelbündel, welches als ein Zweig vom Mundöffnermuskel — *M. digastricus* — bei seiner Kontraktion höchstens ein schwaches Zurück-

klappen der Kopflappen veranlassen kann. Es reicht hier drittens das Zungenbein nicht an die viel höher liegenden Kopflappen heran, kann also auch deren Aufrichten nicht veranlassen. Es waren viertens keine Schwellkörper an den Kopflappen oder in ihrer Nähe nachweisbar, und so blieb mir nur die — wie sich jetzt zeigt richtige — Vermutung, daß sie durch Aufblasen irgend eines unter ihnen liegenden oder benachbarten Körperteils aufgerichtet würden. Wie dies aber geschieht, war damals nicht zu ermitteln, denn auf die erfolgreiche Idee, experimentell ihre Aufrichtung zu versuchen, indem Luft in sie hineingeblasen wurde, bin ich natürlich erst dann verfallen, als ich bereits wußte, daß sie unter Luft eindringen aufgerichtet werden.

Es ist endlich sogar theoretisch nachweisbar, daß diese Kopflappen durch eigene Muskulatur nicht aufgerichtet werden können, denn solche Muskulatur müßte, so verlangt der Bau der Kopflappen, außerhalb der Haut des Tieres von der Außenseite des Kopflappens entspringen und hinter dem Auge an der Außenseite der Schläfenhaut inserieren; natürlich könnte ein Tier mit solchen, völlig freiliegenden Muskeln nicht existieren.

So ließ ich die Sache ruhen, bis vor längerer Zeit durch Herrn SMEND dem Zoologischen Museum in Berlin 3 *Chamaeleo gracilis* aus Togo übersandt wurden, von denen das eine das Rätsel löste, weil es mit enorm aufgeblasener Kehle und aufgerichteten Kopflappen im Spiritus lag, das heißt, noch im Tode jene Körperstellung besaß, welche es im Leben bei äußerster Erregung einzunehmen gewohnt ist. Der Grund dafür ist: Das Tier ist beim Einwerfen in Spiritus auf das äußerste erschreckt worden und hat dabei unwillkürlich seine Schreckstellung eingenommen, d. h., es hat eine Anzahl Hohlräume, die an seinem Hals liegen, durch Hineinstoßen der Atemluft aufgeblasen; dann starb es aber so schnell ab, daß es diese Hohlräume nicht mehr entleeren konnte, worauf die Wände derselben in ihrer Ausdehnung im Spiritus erhärteten und damit die Schreckstellung des Tieres fixierten.

Das Aussehen dieses Tieres ist übrigens so abenteuerlich, — wie auch Fig. 3—6, Taf. 1 dieser Arbeit ergeben —, daß man beim ersten Anblick desselben denkt, seine absonderliche Gestalt sei auf Verbildung zurückzuführen. Die anatomische Untersuchung dieses Chamäleons aber, sowie andere von mir angestellte Experimente und Untersuchungen, z. B. solche an frisch abgetöteten Einzelingen von *Chamaeleo vulgaris*, welche Art in der Ausbildung jener Luft-

räume nur wenig hinter *Chamaeleo gracilis* zurücksteht, ergaben bis ins feinste Detail, daß jenem *Chamaeleo gracilis* nichts Pathologisches anhaftet, sondern daß seine Kopflappen höchstens nur ein ganz klein wenig stärker aufgeblasen worden sind, als es in der Natur sonst geschehen mag.

Das Tier zeigte, von außen betrachtet, folgendes. Während bei allen Vertretern seiner Art, welche in gewöhnlicher Weise — d. h., in keinem Stadium starker Erregung — in Spiritus gestorben sind, der Kopf von dem viel schlankern Hals stark abgesetzt ist, wird bei ihm (Fig. 4, Taf. 1) der Kopf in seiner ganzen Ausdehnung von einem enormen Hautwulst (*a, b, c, d*) umgeben, der so sehr den Eindruck eines riesigen Halskragens macht, daß sein Träger mehr einer Kragenechse (*Chlamydosaurus kingi*) als einem Chamäleon gleicht; dieser Kragen ist ferner im Gebiet der Rückenfirste des Tieres am wenigsten hoch, buchtet sich in der Horizontalebene seiner Augen am stärksten aus, sinkt weiter nach unten wieder ein und ist an der Kehle wieder sehr umfangreich. Betrachtet man das Tier aber von der Seite und etwas von oben her (Fig. 6, Taf. 2), dann erkennt man bereits von außen, daß sein Kragen 3 gewaltige Hohlräume umspannt, die in ausgedehnter Weise aneinanderstoßen: aus 2 Hohlräumen (*a + b*) nämlich, welche einander spiegelbildlich gleich sind, über der Rückenfirste des Tieres zusammenstoßen und je eine seiner Kopfseiten einnehmen; der dritte dieser Hohlräume (*d*) dagegen liegt im Kehlbezirk des Chamäleons und ist durch eine Furche (*e*), welche zwischen Achsel und Mundwinkel des Tieres als Konkavlinie verläuft und eine dunkle Färbung besitzt, deutlich von jedem der beiden andern Hohlräume absetzt. Auch wenn das Tier von der Unterseite betrachtet wird (Fig. 3, Taf. 1), ist diese Zusammensetzung seines Kragens aus Wänden von 3 aneinanderstoßenden Hohlräumen ganz deutlich zu erkennen. Endlich bestätigt es auch die anatomische Untersuchung des Tieres: schneidet man nämlich in seine Kragenhaut an der Kehle tief genug ein, so wird unter der Haut der Einblick in einen großen Luftraum frei, der von Bindegewebe völlig umschlossen ist, und öffnet man ferner den Kragen des Tieres an einer Kopfseite im Bezirk des dortigen Kopflappens, so trifft man auch hier jederseits unter der Haut einen riesigen Luftraum, der mehrkammrig ist und, wie die weitere anatomische Untersuchung beweist, gleich dem vorigen völlig geschlossen erscheint. — Der Halskragen des vorliegenden Tieres umschließt also 3 luftgefüllte Säcke, die ihm ihrerseits vor dem Zusammenfallen bewahrt haben.

Dann zeigt das Tier noch Folgendes: seine Kinnhaut spannt sich straff zwischen seinen beiden Unterkieferästen aus (Fig. 6. Taf. 2), ist also nicht, wie seine Kehlhaut sackartig nach unten ausgebuchtet. Auch wurde die Zungenspitze des Tieres bei seinem Absterben äußerst fest gegen sein Munddach gepreßt und ist dabei im Munde selbst ein wenig zu weit nach vorn geschoben worden: weshalb das Tier beim Todeskampf die Zähne beider Kiefer in sie so stark hineindrückte, daß sie sowohl an der Ober- wie Unterseite mit entsprechenden Drucklöchern versehen ist. Zweitens sind die Nasenlöcher des Tieres, wie durch Spiritusinjektionen festgestellt wurde, nicht geschlossen, sondern offen.

Zum Schluß wäre noch zu bemerken: der dunkel braune Hautfleck, welcher, wie oben erwähnt worden ist, beim vorliegenden Tier an jeder Halsseite in jener Hautfurche (*c*) liegt, welche die Kehlausbuchtung (*d*) von der benachbarten Seitenausbuchtung (*b*) trennt, ist wichtig, weil er zeigt, daß hier eine „richtige“ Hautfurche des Tiers vorliegt, da bei Chamäleon die gut entwickelten Hautfurchen gewöhnlich dunkler gefärbt sind als die hervortretenden Nachbargebilde der Haut; dann haben diesen Fleck auch die beiden andern *Chamaeleo gracilis*, welche mit dem vorliegenden mitgeschickt wurden, aber keinen aufgeblasenen Halskragen besitzen; das Vorhandensein dieser Flecke bei jenen Individuen ist also ein sicherer Beweis dafür, daß auch bei ihnen die Halshaut in gleicher Weise aufgeblasen werden konnte.

Die Aufgabe des nächsten Kapitels dieser Arbeit wird es sein, die Anatomie und Physiologie der 3 bei dem vorliegenden Tier nachgewiesenen Luftsäcke festzustellen.

Kapitel II.

Anatomie des Luftröhrensacks.

Öffnet man den Luftraum (Taf. 2, Fig. 6, *d*), der über der Kehlhaut des Tieres liegt, von außen so weit, daß er genauer untersucht werden kann, so zeigt sich, daß er von einer bindegewebigen Hülle völlig umschlossen ist und daß er nach hinten unter dem Brustbein entlang bis fast an das Ende desselben reicht. Von oben (Textfig. A) ragt in diesen Luftraum (*l*) eine Röhre (*kn*) von Wasserhahnform hinein, die beim vorliegenden Tier geschlossen ist und die ich „Luftröhrenkrah“ nennen will, weil sie von der Luftröhre (*p*) ausgeht, mit ihr durch eine Öffnung in Verbindung steht, und weil durch

sie der unter ihr liegende Hohlraum mit Luft gefüllt worden ist. Sucht man dann die Bindegewebshülle dieses Luftraums mit einer Pinzette von Nachbargewebe loszulösen, d. h. von der Luft- und Speiseröhre und den Bindegewebshüllen des Zungenbeins und seiner Muskeln, denen sie so fest anliegt, daß sie mit ihnen sehr fest verklebt und scheinbar verwachsen ist. so zeigt sich, daß sie

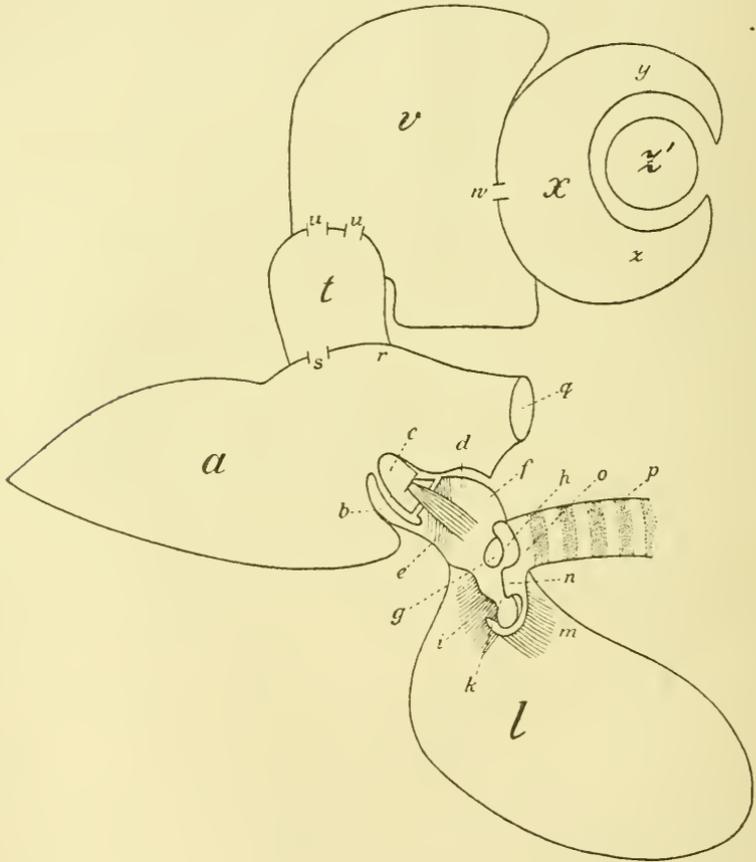


Fig. A.

Mund, Kehlkopf und Luftröhrensack des *Chamaeleo gracilis* schematisiert.

einen Sack aus Bindegewebe darstellt, welcher um die Zuleitungsröhre herum der Luftröhre des Tieres ansitzt, weshalb ich diesen Sack als Luftröhrensack benennen will. — Beim vorliegenden *Chamaeleo gracilis* ist dieser Luftröhrensack (l) bis zum Maximum aufgeblasen und reicht deshalb unter dem Schultergelenk des Tieres bis fast an

das Ende seines Brustbeins. Bei andern Vertretern dieser Art aber, die von mir untersucht wurden und wo der Luftröhrensack nicht gefüllt ist, hängt er dagegen — dem Luftröhrenkrahm dicht anliegend — als winziges vielfaltiges Beutelchen an der Luftröhre.

Die Anatomie dieses Luftröhrensacks ist nun bereits von WIEDERSHEIM ziemlich ausführlich beschrieben worden (in: Ber. naturf. Ges. Freiburg, V. 1 [1886], p. 1—15), Angaben aber über die Art seiner Betätigung und genügende Untersuchungen über seine biologischen Aufgaben fehlen noch ganz, weshalb ich nicht nur auf das fehlende, sondern auch auf seine Gesamtanatomie näher eingehen muß.

Kehlkopf und Luftröhre des *Chamaeleo gracilis* sowie sein Luftröhrensack und -krahm haben also folgende Gestalt und Funktion (Textfig. A und B):

Der Kehlkopf des *Chamaeleo gracilis* liegt, wie der anderer Tiere, in der Mundhöhle an der Unterseite hinter der Zunge auf einer Schleimhauterhöhung, auf welcher die über den ganzen Mundboden hinziehenden Längsfalten der Mundschleimhaut besonders dicht angeordnet sind. Er öffnet sich daselbst in die Mundhöhle durch die Kehlkopfspalte, die als ein senkrecht stehender Schlitz von 2 wulstigen Lippenkegeln (*c*) eingefast wird, denen sich von unten her eine Knorpelzunge (*b*) zugesellt. Der Kehlkopf selbst liegt unter einer Erhebung der Mundschleimhaut und stellt einheitlich betrachtet ein blasenartiges Gebilde von Eiform dar, das aus Hyalinknorpel besteht. Sein wichtigster Bestandteil ist dann der Ringknorpel (*f*), welcher, wie schon sein Name sagt, im wesentlichen eine Röhre darstellt, die im vordern Abschnitt blasig aufgetrieben erscheint und nach hinten schmaler wird. Außerdem ist an diesem Ringknorpel die Unterseite fast ebenflächig, während die Oberseite schwache Konvexwölbung zeigt. Die seitlichen Abschnitte des Ringknorpels aber schlagen sich am Vorderrand vor das Innere des Ringknorpels ein und bilden so gleichzeitig auch dessen Vorderwand. Aus dieser Ringknorpel-Vorderwand treten dann die Stimmbänder in das Kehlkopfinnere hinein; es sind dreieckig zugespitzte Knorpelwülste, die senkrecht und parallel zueinander stehen und so vollständig freie Lage haben, daß sie beim Vorbeistreichen von Luft ungehindert schwingen können, wenn das ihre Stärke wirklich zuläßt: dagegen fehlt ihnen aber vollständig jede Beziehung zu Muskeln, und die zwischen ihnen liegende Stimmritze des Tieres ist außerdem nicht — wie die der Säugetiere — verstellbar; d. h. es kommt der Stimmritze dieses Chamäleons nur ein sehr geringer Gebrauchswert zu. — Beide eingeschlagenen Seiten-

ränder des Ringknorpels stoßen zweitens vorn in der Mittellinie ihres Trägers zusammen und laufen an dessen Boden nach hinten in eine Knorpelleiste aus, welche in der Mittellinie der Ringknorpel-Unterseite bis etwa zur Mitte hinzieht. Durch sie zerfällt das Kehlkopfinnere in 2 senkrecht stehende Abschnitte, welche an die *Ventriculi morgagni* des Säugetier-Kehlkopfs erinnern. — Jeder Seitenfläche des Ringknorpels sitzt dann drittens vorn in einem Gelenk je ein Stellknorpel (*c*) an. Diese Stellknorpel sind Knorpelgebilde in Kegelform. Sie bilden aufrecht stehend und nebeneinanderliegend das Skelet der Kehlkopfspalte und erzeugen zugleich durch Vordrängen der über ihnen liegenden Mundschleimhautstellen die wulstigen Lippen jener Spalte.

Diese Kehlkopfspalte des Tieres kann nun durch 2 Muskeln, die gleichsinnig wirken, geöffnet und durch 2 ebenfalls gleichsinnig wirkende Muskeln geschlossen werden. Von den Öffnermuskeln (*d*) entspringt jeder an einer Seite des Ringknorpels (*f*), annähernd in der Mitte desselben, zieht von hinten nach vorn am Ringknorpel entlang und setzt sich dann an den gleichseitigen Stellknorpel (*c*) an.

Sobald sich diese beiden Muskeln (*d*) also zusammenziehen, werden die Stellknorpel (*c*) an dem Ringknorpel (*f*) rotierend mit der Spitze voneinander weg und nach außen bewegt, wodurch sich die Kehlkopfspalte öffnet.

Von den beiden Schließmuskeln (*e*) dieser Kehlkopfspalte entspringt ein jeder am Ringknorpel (*f*) am Rand der Rückenfläche, zieht von oben nach unten am Ringknorpel (*f*) herab, umgreift dabei die zugehörige Seitenfläche desselben, wobei er unter dem gleichseitigen Öffnermuskel der Kehlkopfspalte (*d*) hindurchschlüpft und reicht bis zur Mitte der Bauchfläche des Ringknorpels, wo er genau in der Mittellinie des Ringknorpels mit seinem Gegenstück von der andern Kehlkopfseite in einer Aponeurose zusammentrifft. Dabei ziehen auch zahlreiche Fasern dieses Muskels (*e*) an dem entsprechenden Stellknorpel (*c*) vorbei, so daß die beiden Stellknorpel (*c*) bei der Zusammenziehung der beiden Muskeln (*d*) gegeneinander und in die Kehlkopfspalte hinein gedrückt werden und diese somit verschließen.

Die Ringknorpel-Hinterseite und damit die des Kehlkopfs ist folgendermaßen gestaltet: die Ringknorpel-Oberseite fällt in Form einer Kugelkappe nach hinten ab und bildet so die Hinterwand des Kehlkopfs. In ihrer Mittellinie aber ist diese Hinterwand des Ringknorpels eingeschnitten, und dieser Einschnitt in ihr wird durch

eine bindegewebige Membran geschlossen, die sich unmittelbar in die Membran fortsetzt, welche — noch weiter hinten — die Oberseite der Luftröhre des Tieres bildet und daselbst die Luftröhrenknorpel schließt, die nach oben offen sind.

Vom Ringknorpel-Hinterrande seitlich entspringt dann zweitens jederseits eine elegant geschwungene Knorpelzunge (*h*), welche nach oben aufsteigt und mit der entsprechenden Seite des Ringknorpels (*f*) eine oben offene Fontanelle (*g*) bildet, welche durch eine bindegewebige Membran geschlossen ist. Diese beiden Knorpelzungen des Ringknorpels, die einander zustreben, haben nun aber gar nichts mehr mit dem eigentlichen Innern des Kehlkopfs zu tun, sondern bilden bereits eine Umgrenzung der Luftröhre *p*, so daß sie ihren Funktionen nach den ersten Luftröhrenknorpel des Tieres darstellen, auch machen sie ganz den Eindruck von obern Abschnitten eines richtigen Luftröhrenknorpels und gehören in der Tat einem Luftröhrenknorpel an, welcher bei Vorfahren der Gattung *Chamaeleo* noch vollständig selbständig war, nunmehr aber mit dem Ringknorpel in seinem untern Abschnitt verwachsen ist. — Drittens läuft der Ringknorpel des *Chamaeleo gracilis* am Hinterrand unten in einen zweiten, langgestreckten, schmalen Knorpelstreifen (*k*) aus, der nach hinten und unten zieht und zweizipflig endet. Dieser Knorpelstreifen stellt die Vorderhälfte jenes Luftröhrenkrahns (*kn*) dar, der, wie schon erwähnt, bei dem Tier von oben in den Luftröhrensack (*l*) hineinragt. Die Hinterhälfte (*n*) dieses Krahns aber ist eine Fortsetzung des ersten selbständigen Luftröhrenknorpels (*o*) des Tieres und hat folgende Gestalt:

Sie ist ein langgestreckter schmaler Knorpelstreifen, der von oben schräg nach unten und hinten zieht. Sie ist aber andererseits viel schlanker und länger als die Vorderhälfte des Krahns und endet einzipflig.

Diese Krahnplatten umfassen dann gemeinsam die Unterseite des ersten Bindegewebsrings der Luftröhre, der zwischen ihnen ferner von einer großen Öffnung durchbrochen wird, so daß auf diese Weise das Innere der Luftröhre (*p*) mit dem Luftraum zwischen den Krahnplatten (*kn*) und dadurch auch mit dem Luftröhrensack (*l*) in direkter Verbindung steht.

Dieser eigentümliche Luftröhrenkrahn des *Chamaeleo gracilis* ragt also von oben her in den Luftröhrensack des Tieres hinein, hat aber außerdem noch einige andere anatomische Beziehungen zu ihm, denn es ist seine Hinterplatte (*n*) in ihrer Mittellinie durch einen

Bindegewebszug (*m*) straff an der Hinterwand des Sacks befestigt, während seine Vorderplatte (*k*) durch 2 solcher Bindegewebszüge an der Vorderwand des Luftsacks befestigt ist, und zwar zieht der eine (*i*) dieser Züge von der ganzen rechten Seite der vordern Krahnplatte und daher auch von deren rechtem Endzipfel schräg nach rechts an den Luftröhrensack, der andere Bindegewebszug (in Textfig. A nicht sichtbar) an der linken Seite und dem linken Endzipfel der vordern Krahnplatte (Textfig. B *k''*) schräg nach links.

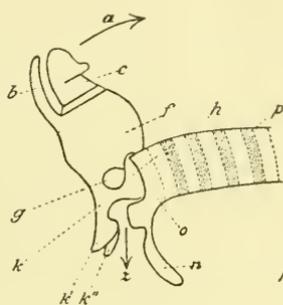
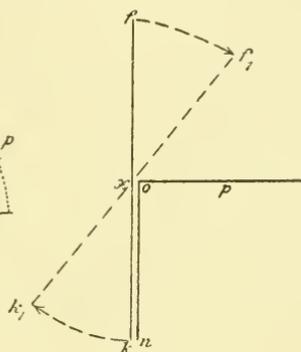
Dann ist weiter zu bemerken: Die Längsachse dieses Kehlkopfs bildet nicht — wie bei allen andern Eidechsen — mit der Längsachse der Luftröhre einen Winkel von 180° , sondern einen nach oben geöffneten stumpfen, der fast ein rechter ist. Daher zielt die Kehlkopfspalte des Tieres, wenn seine Luftröhren-Längsachse horizontal liegt, nicht nach vorn, sondern nach oben, d. h. zum Munddach (*r*) hin. Kehlkopf und Luftröhre stoßen aber bei *Chamaeleo gracilis* außerdem noch so aneinander, daß durch die Hinterwand des Kehlkopfs der Eingang der Luftröhre von oben her zum Teil verschlossen wird, so daß dieser Eingang vom Kehlkopf in die Luftröhre ein nur schmaler Schlitz ist, der unmittelbar über dem eben beschriebenen Luftröhrenkrahn liegt.

Kapitel III.

Physiologie des Luftröhrensacks.

Daß der Luftröhrensack des *Chamaeleo gracilis* aufgeblasen werden kann, zeigt vorliegendes Tier. Wenn aber bei einem *Chamaeleo gracilis* der Luftröhrensack mit Luft gefüllt werden soll, muß der hineinragende Luftröhrenkrahn und die Öffnung, die aus ihm in die Luftröhre führt, geöffnet sein, da nur durch diesen Krahn die Luft in den Luftröhrensack eindringen kann; und zwar öffnet er sich (Textfig. B), wenn seine beiden Platten (*k* und *n*) auseinanderweichen, während sie bei einem geschlossenen Krahn so aneinanderliegen, wie die Finger beim Händefalten, indem der Endzipfel der Hinterplatte (*n*) zwischen die beiden Endzipfel der Vorderplatte (*k'* und *k''*) eingreift, was einen ganz besonders festen Krahnverschluß ergibt. Da nun aber der Luftröhrenkrahn keinen eigenen Öffner- und Schließmuskel hat, öffnet er sich, wie das Experiment ergibt und in Textfig. B₂ an einem Modell dargestellt ist, wenn der Kehlkopf, der an der Luftröhre beweglich ist, in diesem Gelenk aus seiner Ruhestellung

mit der Spitze nach hinten rotiert, denn mit ihm bewegt sich dann zugleich die am Kehlkopf einen hintern Fortsatz bildende Krahnplatte von der hintern fort, wodurch sich der Krahn öffnet. Zugleich öffnet sich damit dann auch die aus dem Krahn in die Luftröhre führende Öffnung, weil sich dabei infolge des Zugs, den die Gelenkbewegung für diesen Bezirk auslöst, die Knorpelringe der Luftröhre an der Unterseite voneinander entfernen, und sich die zwischen ihnen liegenden bindegewebigen Luftröhrringe in ihrem Unterabschnitt ausdehnen, also auch das Loch, das den ersten dieser bindegewebigen Ringe an der Unterseite durchbricht. Wenn aber

Fig. B₁.Fig. B₂.

Chamaeleo gracilis. Kehlkopf mit geöffnetem Luftröhrenkrahn und Schema für das Öffnen.

umgekehrt das Tier bei geöffnetem Krahn den Kehlkopf an der Luftröhre nach unten und hinten rotiert, wird dadurch zugleich die von dem Kehlkopf gebildete vordere Luftröhrenplatte nach hinten bewegt, d. h. der hintern Krahnplatte so lange genähert, bis sie mit derselben zusammenstößt, worauf sich die beiden flachen Krahnplatten, wie schon erwähnt, in der Weise fest ineinanderlegen, daß der einzige Endzipfel der hintern Platte zwischen die beiden Endzipfel der vordern greift; und außerdem wird dabei gleichzeitig durch diese Kehlkopfbewegung die von der Luftröhre aus in den Krahn führende Öffnung geschlossen, da sich dabei die Kehlkopfknorpel mit ihren Unterabschnitten aneinanderschieben, indem sie die zwischen ihnen liegenden Abschnitte der bindegewebigen Luftröhrenringe entsprechend zusammendrücken und somit auch das Loch, das den ersten dieser Ringe an der Unterseite durchbricht. Demnach wird also dieser Krahn und die in ihn führende Luftröhrenöffnung durch Kehlkopfbewegung an der Luftröhre automatisch ge-

öffnet und geschlossen, d. h. dieses Krahnöffnen und -schließen sind dem Willen des Tieres nur indirekt unterworfenen Bewegungen. — Tritt nun aber die Luft durch den Krahn in den Luftröhrensack ein, dann beteiligt sich auch der Luftröhrensack nicht unwesentlich beim Öffnen und Schließen des Krahns. Der Luftröhrensack wird dann nämlich durch die einströmende Luft aufgeblasen, und da, wie schon erwähnt, die Krahnplatten durch kurze Bindegewebszüge an der Wand des Luftröhrensacks befestigt sind, werden diese Bänder schon bei mäßiger Entfaltung des Sacks stark angespannt und ziehen nun die entsprechende Krahnplatte in Richtung der Ausdehnung des Sacks hinter sich her, was eben eine bedeutende Erweiterung der Krahnöffnung zur Folge hat. Auch diese Bewegungen der beiden Krahnplatten sind also rein automatische.

Es ergibt sich nun theoretisch die Möglichkeit, daß die Luft in den offenen Krahn sowohl von der Kehlkopfspalte wie von der Lunge aus eindringen kann; es ist aber sicher, daß sie in Wirklichkeit nur von der Lunge aus in ihm eindringt, denn experimentell gelang mir die Füllung des Luftröhrensacks bei geöffnetem Luftröhrenkrahn von der Lunge aus spielend leicht. Dagegen hatte — wie noch genauer ausgeführt werden soll — der Versuch, Luft in Mund, Luftröhre und Lunge einzusaugen (d. h. die Nachahmung der Einatmung), den Erfolg, daß der Luftröhrensack dabei entweder fest geschlossen blieb oder, wenn er aufgebläht war, sofort zusammenfiel, weil die Luft, die in ihm war, aus ihm hinaus und in die Lunge hineingesaugt wurde. — Experimentell wurde dieser Nachweis geführt, indem in das Lungenende der Luftröhre eine halb mit Luft gefüllte Spritze eingebunden wurde; wurde dann der Kolben der Spritze vorgestoßen und dadurch Luft durch die Luftröhre nach dem Kehlkopf getrieben, so blähte sich der Luftröhrensack selbst bei ganz kleinem Druckstoß auf, wurde dagegen der Kolben der Spitze zurückgezogen (d. h. der für die Luft bestimmte Raum der Spritze erweitert), so zog sich der Luftröhrensack blitzschnell zusammen, weil die Luft aus ihm herausgesaugt wurde.

Es entsteht nun die Frage: welchen Nutzen hat es, daß der Krahn dieses Luftröhrensacks nicht nur geöffnet, sondern auch geschlossen werden kann.

Eine Teilantwort auf diese Frage gibt bereits das dieser Arbeit zugrunde liegende Objekt. Die Antwort selbst aber lautet: der Krahn wird geschlossen einmal, wenn das Tier ruhig ein- und ausatmen will, ohne daß sein Luftröhrensack in Tätigkeit tritt; denn wäre der

Krahn beständig offen, so würde bei jedem Ausatmen ein Teil der Atemluft beim Hindurchziehen durch Luftröhre und Kehlkopf in den Luftröhrensack eindringen und diesen ohne Zweck zur Hälfte aufblähen. Beim Einatmen würde dann aber diese verbrauchte Luft in die Lunge zurückgesogen werden und würde der Luftröhrensack infolge dieser Bewegungen während der Atmung beständig hin- und herflattern. Drittens aber wird der Krahn, wie vorliegendes Objekt zeigt, fest geschlossen, wenn das Tier die Absicht hat, den mehr oder minder gefüllten Luftröhrensack ohne weitere Luftzuführung in Aufblähung zu erhalten.

In diesem Fall wirkt der Krahn als Sperrvorrichtung, und es unterstützt alsdann sogar die in dem Luftröhrensack enthaltene Luft diese Sperrvorrichtung, indem sie vom Innern des aufgeblasenen Luftröhrensacks aus auf beide vorher aneinander gelegte Platten des Krahns einen Druck ausübt und diese Platten dadurch viel fester aneinander preßt, als es die bloße Kehlkopfbewegung an der Luftröhre vermag.

Es entsteht nun die weitere Frage: durch welche Körper-einrichtung des Tieres wird die zum Füllen des Luftröhrensacks notwendige Kehlkopfbewegung an der Luftröhre erzeugt?

Sicher ist, daß sich der Kehlkopf an der Luftröhre nicht selbsttätig bewegt, denn es fehlt die dazu durchaus notwendige Muskulatur zwischen Kehlkopf und Luftröhre. Demnach können diese Kehlkopfbewegungen an der Luftröhre nur automatisch sein, und das ist in der Tat der Fall: experimentell ergibt sich, daß schon die einfache Kopfhebung des Tieres — d. h. die im Atlas desselben centrierte nach außen gerichtete Kreisbewegung seines Kopfes — ein Öffnen des Luftröhrenkrahn erzeugt, während durch die entgegengesetzte Bewegung des Kopfes — d. h. durch die Kopfsenkung — der Krahn passiv und automatisch geschlossen wird. Demnach wird, wenn das Tier die Kehlkopfspalte schließt, den Kopf hebt und die Luft aus den Lungen zum Rachen vorstößt, der Luftröhrensack gefüllt, und senkt darauf das Tier den Kopf, so schließt sich der Luftröhrenkrahn automatisch, ohne daß der Luftröhrensack entleert wird, dieser bleibt nun so lange rein automatisch gefüllt, bis das Tier den Kopf wieder hebt und dadurch seinen Luftröhrenkrahn rein automatisch öffnet. Das Tier kann auch bei gefülltem Luftröhrensack ohne Beschwerden atmen, wenn es dabei nur den Kopf gesenkt hält.

Der Grund, weshalb schon bei einfachem Kopfheben und -senken der Luftröhrenkrahn des Tieres sich öffnet und schließt, liegt in der Tatsache, daß an diesen Kopfbewegungen die Luftröhre passiv teil-

nimmt, und zwar wird bei der Kopfhebung des Tieres ihre Oberseite — als Druckseite der ihr nunmehr aufgenötigten Verbiegung — zusammengeschoben, ihre Unterseite aber — als Zugseite jener Verbiegung — in konvexer Krümmung auseinander gezerzt, wodurch sich eben der Krahn und sein Zugang zur Luftröhre öffnen, während umgekehrt bei der Kopfsenkung des Tieres die Unterseite der Luftröhre zusammengeschoben wird, was automatisch den Luftröhrenkrahn und seinen Zugang zur Luftröhre verschließt. Wunderbar ist die

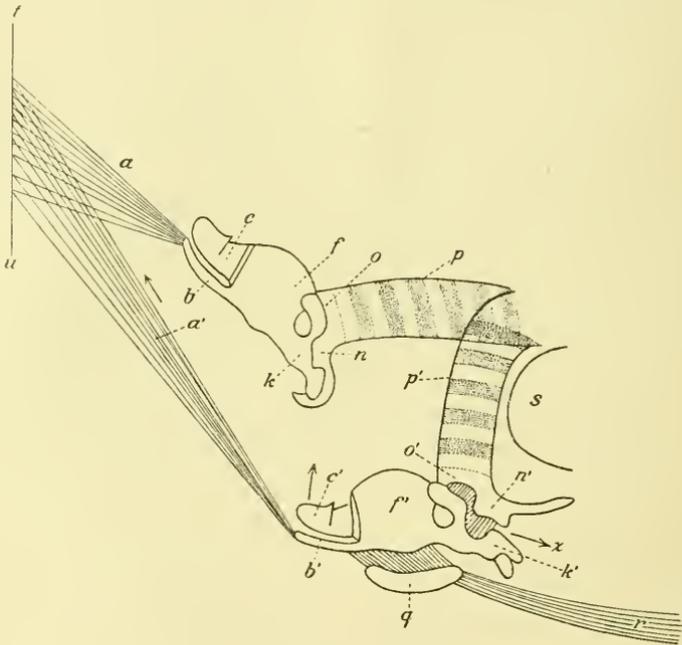


Fig. C.

Chamaeleo gracilis. Das Herunterdrücken des Kehlkopfs beim Fauchen.

Wirkung dieser Kopfbewegungen weiter nicht, denn auch beim Menschen entfernen sich bei der Kopfhebung die Luftröhrenknorpel an ihre Halsseite — d. h. Außenseite — voneinander bis zur äußersten Spannung der Zwischenhautringe, während sie sich bei der Kopfsenkung unter Erschlaffung der Zwischenhautringe bis zur Berührung aneinander schieben; wäre also beim Menschen in der Luftröhre an der Außenseite in einem Zwischenhautringe eine Öffnung vorhanden, so würde sich diese beim Kopfheben öffnen und beim -senken schließen, d. h. sie würde sich alsdann ebenso verhalten wie der

ebenso gelegene Zugang zur Krahnöffnung in der Luftröhre des *Chamaeleo gracilis*.

Endlich findet bei *Chamaeleo gracilis* die automatische Öffnung des Luftröhrenkrahn, wie Textfig. C es lehrt, auch dann noch statt, wenn das Tier bei stärkster Aufregung den Mund aufreißt und mit Hilfe des Zungenbeins (*q*) durch den Zungenbeinmuskel (*r*) den Kehlkopf aus der Ruhelage, welche in Textfig. C durch einfache Buchstaben bezeichnet ist, so stark nach hinten und unten zieht, daß derselbe an der Vorderseite (*s*) der Brust des Tieres zu liegen kommt, während sich dabei die Luftröhre mit ihrem Halsende so an die Vorderseite der Brust anlegt, daß dieses Luftröhrende senkrecht von oben nach unten streicht.

Der Kehlkopf sinkt dann aus seiner Ruhestellung (wobei er die Lage erhält, welche in Textfig. C durch die Buchstaben mit Index bezeichnet wird) nicht nur nach unten und hinten herab, sondern er wird dann zugleich durch ein besonderes Muskel-paar (*a*) an der Luftröhre nach oben — d. h. in diesem Fall nach der Schnauzenspitze hin — rotiert, und infolgedessen öffnet sich automatisch der Luftröhrenkrahn. Daß diese 2 Muskeln (*a*), von denen jeder an einem der Unterkieferäste (*t u*) an der Innenseite an der Mitte entspringt und dann zur Kehlkopfszunge (*b*) hinzieht, beim Mundöffnen wirklich stark kontrahiert werden, wird klar beim Einblick in den geöffneten Rachen des Tieres: es verdicken sich nämlich alsdann beim Kontrahieren wie alle so auch diese Muskeln, stoßen dabei die unmittelbar über ihnen liegenden Teile der Mundschleimhaut vor sich her und erzeugen so im Munde selbst 2 durch Vergrößerung von den Unterkieferästen gegeneinander vorrückende Mundhautwülste, welche sich zum Schluß soweit nähern können, daß sie in der Mittellinie des Unterkiefers fast aneinander stoßen. So entsteht vorübergehend im Munde des Tieres eine Art weichen Gaumens zwischen den Unterkieferästen, über der in diesem Erregungsstadium des Tieres tief herabgesunkenen Zungenspitze.

Die nun entstehende Frage: wie wird bei *Chamaeleo gracilis* und *vulgaris* der Luftröhrensack entleert und zusammengefaltet? wurde von mir an 12 lebenden und darauf frisch abgetöteten Exemplaren von *Chamaeleo vulgaris* zu lösen versucht, und dabei ist festgestellt worden, daß sich der Luftröhrensack nach dem Aufblähen selbsttätig entleert und zusammenfaltet. Präpariert man nämlich an einem frisch abgetöteten Tier Kehlkopf nebst Luftröhre und Luftröhrensack los und bläst dann mit der Spritze in die Luftröhre von hinten her Luft

hinein, so öffnet sich der Luftröhrenkrahnen und wird der Luftröhrensack aufgeblasen, da die im Tode geschlossene Kehlkopfspalte des Tieres den Luftaustritt aus dem Kehlkopf bis zu einem gewissen Grad der Luftspannung verhindert; erst wenn später der Luftröhrensack straff gespannt ist, drückt die Luft die bis dahin geschlossene Kehlkopfspalte auf und beginnt aus Luftröhre und Luftröhrensack zu entweichen. Hält man alsdann mit Luftinjicieren an, so faltet sich der Luftröhrensack ziemlich schnell von der Spitze aus zusammen, indem er gleichzeitig an Länge und Breite verliert, und schrumpft zum Schluß so stark ein, daß er zuletzt als ein hirsekorngroßes vielfaltiges Beutelchen die beiden Luftröhrenkrahnenplatten fast trikotartig dicht umhüllt. Fast blitzartig schnell aber faltet sich der Luftröhrensack ein, wenn durch eine direkt saugende Bewegung der Spritze die Luft aus ihm herausgezogen wird. Die Ursachen, weshalb sich der Luftröhrensack in dieser Weise selbsttätig zusammenfaltet, sind folgende. Wie mikroskopische Untersuchung ergibt, besteht seine Wand aus fasrigem Bindegewebe, dessen Fasern ganz dicht aneinander liegen und ganz enorm dehnbar sind, und zwar sind 2 Schichten davon vorhanden, von denen die stärkere äußere Schicht ausschließlich aus derartigen Längsfasern besteht, während die viel schwächere innere Schicht ausschließlich aus solchen elastischen Querfasern besteht. Durch den Druck nun, den die in den Sack eingespritzte Luft ausübt, werden also sowohl diese Längsfasern wie Querfasern ausgedehnt und bilden im Maximum ihrer Spannung fast parallel gerichtete, geradlinige Längs- oder Querstreifen in den Sackwänden. Wenn dann aber die Kehlkopfspalte aufspringt und damit zugleich die Luftspannung im Sack erlischt, verkürzen sie sich sofort, drängen dadurch die Luft aus dem Sack heraus, und weil sie dabei als Quer- und Längsfasern nicht nur auf das Sackinnere, sondern auch wechselseitig aufeinander wirken, kommen sie erst dann zur Ruhe, wenn jede von ihnen zu einer sehr eng buchtigen Schlangenlinie gefaltet ist, wodurch dann gleichzeitig auch der Luftröhrensack die vielen Kontraktionsfalten erhält.

Also der Luftröhrensack entleert und faltet sich selbsttätig, d. h. automatisch, zusammen. Die Idee von WIEDERSHEIM, daß er durch die Zungenbeinmuskeln entleert und zusammengefaltet werde, ist nicht berechtigt. Entleert könnte er allerdings auf diese Weise werden, denn das Zungenbein des Tieres, das in seiner Ruhestellung mit seinem Körper zwischen den beiden Unterkieferhälften liegt, während seine Hörner höher als das Kiefergelenk an den Seiten

des Halses neben dem Quadratum liegen, wird beim Aufblähen des Luftröhrensacks so tief nach unten hinabgesenkt, daß es die Kehlhaut des Tieres stark ausbuchtet und selbst mit seinen Hörnerspitzen unter dessen Kiefergelenk zu liegen kommt. während sich in dem von ihm verlassenen Raum der Luftröhrensack ausbreitet. Würde also bei aufgeblähtem Luftröhrensack durch die Musculi omohyoidei das Zungenbein in seine Ruhestellung empor und zugleich durch die sternohyoidei stark nach hinten gezogen, so würde auf diese Weise der Luftröhrensack so stark zwischen die beiden hintern Zungenbeinhörner und ihre Muskelhülle auf der einen Seite und den Vorderrand des Brustbeins sowie die Luftröhre auf der andern Seite gedrückt werden. daß er dadurch entleert werden würde und bei einem mir vorliegenden Tiere auch entleert worden ist. Er würde dabei aber auch gleichzeitig zwischen die betreffenden Körperteile so stark eingeklemmt werden, daß er sich unmöglich zusammenfalten könnte, und sollte er hierauf — etwa vermittels des Zungenbeins — zusammengefaltet werden, so müßte dieses dabei ganz außerordentlich seltsame und umfangreiche Bewegungen ausführen, von denen aber einmal bei lebenden Tieren nichts zu bemerken ist und die außerdem selbst theoretisch von den Muskeln dieses Zungenbeins nicht ausgeführt werden können.

Kapitel IV.

Biologische Aufgaben des Luftröhrensacks.

Der Luftröhrensack der Chamäleon hat die biologische Aufgabe, die Lautäußerungen des Tieres zu erzeugen, wie schon seine Lage zwischen Kehlkopf und Luftröhre und seine innige Verbindung mit ihnen beweist, und zwar bilden Luftröhre, Luftröhrensack und Kehlkopf einen Stimmapparat, der nach dem Prinzip der gedeckten Lippenpfeifen mit weichen Wänden in Tätigkeit tritt und welcher im Grunde genau nach dem Prinzip des Dudelsacks gebaut ist. Die Textfig. D₁, welche einen Längsdurchschnitt einer solchen gedeckten Lippenpfeife zeigt, kann dazu dienen, die nötige Vorstellung von der Einrichtung einer solchen zu geben. Die in den „Fuß“ dieser Pfeife bei *a* eingepreßte Luft trifft bei *c* gegen eine die Pfeife fast ganz verschließende Platte, zieht dann an der Platte entlang und entweicht zum Teil durch die Öffnung *d* der Pfeife, welche ihr „Mundloch“ heißt, während ihr Restquantum als ein schneller Strom in

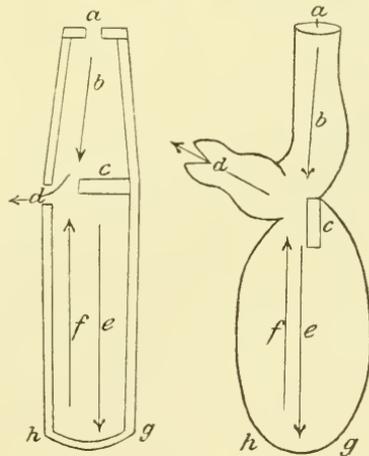
den cylinderförmigen „Schallraum“ der Pfeife $c g h d$ eindringt und die daselbst zwischen $d c$ und $g h$ enthaltene Luftsäule in schwingende Bewegung versetzt. Es wird nämlich durch den in den Schallraum eindringenden Luftabschnitt die in der Röhre an der Mundspalte befindliche Luft in der Pfeilrichtung e nach $g h$ hingetrieben und dabei verdichtet. Diese Verdichtung bewirkt, daß die aus dem Fuß der Pfeife nachfolgende Luft nicht mehr in die Röhre eindringt, sondern an ihr vorbeistreicht, dadurch dehnt sich die im Schallraum vorher verdichtete Luft in der Pfeilrichtung f wieder aus und kehrt zum Mundloch zurück, worauf wieder nachfolgende Luft in den Raum eindringt und dessen Luftschicht wieder verdichtet. Die Luft erhält also zunächst an der Mundspalte d der Pfeife eine hin und hergehende Bewegung. Diese pflanzt sich in die Luftsäule des Schallraums fort und wird bei $g h$, d. h. an der obern Grenze desselben, reflektiert. Durch diese im Schallraum der Pfeife in entgegengesetzter Richtung auftretenden Bewegungen wird dessen Luftsäule in stehende Schwingungen versetzt und gibt einen Ton, der verschieden ist nach der Länge des Schallraums. In ähnlicher Weise erhält man auch Tonschwingungen, wenn man einen hohlen Schlüssel mit dem offenen Ende senkrecht vor den Mund hält und nun in schräger Richtung über diese Öffnung Luft hinüberbläst. Hier ist es dann ein am offenen Ende der Röhre vorbeiströmender, an ihren Rändern sich brechender Luftstrom, welcher auf die in der Röhre enthaltene Luftsäule Stöße ausübt und dadurch Luftwellen erzeugt, welche, am andern Ende der geschlossenen Röhre reflektiert, mit neu einfallenden interferieren; und wenn auch diese Stöße anfangs nicht ganz regelmäßig sind, so werden sie doch alsbald, wenn die Röhre gut anspricht, wie man sagt, durch den Einfluß der rückkehrenden Wellen reguliert, so daß sich allmählich stehende Schwingungen bilden, durch welche die Luft in der Röhre tönend wird; der Ton an diesen Pfeifen wird also nur durch die in ihnen schwingende Luftsäule erzeugt, und die Wände der Pfeife beeinflussen so lange die Tonhöhe nicht, wie sie aus ganz festem Material bestehen, so ist z. B. die Tonhöhe im wesentlichen dieselbe in metallischen, gläsernen oder hölzernen Pfeifen. Man kann daher auch diese Pfeifen in der Hand fest oder locker halten, ohne den Ton derselben zu beeinflussen. Sind jedoch die Wände der gedeckten Pfeifen nicht aus festem Material, so ändern sie die Tonhöhe ab, und zwar wird der Ton an weichen Wänden tiefer. SAVART speziell zeigte dies an Pfeifen mit Pergamentwänden und daß der Ton um

so tiefer ist, je mehr man die Wände durch Benetzen erschläfft. Dasselbe zeigte auch LISCOVIUS, der gleichzeitig nachwies, daß man durch verstärkte Spannung des Pergaments den Ton erhöht. Wird also eine Pergamentwand derartig gedrückt, daß sie nicht mit-schwingen kann, wenn die Luftsäule in ihr schwingt, so gibt die Pfeife solchen Ton wie eine mit starren Wänden.

Gerade dieser letzte Versuch gibt den Grund an, weshalb das geschieht, und beweist, daß der Einfluß einer nicht ganz festen Wand darin begründet ist, daß die Wand gleichzeitig mit der Luft-säule schwingt, die in ihr ist, und daß die Schwingungsart der Luft-säule dadurch, daß die schwingende Wand auf sie einwirkt, eine andere wird. Andererseits haben zwar feste Wände auf die Tonhöhe keinen Einfluß, sind aber doch von wesentlicher Bedeutung für den Klang der Pfeifen, da sie in verschiedenartiger Weise die sie treffenden Luftwellen zurückwerfen; doch hat das für diese Unter-suchung keine Bedeutung.

Sollen nun die gedeckten Lippenpfeifen mit weichen Wänden (Textfig. D₁) mit dem Stimmapparat des *Chamaeleo gracilis* und *vulgaris* verglichen werden (Textfig. D₂), so

ergibt sich folgendes: der Windkasten, der beim Chamäleon Luft in die gedeckte Lippenpfeife stößt, besteht aus den Lungen; der Fuß dieser Pfeife (a) ist die Luftröhre; der Steg (c), welcher diesen Fuß der Pfeife von ihrem Schallraum trennt, ist die Hinterwand des Luftröhrenkrahns, welche von oben her in den Luftröhrensack hineinragt. Der Schallraum mit weichen Wänden dieser Pfeife (c d g h) ist der Luftröhrensack; ihr Mundstück (d) sind Kehlkopf und Kehlkopfspalte, und das Arbeiten dieses Stimmapparats ist demnach folgendes: die Lungen drücken die Luft, welche in ihnen enthalten

Fig. D₁.Fig. D₂.

Gedeckte Lippenpfeife, Luftröhrensack und Kehlkopf des *Chamaeleo gracilis* zum Vergleich.

ist, in die Luftröhre hinein, dort prallt sie an die Hinterwand des Kehlkopfs und die Hinterwand des Luftröhrenkrahns an, fährt an der letztern entlang, bläst den Kehlsack auf und erzeugt in ihm eine Säule verdichteter Luft, dann dringt sie nicht weiter in den Luftröhren-

sack ein, sondern streicht durch den Kehlkopf zum Mund, dadurch wird aber die Luft in dem Luftröhrensack wieder aufgelockert, dann durch nachströmende Luft wieder verdichtet, und so tritt eine Schwingung der Luftsäule im Luftröhrensack ein, welche wegen der weichen Wand des Luftröhrensacks einen tiefen Ton erzeugt; diesem Ton mischen sich dann durch das Reiben der Luft an den Kehlkopfwänden und -lippen andere Töne bei, welche die Klangfarbe des Haupttons der Chamäleonstimme erzeugen.

Das Wesentliche ist also: die Lautäußerung des *Chamaeleo gracilis* und *vulgaris* werden nicht nach dem Prinzip der Zungenpfeifen erzeugt, wie die der Säugetiere, sondern, wie schon gesagt, nach dem Prinzip der Lippenpfeifen, und zwar speziell nach dem Prinzip der gedeckten Lippenpfeifen mit weichen Wänden. —

Die Lautäußerungen der beiden Chamäleon-Arten sind dabei entweder Knurr- oder Zischtöne, und da nun beide vernehmbar werden, wenn das Tier in Aufregung versetzt wird, will ich den Verlauf einer solchen Erregung schildern, soweit sie hier interessiert.

Umfaßt man ein lebendes *Chamaeleo vulgaris* mit einer Hand und streicht darauf mit der andern über seinen Rücken hinweg oder klopft, was noch erfolgreicher ist, mit einer Fingerspitze wiederholt an seine Rippen, so bläht das Tier bei geschlossenem Mund, also durch die Nase, mit einem tiefen Atemzug seinen Leib beträchtlich auf. Beim darauf folgenden Ausatmen stößt es seinen ersten Knurrton aus. Dieser ist allerdings wegen seiner geringen Stärke dem menschlichen Ohr nicht vernehmbar, aber in folgender Weise zu fühlen und sehen: das Tier hält den Mund fest geschlossen, stößt mit einem ganz kurzen energischen Ruck Luft aus den Lungen gegen den Kehlkopf hin aus, seine Schnauzenspitze zuckt energisch mehrere Millimeter hoch empor, der Körper erzittert einen Moment heftig in der umfassenden Hand; die Schnauzenspitze sinkt wieder in die verlassene Lage zurück; der Luftsack ist gefüllt und bleibt es nunmehr auch, und das Tier atmet bei geschlossenem Mund von neuem ein. Demnach geschieht physiologisch das Knurren so: das Chamäleon stürzt mit einem Ruck die Luft aus seinem Körper aus, öffnet gleichzeitig durch Kopflieben den bisher geschlossenen Luftröhrenkrann, die Luft stößt in den mitgeöffneten Luftröhrensack hinein, bläht ihn auf und erschüttert darauf energisch die Luftsäule in ihm, so daß ein Knurrton entsteht, sie strömt dann weiter in den Kehlkopf des Tieres und durch die Kehlkopfspalte aus ihm heraus, wodurch dieser Knurrton seine Klangfarbe erhält, da hierbei an der

Kehlkopfspalte ein neues Luftschwingungs-Maximum eintreten muß, die Art der im Luftröhrensack erzeugten Schwingungen also verändert wird. Schon bei diesem Ausatmen aber hat sich die Schnauzenspitze des Tieres wieder gesenkt und dadurch seinen Luftröhrensack in Blähstellung fixiert, worauf durch neues Einatmen die Möglichkeit für die Wiederholung der Knurröne geschaffen wird. Energisches Knurren geschieht aber nur, wie nebenbei gesagt werden mag, wenn das Tier den Mund geschlossen hat, schwächer knurrt es zuweilen auch bei geöffnetem Mund; es scheinen also die Gaumendach- und Nasenpartien des Tieres den Ton durch Resonanz zu verstärken.

Charakteristisch für das Knurren ist demnach, daß es durch einen Luftstoß erzeugt wird und im wesentlichen Nasalton ist.

Das Zischen des Tieres wird nun folgendermaßen erzeugt: Hat das Chamäleon mehrmals geknurrte, und wird es dann noch stärker erregt, so preßt es zuerst die Zungenspitze so stark an die Mundinnenseite der Kinnhaut, welche zwischen den Unterkieferästen ausgespannt ist, daß diese Haut zu einem großen Sack ausgedehnt wird, der tief zwischen den Unterkieferästen hinabreicht, wobei er die Zungenspitze umschließt, die ihn vorgewölbt hat und nunmehr weit unter dem Niveau des Unterkiefers liegt, darauf bläht das Tier den Körper durch Einatmen der Luft durch die Nasenlöcher bis zum äußersten auf, öffnet langsam den Mund, sperrt ihn zum Schluß weit auf und zieht bei geschlossener Kehlkopfspalte den Kehlkopf in horizontaler Lage so stark zurück und hinab, daß er mit der Luftröhre des Tieres, welche alsdann im Rachen senkrecht aufsteigt, einen rechten Winkel bildet, wodurch der Luftröhrenkahn des Tieres, wie schon früher bewiesen ist, geöffnet und in gebrauchsfähiger Stellung fixiert wird. Nun stößt das Tier die eingeatmete Luft sehr energisch, aber mit langsam steigendem Druck, so daß dabei ein Erzittern des Körpers nicht bemerkbar wird, aus den Lungen aus, und die Luft entweicht darauf durch die abnorm weit geöffnete Kehlkopfspalte und zum Schluß durch den weit geöffneten Mund, denn Bedingung für das Zischen ist, daß das Tier wenigstens den Mund öffnet; energisch zischt es aber nur bei weit geöffnetem Mund, wobei sein Kehlkopf ganz frei in die Mundöffnung hineinragt, so daß ein Reiben der aus der Kehlkopfspalte ausströmenden Luft am Gaumen oder sonstigen Mundpartien nicht eintreten kann. Das Zischen wird also durch einen länger anhaltenden Luftstrom erzeugt, der die Luftsäule im Luftröhrensack in Schwingungen versetzt und dadurch zum Tönen bringt. Diese Töne erhalten durch Reiben der

ausgestoßenen Luft an der Kehlkopfspalte ihre besondere Klangfarbe. Das energische Knurren wird also durch einen Luftstoß bei geschlossenem Mund erzeugt; das Zischen aber durch einen Luftstrom bei geöffnetem Mund.

Als wichtige Beobachtungen beim Knurren und Zischen des Tieres treten dann noch hinzu: Keine seiner Lautäußerungen wird von irgend einer Bewegung seiner Kehle begleitet; d. h. keine seiner Lautäußerungen wird dadurch erzeugt, daß sein Zungenapparat in Tätigkeit tritt und auf den Luftröhrensack drückt; und wenn man ferner das erregte Tier durch Klopfen an seine Kehle veranlaßt, den Kehlsack zu entleeren und einzuziehen, verliert es damit zugleich die Befähigung zu weiterem Lautgeben. Diese beiden Tatsachen sind aber ihrerseits sehr wichtige Beweise für die Angabe, daß die Lautäußerungen des *Chamaeleo vulgaris* vorwiegend im Luftröhrensack erzeugt werden und daß sie ferner nach dem Prinzip der gedeckten Pfeifen daselbst entstehn.

Über das weitere Benehmen des in der Hand gehaltenen *Chamaeleo vulgaris* wäre dann noch folgendes zu bemerken:

Nachdem es mehrere Male geknurrte und dann sehr kräftig gezischt hat, stößt es durch eine Bewegung des Kopfs sehr energisch nach dem vorgehaltenen Finger des Gegners und sucht später zu beißen. Die Bißbewegung wird dabei mit großer Energie ausgeführt, bringt aber wegen der Kleinheit der Zähne keine Wunde bei, sondern erzeugt nur an der betreffenden Stelle den Schmerz, der an einer mäßig stark gequetschten Stelle aufzutreten pflegt.

Auch wenn *Chamaeleo vulgaris* frei einem Feinde gegenübersteht, ist sein Benehmen nicht anders, sondern — beim Männchen in der Begattungszeit zum Beispiel — nach Beobachtung und Angaben von FISCHER's, die ich fast wörtlich anführe, folgendes:

In der höchsten Erregung des Zorns sperren sie das Maul weit auf und, dem Feinde die Breitseite bietend, zischen sie laut vernehmbar und pressen die aorgesammelte Luft mit Vehemenz zur engen Kehlkopfspalte heraus; so verharren sie in Defensive, bis sich der gefürchtete Gegner genähert hat. Ist dies geschehen und haben sie nicht vorgezogen, sich durch Flucht der Gefahr zu entziehen, so gehen sie in die Offensive über, indem sie dem Gegner ihre Breitseite bieten, in welche derselbe wegen der wenig gewölbten und straff gespannten Oberfläche nicht beißen kann, versetzen ihm mit den scharfen Kopfleisten Stöße, zu denen sie durch Vor- und Rückwärts-Oscillieren Anlauf nehmen. Die Stöße werden mit großer Wucht

ausgeteilt, und man vernimmt deutlich das laute Zusammenschlagen der harten Köpfe; dabei zischen sie mit weit geöffnetem Maul ziemlich laut. beißen sich gegenseitig in Schwanz und Beine, bis der eine oder andere genügend gebissen, zerkratzt und gestoßen das Weite sucht.

Zum Schluß möchte ich noch folgendes berichtigen:

JOHANN V. FISCHER gibt an, daß *Chamaeleo vulgaris*, wenn es knurren und zischen will, den Körper zu einer senkrecht stehenden, großen, flachen Scheibe aufbläst, zu einer Scheibe mit so geringem Querschnitt, daß es von beiden Seiten ganz abgeplattet erscheint und nicht dicker als ein Messerrücken wird, ja es könne sich so aufblähen, daß die Lungengegend im Körper als ein durchscheinender Fleck sichtbar wird. Richtig hieran ist: das *Chamaeleo vulgaris* bläst sich allerdings so auf, aber nur im ersten Stadium seiner Erregung, d. h. ehe es zu knurren und zischen beginnt. Wenn es aber laut werden will, nimmt sein Körper alsbald auf Kosten seiner Tiefe stark im Querschnitt zu, und beim Zischen gar, das an Tonstärke dem Fauchen der Katze gleicht, wird der Querschnitt seines Körpers durch Einatmen fast ein Quadrat, und man sieht darauf, wie die winklig gebogenen Mittelpartien der Rippen des Tieres die Lungen im Querschnitt zusammendrücken. Würde dagegen das Tier auch bei beginnendem Knurren und Zischen — wie im Beginn seiner Erregung — eine senkrechte Scheibe fast ohne Querschnitt bilden, so müßte es, um Luft aus den Lungen zu pressen, beim Lautgeben seinen Bauch einziehen, d. h. mit den Ripbenspitzen und dem Brustbein auf die Lungen drücken, also unter Verkleinerung seiner Rippenwinkel an Tiefe verlieren, was, wie Beobachtung lehrt, aber eben nicht geschieht.

Kapitel V.

Anatomie der Kopflappensäcke.

a) Tuba eustachi.

Der bei dem vorliegenden Tier vorhandene linke und rechte Kopflappensack sind von spiegelbildlich gleicher Gestalt, wie alle Organe des Tieres, welche seiner bilateralen Körpersymmetrie unterworfen sind; es genügt daher die Beschreibung des einen und es mag der linke sein. Wird also bei dem vorliegenden *Chamaeleo gracilis* an der linken Kopfseite im Gebiet des Kopflappens vom Kragen

ein Stück weggeschnitten, so wird dadurch (Fig. 5, Taf. 2) ein Teil eines gewaltigen Luftsacks freigelegt, der sich zugleich als mehrkammrig erweist. In Wirklichkeit besteht er aus 3 Kammern, die ihrer Lage nach als Mittelohr-, Kopflappen- und Achselraum zu bezeichnen sind. — Den Eingang in dieses gewaltige Luftgebiet (Textfig. A) bildet das Foramen eustachi (*s*) der betreffenden Kopfseite, das als Öffnung in der Oberseite der Rachenhaut (*r*) des Tieres vom Rachenraum aus in den Luftröhrensack führt und, wie später genauer nachgewiesen wird, geöffnet und geschlossen werden kann. Es liegt dabei hart am Innenrand des Pterygoidfortsatzes des Basisphenoideum, ist ferner nur wenige Millimeter von dem der rechten Seite entfernt, und beide zusammen liegen derartig über der Kehlkopfspalte des Tieres und etwas vor ihr, daß die Kehlkopfspalte und das Foramen eustachi bis zur Berührung genähert werden, wenn sich der Kehlkopf des Tieres hebt oder wenn die Tuben bei Kopfsenkung gegen die Kehlkopfspalte hinabsinken.

b) Mittelohrraum.

Das Foramen eustachi führt also aus dem Hinterende des Rachens durch die Rachenhaut in den darüberliegenden Kehlkopfsack, und zwar in dessen erste Kammer, den „Mittelohrraum“. Der Raum wird so genannt, weil er dem Mittelohr der Säugetiere entspricht, denn die Columella des Tieres durchquert ihn. Dieser Mittelohrraum ist nur wenig groß und wird durch folgende Kopfabschnitte begrenzt: an der Außenseite durch das Quadratum, durch den hintern Fortsatz des Pterygoids und durch das bindegewebige Blatt, welches von diesem Knochenfortsatz zum Prooticum führt; an der Oberseite wird er begrenzt durch den Processus paroticus des Occipitale laterale und durch das Prooticum; seine Mundhöhlenwand drittens wird gebildet vom Pterygoidfortsatz des Basisphenoids und von dem Teil der Rachenhaut, welchen die Foramina eustachi durchbohren. Nach hinten endlich stößt der Mittelohrraum an den Musculus digastricus und an die dünne Scheidewand aus Bindegewebe, welche den Mittelohrraum vom folgenden Kopflappenraum trennt.

c) Kopflappen- und Achselraum.

Von dem eben beschriebenen Mittelohrraum (*t*) führen durch die bindegewebige Hinterwand 2 kreisrunde Löcher (*u*) in den benachbarten Kopflappenraum (*v*), dessen Innenwand in der Fig. 5, Taf. 2 nach einer Photographie genau abgebildet ist. Die zarte bindegewebige

Innenwand dieses Raumes liegt dabei so eng den Halsmuskelfascien und sonstigen Halsgebilden an und ist mit ihnen zum Teil so innig verwachsen, daß sie die betreffenden Gebilde durch sich hindurchschimmern lassen, und es hat der Raum demnach folgende Gestalt: Oben schimmert durch seine Innenwand (Fig. 5, Taf. 2) der *Musculus temporalis* (*a*) und *complexus* (*c*) hindurch, dazwischen liegt ein großer Abschnitt der Wand (*b*), welcher dem entsprechenden des Kopflappensacks der andern Kopfseite so nahe liegt, daß zwischen ihnen nur ein ganz schmaler luftführender Raum übrig bleibt, so daß man hier deutlich durch diese Häute von dem einen Luftraum in den andern hineinsehen kann. Ferner schimmern durch die Wand dieses Raumes noch der Unterkiefersecker *Musculus digastricus* (*f*), der *Musculus sternomastoideus* (*i*) sowie auch Speise- und Luftröhre (*i* und *k*) hindurch. Unten erweitert sich dieser Raum zu einer Aussackung (*m*), die zwischen die Speiseröhre und das stark gesenkte Zungenbein eingelagert ist, und von hier an bildet dann der aufgeblasene Luftröhrensack die Innenwand des Kopflappensacks; bei Tieren dagegen, bei welchen der Luftröhrensack nicht aufgeblasen ist, fehlt hier unter der Speiseröhre eine trennende Wand zwischen den beiden Kopflappensäcken, sie stoßen alsdann also an dieser Stelle ohne Grenz wand zusammen.

Vorn wird dieser aufgeblasene Kopflappenraum durch die Außenseite des Kopflappens begrenzt, die nach vorn gerichtet ist, denn die beiden Wände des Kopflappens liegen bei diesem Tier nicht aneinander, sondern sie sind beim Aufblasen des unter ihnen liegenden Luftraums (wie auch Fig. 6, Taf. 2 in *a* u. *b* zeigt) so weit auseinander gezerzt worden, daß der Kopflappen seinen scheinbaren Charakter als Hautfalte völlig verloren zu haben scheint. Diese Außenwand (*a*) des Kopflappens hat ferner einen viel derbern Bau als die Anlegewand (Fig. 6, *b*) desselben und trägt an ihrer Innenseite einen dicken milchweißen Belag, der aus festem elastischen Bindegewebe besteht und ganz den Eindruck eines Polsters macht; auch wirkt er — wie gezeigt werden wird — beim Aufblasen des Kopflappenraums als ein solches und mag deshalb das Kopflappenpolster heißen. Dann setzt sich ferner oben an die Innenseite dieser Kopflappenwand ein Faserbündel des *Musculus digastricus* an, so daß, wenn dieser Muskel zusammengezogen wird, auch die Außenwand des Kopflappens gegen den Körper gezogen wird, wie durch Ziehen an diesen Muskelfasern festgestellt werden konnte.

Wie die Fig. 6, Taf. 2 ferner ergibt, werden die Wände dieses Raums

beim Aufblasen durch Bindegewebestrabekeln vor zu starkem Auseinanderweichen geschützt. Eine solche Trabekel (*h*) entspringt z. B. von der Hinterwand des Raums zwischen den beiden Mittelohrforten (*g, g*) und zieht an die Hinterseite des Quadratum. Eine andere zieht von der Hinterwand des Raums an den Unterkiefer usw.

Durch die Hinterwand des eben beschriebenen Kopflappenraums geht dann (Textfig. A) ein rundliches Fenster (*w*) in den Achselraum (*x*). Dieser Raum liegt in seinem Hauptteil dicht vor dem Oberarmkopf (*z'*), sendet aber außerdem noch zwei Zipfel aus, von denen der obere (*y*) von oben, der untere (*z*) von unten um den Oberarmkopf (*z'*) so weit herumgreift, daß sie in der Achselhöhle des Tieres bis auf wenige Millimeter aneinander rücken. Auch in Fig. 6, Taf. 1 sind übrigens die Charaktere dieses Raumes und zwar in natürlicher Beschaffenheit gut festzustellen. Das Loch *n* ist das rundliche Fenster, welches vom Kopflappenraum *d* in den Achselraum *o* hineinführt. Dieser Raum sendet in *p* den obern Zipfel und in *r* den untern aus, welche den Oberarmkopf des Tieres bis weit in die Achselhöhle hinein umfassen. — In der Mitte dieses Raums ziehen dann noch eine Anzahl von Bindegewebszügen von der Hinterwand zur vordern und verhindern, daß der Raum bei der Aufblähung durch Luft zu stark ausgedehnt wird.

Die Außenwand dieses Kopflappen- und Achselraums, die in Fig. 6, Taf. 1 weggeschnitten worden ist, besteht endlich aus einem großmaschigen Bindegewebe, in welches zahlreiche Muskelfasern eingewebt sind, die sich kreuzen und miteinander verwachsen und welche MIVART sogar als zwei Muskeln beschrieben hat: jene, welche senkrecht verlaufen, nämlich als *Musculus hyoideus posterior* und die, welche horizontal gehen, als *Sphincter colli*. Doch sind seine sowie die seiner Arbeit entnommenen und etwas umgeänderten Angaben HOFFMANN'S über den Verlauf dieser Muskeln nicht genau. Wichtig aber ist, daß diese Muskelfasern sich nicht nur kreuzen, sondern außerdem noch mit der über ihnen liegenden Kopflappenhaut des Tieres verbunden sind, so daß diese beim Zusammenziehen dieser Muskelfasern eine Zusammenfaltung erfahren muß, worauf auch schon der Name *Sphincter colli* hinweist und auf die ich später zurückkomme.

HOFFMANN, Reptilien, in: BRONN, Class. Ordn. Tierreich, Abt. 3, II, p. 651:

„*M. mylo-hyoideus posterior*.

Mylo-hyoideus posterior: MIVART.

Eine ansehnliche, aber dünne Muskelschicht, die von der innern

Fläche des Quadratum entspringt und sich in der Mittellinie des Halses mit der andern Seite verbindet. Oben ist dieselbe fest mit einer andern, ebenfalls dünnen Muskelschicht verbunden, die von den dicken Fasern entspringt [Fascie, Ref.], welche die an der Crista occipitalis ihren Ursprung nehmenden Muskeln einhüllt und sich an die Fascia inseriert, welche den M. collo-(capiti) scapularis superficialis (Levator scapulae superficialis) umgibt (Sphincter colli).“
und MIVART in: Proc. zool. Soc. London 1870, p. 850.

„Mylo-hyoidens posterior. A considerable but delicate muscular lamella arises from the inner side of the suspensorium of the mandible, and, passing downwards beneath the throat, meets its fellow of the opposite side. It is immediately superficial to the genio-hyoid, so that the fibres of the latter are superficial to it. Posteriorly this muscle gradually loses itself in the delicate fascia investing the muscles of the chest.

Above, this muscle is closely connected with a thin muscular layer which springs from the dense fascia binding down the muscles of the occipital crest, and which ends in the fascia which encloses the levator claviculae.“

Kapitel VI.

Physiologie der Kopflappensäcke.

a) Das Arbeiten der Tuba eustachi.

Da bei *Chamaeleo gracilis* jeder Kopflappensack nur einen einzigen Eingang hat und zwar nur das Eustachloch der entsprechenden Kopfseite, so ist klar, daß er auch nur durch dieses Loch hindurch aufgeblasen und entleert werden kann. Auch hat das Foramen eustachi dazu große Befähigung, da es zu öffnen und schließen ist, wie folgende Tatsachen klar beweisen: erstens sind bei dem vorliegenden Individuum mit aufgeblasenem Halskragen die beiden Eustachlöcher fest geschlossen und bilden so im Dach der Schlundröhre winzige Längsschlitzte, deren Wände fest aneinander liegen; bei den beiden andern Tieren dagegen, welche zugleich mit diesem Artling gefangen sind und deren Kopflappenraum nicht luftgefüllt ist, sind sie offen, wie überhaupt bei allen jenen von mir untersuchten Einzellingen dieser Art, welche in normaler Weise, d. h. ohne Kopflappenaufblähung, abgestorben sind. Sie bilden offene kleine cylindrische Durchbohrungen der Schlundhaut, mit kreisförmigem Querschnitt,

vom Umfang eines mäßig starken Stecknadelknopfs. Es liegen demnach offene und geschlossene Eustachlöcher des *Chamaeleo vulgaris* direkt vor. Dann habe ich zweitens direkt beobachtet, daß sie bei lebenden Einzellern von *Chamaeleo vulgaris* geschlossen und geöffnet wurden und zwar unabhängig voneinander, so daß also bei ein und demselben Tier das eine geschlossen, das andere offen war. Auch sind sie bei *Chamaeleo vulgaris* normalerweise geöffnet, wenn das Tier den Mund zum Fauchen aufsperrt. Drittens schließen sie sich gleichzeitig von selbst schon dann, wenn man bei einem abgetöteten Tier, wo sie normalerweise offen sind, hinter ihnen am Dach der Schlundröhre in der Mittellinie eine Nadel mit der Spitze ansetzt und an der Nadel dann rückwärts d. h. gegen den Magen des Tieres hin zieht. Auch kann man auf diese Art jedes einzelne von ihnen unabhängig vom andern zum Verschuß bringen, wenn die Nadel an der Schlundhaut nicht in der Mittellinie,

sondern in Richtung der Längsachse eines der Löcher angreift. Läßt dann die Zugwirkung an der Nadel aber nach, so öffnen sie sich wieder von selbst. Man ist daher im stande, auf diese Weise an einem einzigen abgetöteten Tier ihr Verschießen und Öffnen beliebig oft zu wiederholen.

Der Grund, weshalb sie bei dieser Behandlung verschlußfähig sind, ist folgender (Textfig. E):

Sie liegen, wie schon erwähnt, in der Schlundröhre des Tieres dicht an der Schädelbasis, dort wo sich die Schlundröhre festsetzt, und sind auf der Gebrauchsseite der Schlundröhre von deren zahlreichen Schleimhautwülsten umgeben. Diese Wülste liegen daselbst dicht aneinander und ziehen in ihrem hintern Abschnitt im wesent-

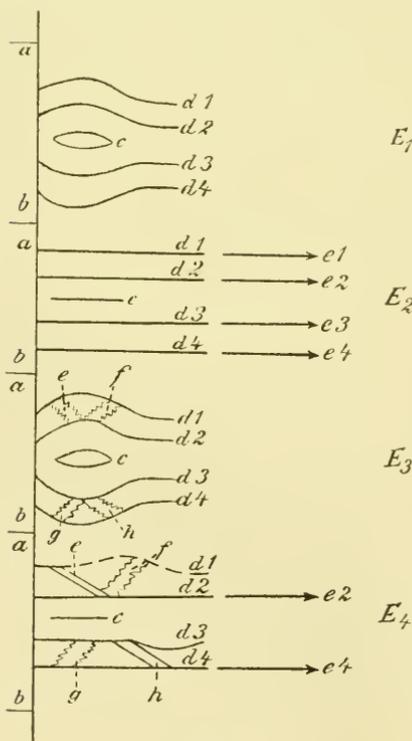


Fig. E.
Das Öffnen und Schließen der Tuba eustachi bei *Chamaeleo* schematisiert.

lichen parallel nebeneinander her, um jedes Eustachloch aber (Textfig. E₁, c), wenn es offen ist, gehen sie in einem starken, gegen das Loch geöffneten Bogen herum (d_1-d_4), daher kommt es, daß ein Ziehen am hintern Abschnitt der Schlundröhre (Textfig. E₂ durch e_1-e_3) diese Hautwülste in der Gegend des Eustachlochs geradestreckt, wobei von ihnen das zugehörige Eustachloch, wenn es — wie bei normal gestorbenen Tieren stets — offen ist, durch Angriff von beiden Seiten zu einem Längsschlitz zusammengedrückt wird. Aber diese Wülste sind außerdem noch (Textfig. E₃) im Eustachlochgebiet in wichtiger Weise miteinander verbunden und zwar durch zahlreiche Wulstzweige, welche von einem Schleimhautlängswulst zum andern entweder (e, g) schräg vorwärts (von außen nach innen), oder (f, h) schräg rückwärts (von innen nach außen) ziehen. Durch diese Anordnung wird bewirkt, daß selbst der Streckversuch eines jener Schleimhautlängswülste, welche dem Eustachloch fern liegen, auf die dem Loch näher liegenden in gleichsinniger Weise übertragen wird; d. h. es wirken dann (Textfig. E₄) mit dem direkt gezogenen Schleimhautlängswulst die andern, welche dem Loch näher liegen, gleichsinnig auf das Loch ein, verstärken also wesentlich den Einfluß seiner Wirkung auf das Loch und bewirken daneben, daß bei dieser nur teilweisen Beanspruchung der Schlundröhre keine technische Verwirrung unter ihren Elementen entsteht.

Der Grund aber, weshalb sich die Eustachlöcher nach dieser Beanspruchung auf Zug wieder von selbst öffnen, liegt in der Tatsache, daß die gekrümmte Lage der Schleimhautwülste die natürliche Lage derselben ist; diese Schleimhautwülste kehren deshalb nach ihrer Beanspruchung auf Zug in ihre Ruhelage zurück und ziehen dadurch die vorher von ihnen geschlossenen Eustachlöcher wieder auf. Das Öffnen und Schließen der Eustachlöcher findet also bei dieser Beanspruchung rein automatisch statt.

Aus diesen drei Tatsachen ergibt sich also jedenfalls, daß die Eustachlöcher des *Chamaeleo gracilis* zu öffnen und schließen sind, und es entsteht nun die Frage: wodurch werden sie beim lebenden Tier geschlossen? und dann die zweite ebenso wichtige: Ist ein Verschließen derselben ohne Muskelwirkung, d. h. ein automatisches Verschließen derselben, möglich?

Um festzustellen, wodurch beim lebenden Tier die Eustachlöcher geschlossen werden und vor allem, ob ein automatisches Verschließen derselben möglich ist, wurde die Speiseröhre im Bezirk der Eustachlöcher nicht nur mit auffallendem und nach Aufhellung auch mit

durchfallendem Licht untersucht, sondern es wurden davon auch Quer- und Längsschnitte angefertigt. Es ergab sich dabei, daß die Eustachlöcher weder eigene Muskulatur haben, noch durch Muskelfasern der Schlundröhre direkt geschlossen werden können, bleibt also nur die Möglichkeit, daß erstens die im Magenende der Speiseröhre vorhandene Längsmuskulatur bei ihrer Kontraktion die Eustachlöcher vermittelst der Schleimhautwülste zusammenzieht, oder daß sie zweitens — wie Experimente durchaus wahrscheinlich machen — automatisch in folgender Weise geöffnet und geschlossen werden können:

Hebt das Tier den Kopf, so wird die Rückenseite seiner Speiseröhre zur Druckseite der dadurch entstandenen Speiseröhrenverbiegung, und es müssen sich dann wohl die Schleimhautlängswülste der Rückenseite der Speiseröhre zusammenschieben, d. h. die Eustachlöcher öffnen; senkt dagegen das Chamäleon den Kopf, so wird die Rückenseite seiner Speiseröhre zur Zugseite der dadurch entstandenen Speiseröhrenverbiegung, d. h. es werden alsdann wohl die Schleimhautlängswülste der Rückenseite der Speiseröhre in Zugspannung versetzt und dadurch die Eustachlöcher geschlossen; und sie werden übrigens auf diese Weise besonders dann geschlossen werden müssen, wenn die Kopflappensäcke des Tieres mit Luft gefüllt sind, denn unter diesen Umständen ist die ganze Speiseröhre des Tieres von allen Seiten mit verdichteter Luft umschlossen, wodurch eine Art Zugspannung in ihr entsteht, welche danach streben wird, die Eustachlöcher automatisch zu schließen.

Werden die Eustachlöcher wirklich in dieser Art geöffnet und geschlossen, dann ist die Möglichkeit für ein automatisches Zusammenarbeiten von Luftröhrensack und Kopflappensäcken gegeben.

Mag dies aber bis auf weiteres noch zweifelhaft bleiben, sehr wichtig ist schon, daß der sichere Nachweis gelang, daß das Chamäleon imstande ist, seine Eustachlöcher zu öffnen und zu schließen.

b) Das Füllen der Kopflappensäcke.

Sicher ist, daß von dem Tier die Luft, welche zum Aufblasen der Kopflappensäcke nötig ist, nur aus den Lungen durch den Kehlkopf den Eustachlöchern zugeführt werden kann und zwar deshalb, weil dadurch nur — und nicht etwa durch einfaches Einatmen von Luft in den Mund — jener starke Luftstrom erzeugt werden kann, welcher zum Aufblasen eines Kopflappensacks durchaus nötig ist, und es kann dies ferner nur geschehen, nachdem der Kehlkopf aus seiner Ruhelage, in welcher er (wie Textfig. A zeigt) recht weit von

den Eustachlöchern (*s*) liegt, unter Muskelzug nach oben und vorn bewegt worden ist und sich dann unmittelbar den Eustachlöchern angelegt hat. Er ist aber auch für diese Aufgabe vorzüglich vorbereitet, denn einmal steht er dauernd, wie bereits WIEDERSHEIM gesehen hat, in einem nach oben gerichteten Winkel zur Längsachse der Luftröhre, ist also von vornherein zum Emporheben der Kehlkopfspalte gegen die Eustachlöcher besonders gut eingerichtet; dann ist er ferner gelenkartig mit der Luftröhre verbunden, kann deshalb also seine Stellung zu ihr ohne Schwierigkeit verändern und sich noch mehr aufrichten, und dann hat er einen solchen Umfang, daß er genau in die kleine Ausbuchtung der Mundhöhle paßt, in welche die beiden Eustachlöcher einmünden. Es kann somit die Atemluft, welche — von der Lunge aus — den Kehlkopf durchzieht, ohne jeden Verlust direkt in die Eustachlöcher eingeblasen werden.

Immerhin aber muß der Kehlkopf des Tieres, wenn er an die beiden Eustachlöcher oder an eins derselben gelegt werden soll, wie schon erwähnt, aus seiner Ruhestellung zur Schädelbasis emporgehoben und nach vorn geführt werden. Diese Aufgabe löst das Tier, indem es den Kopf im Hinterhauptgelenk nach oben rotiert, wodurch sein Kehlkopf durch Anspannung der Haut an Kinn und Brust rein passiv nach oben gedrückt wird. Nach vorn aber ziehen den Kehlkopf jene zwei Muskeln (*a*), von welchen schon in der Besprechung der Textfig. C dieser Arbeit die Rede war und welche ich als Vorzieher des Kehlkopfs (*Protractores laryngis*) benennen will, da sie einen Namen bislang noch nicht erhalten haben. Es sind bilateral symmetrische Gebilde zueinander, und es entspringt deren einer an der rechten, der andere an der linken Seite der bindegewebigen Verlängerung jener vordern Knorpelzunge des Kehlkopfs (Textfig. C, *b*₁), die bereits früher beschrieben worden ist und als eine Fortsetzung der Ringknorpel-Unterseite über die Kehlkopfspalte hinaus vorspringt. Jeder dieser Muskeln geht dann an die Innenseite des entsprechenden Unterkieferastes, wo er mit den entsprechend gelegenen Zungenbeinmuskeln *M. genio-hyoideus* und *M. cerato-mandibularis* gemeinsamen Ansatz hat. Diese beiden Vorzieher des Kehlkopfs vereint, ziehen den Kehlkopf nach vorn auf der Zungenmuskulatur entlang und richten zum Schluß zugleich die quer vor dem Kehlkopf liegenden Mundschleimhautfalten so auf, daß sie sich zwischen Kehlkopf und Choanen legen und beide völlig voneinander abschließen, wodurch die Mundhöhle des Tieres nach außen hin völlig luftdicht abge-

geschlossen wird, so daß nunmehr die Kopflappensäcke ohne Schwierigkeit von den Eustachlöchern aus gefüllt werden können.

Das geschieht in folgender Weise (Textfig. A): Es strömt die Luft durch das entsprechende Eustachloch (*s*) zuerst in den Mittelohrraum (*t*), den sie aufbläht, dann durch die beiden Pforten in dessen Hinterwand (*u*) weiter in den Kopflappenraum (*v*), wo sie (wie das Fig. 6, Taf. 2 zeigt) den Kopflappen, der in der Ruhe eine Hautfalte bildet und dem Körper des Tieres dicht anliegt, so auseinanderzerzt, daß die Außenwand desselben (*a*) nach vorn bewegt wird, während die Anlegewand (*b*) desselben so aufgebläht wird, daß beide Wände zum Schluß einen Kugelabschnitt bilden. D. h. es bewirkt dieses Einströmen der Luft in den Kopflappenraum in facta das Aufrichten der Kopflappen. Dabei prallt die Luft beim Eintreten in diesen Raum zuerst an das Polster an, welches an der Kopflappenaußenwand (*a*) die Luftraumseite überzieht; demnach ist dieses Polster eine Schutzvorrichtung für jene Hautpartie des Kopflappenraums, welche beim Einströmen von Luft in diesen Raum den ersten Anprall aushalten muß und der Gefahr des Zerreißen am stärksten ausgesetzt ist.

Die Luft geht dann (Textfig. A) weiter (durch *w*) in den Achselraum (*x*) des Kopflappensacks und bläst dabei auch dessen beide Endzipfel (*y* und *z*) so stark auf, daß dadurch in der Achselhöhle des Tieres eine Art Grube entsteht, welche von den aufgeblasenen Zipfelenden umrandet wird.

Sind nun beim *Chamaeleo gracilis* die Kopflappensäcke gefüllt und schließt das Tier alsdann seine Eustachlöcher aktiv oder automatisch, so muß die Luft so lange in den Kopflappensäcken bleiben, bis die Eustachlöcher wieder geöffnet werden.

c) Experimentelle Versuche an den Kopflappen von Chamäleon.

Um die Frage zu lösen, ob die bei dem vorliegenden *Chamaeleo gracilis* unter den Kopflappen liegenden Lufträume nicht doch noch pathologische Gebilde seien und ob die Chamäleon-Kopflappen beim Einströmen von Luft durch die Eustachlöcher sich wirklich bewegen, habe ich bei mehreren lebensfrischen Einzellingern von *Chamaeleo vulgaris*, bei welcher Art die Kopflappen und der Luftröhrensack nur etwas weniger als bei *Chamaeleo gracilis* entwickelt sind, einzelne Kopflappensäcke durch das entsprechende Eustachloch mit Luft, bei andern Vertretern dieser Art mit Karmingelatine injiziert. Es wurde dabei die gefüllte Spritze mit der Einstichkanüle soweit

durch das Eustachloch in den Kopflappensack eingesteckt, daß die Kanülenspitze bis zur Mitte des Mittelohrraums vordrang. Der Erfolg der Injektion war überraschend, denn schon beim Andruck der Spritze bewegte sich der entsprechende Kopflappen lebhaft nach vorn, und durch Abpräparieren der Haut wurde dann zweitens festgestellt, daß unter der Halshaut dieses Tieres ein Hohlraum injiziert worden war, welcher in Größe und Lage ganz genau dem luftgefüllten des besprochenen *Chamaeleo gracilis* entsprach, ja man konnte an diesem karmingelatine-gefüllten Hohlraum nicht nur den Mittelohr-, Kopflappen- und Achselraum nachweisen, sondern auch die Endzipfel des letztern, welche bis in die Achselhöhle des Tieres vordrangen. So ist demnach experimentell erstens bewiesen, daß die Kopflappen des *Chamaeleo gracilis* und *vulgaris* bewegt werden, wenn in die Eustachlöcher Luft geblasen wird, und dann zweitens, daß die Lufträume unter den Kopflappen des untersuchten *Chamaeleo gracilis* nichts Pathologisches sind, was freilich auch schon das Ausgangstier dieser Arbeit erkennen läßt, da in dessen Lufträumen keine Spur einer Bindegewebszerreißung oder -Überdehnung nachweisbar ist, und drittens erinnere ich noch an den schwarzen Fleck vor der Achsel der übrigen von mir untersuchten Einzellinge von *Chamaeleo gracilis*, welcher als Färbung eines Hautfaltengrundes beweist, daß auch bei diesen Artlingen die Kopflappen aufblasbar waren.

Durch das Ergebnis dieser Versuche ermutigt, habe ich dann bei länger in Spiritus liegenden Einzellinge jener Chamäleon-Arten, welche große Kopflappen besitzen, so bei *Chamaeleo dilepis* und *monachus* Luft oder Spiritus von außen direkt in den Kopflappenraum injiziert, indem durch die weiche Haut am Grund der Anlege-seite eines Kopflappens die Spritzenkanüle in den Kopflappenraum eingestochen wurde; der Erfolg der Injektion war überraschend, die Kopflappen der betreffenden Tiere, welche vorher dem Hals ihrer Besitzer dicht anlagen, richteten sich dann sofort so weit auf, daß sie in einem Winkel von 90° vom Kopf abstanden, d. h. sie nahmen dabei jene Stellung ein, welche sie im Leben des Tieres in dessen Erregungszuständen einzunehmen pflegten. Ferner wichen dabei die beiden Seiten des betreffenden Lappens beträchtlich auseinander, und der so zwischen ihnen entstandene Raum füllte sich bis zur Spitze des Kopflappens mit der Injektionsmasse. Ja, bei dem einzigen Artling von *Chamaeleo monachus*, welcher mir überhaupt zugänglich war, richteten sich sogar schon bei einer derartigen Injektion des einen Kopflappens beide in der Art auf, wie das Fig. 1 und 2, Taf. 1

zeigen, und zwar infolge der schon bei der anatomischen Betrachtung der Kopflappensäcke angegebenen Tatsache, daß bei Chamäleon-Einzelligen, bei welchen — wie hier — der Luftröhrensack nicht aufgeblasen ist, unter der Speiseröhre die beiden Kopflappen ohne Grenzwand ineinander übergehen. Wäre dagegen bei denselben Einzelligen dieser Sack aufgeblasen, so würde er diesen Verbindungssteg zwischen den beiden Kopflappensäcken so vollständig ausfüllen, daß ein Luftübertritt aus einem in den andern nicht mehr möglich ist; die Tiere können unter diesen Umständen also ihre Kopflappen einzeln bewegen, wie das JOHANNES BERG ja auch beobachtet hat.

d) Die Entleerung der Kopflappensäcke.

Es bleibt nun nur noch zu untersuchen, wie die Kopflappensäcke des *Chamaeleo gracilis* und *vulgaris* entleert und zusammengefaltet werden. Darüber konnte folgendes festgestellt werden:

Gleichwie in jeden Kopflappensack die Luft durch das entsprechende Eustachloch einströmt, strömt sie auch durch dasselbe aus ihm heraus, wenn er entleert wird, worauf sie durch den geöffneten Mund oder langsamer durch die Choanen ins Freie gelangt. Entleert wird dabei jeder Kopflappensack, wie das schon früher angedeutet wurde, durch Muskelfasern (*Musculus mylo-hyoideus posterior* und *Sphincter colli MIVART'S*), welche in seiner Außenwand gelegen und außerdem mit dem darüberliegenden Kopflappen des Tieres verwachsen sind.

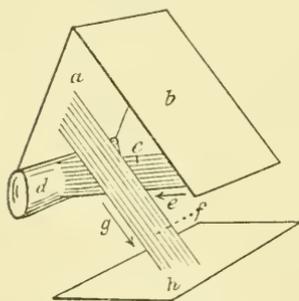


Fig. F.

Das Zusammensetzen der Kopflappen bei *Chamaeleo* im Modell.

Textfig. F zeigt schematisiert die Lage und Wirkungsweise dieser Muskelfasern an einem Kopflappen. Die Abbildung ist so gehalten, als sähe man in den betreffenden Kopflappen von der Unterseite aus hinein. Die Platte *a* ist dabei die Außenwand des Kopflappens, die Platte *b* dessen Anlegewand, die Platte *h* stellt die Medianebene des Tieres dar; der Balken *d* ist das Quadratum, welchem die Kopflappenwand *a* aufsitzt. Von den Muskelfasern, welche diese Kopflappen bedienen, verlaufen eine Anzahl (*c*) horizontal, die andern (*f*) schräg nach unten und innen. Diese schrägen Fasern (*f*) setzen sich dabei in der Nähe des Quadratoms (*d*) an die Außenwand des Kopflappens und haben ihre Kontraktionsrichtung (*g*) gegen

die Kehle und Medianebene des Tieres (*h*), wo sie mit denen der andern Kopfseite verwachsen. Dagegen haben die Horizontalfasern dieses Gewebes (*c*) ihre Kontraktionsrichtung (*e*) nach dem Quadrat (*d*), an dem sie mit ihrem einen Ende befestigt sind, während sie mit ihrem andern Ende an der Anlegewand des Kopflappens (*b*) festsitzen. Ziehen sich also in dem vorher aufgeblasenen Kopflappensack diese Horizontalfasern (*c*) zusammen, so ziehen sie in der Pfeilrichtung (*e*) — neben der Außenwand des Kopflappensacks, der sie ja angehören — den Kopflappen (*a b*) gegen das Quadrat (*d*) hin zu einer Hautfalte zusammen, die dann senkrecht vom Kopf absteht, d. h. die Kopflappenwände werden auf diese Weise aneinander gelegt, wobei die Anlegewand (*b*) des Kopflappens zur Außenwand (*a*) desselben hinwandert. — Verkürzen sich darauf jene Muskelfasern (*f*), welche in der Pfeilrichtung (*g*) schräg nach innen und unten arbeiten, so rotiert der vorher zusammengefaltete Kopflappen am Quadrat nach innen, legt sich also dem Hals des Tieres an.

Unter Umständen kann aber auch der *Musculus digastricus* des Tieres die Energie dieses Kopflappenanlegens bedeutend verstärken und zwar dann, wenn dieser Muskel durch sein Zusammenziehen den Mund des Tieres öffnet, damit die Luft aus dem Kopflappensack besonders schnell entweicht, dann verkürzen sich zugleich mit den am Quadrat festsitzenden Hauptfasern dieses Muskels auch diejenigen, welche am Kopflappen an der Außenwand-Innenseite entspringen, wodurch der Kopflappen selbst ziemlich energisch gegen den Hals des Tieres hin umgelegt wird. — Das ist auch experimentell festzustellen, denn, wenn man bei einem abgetöteten Tier die Kopflappen aufrichtet und dann an den betreffenden Muskelfasern in der Kontraktionsrichtung zieht, legt sich sofort der aufgerichtete Kopflappen energisch dem Hals des Tieres an.

Das Verhalten dieser Fasern des *Musculus digastricus* beweist übrigens auch, wie sehr JOHANNES BERG berechtigt war, anzugeben, daß *Chamaeleo melleri* beim Kauen die Kopflappen mittelstark bewege: Die bei einem nicht aufgeregten Tier wahrscheinlich nur lose dem Hals anliegenden Kopflappen müssen eben durch den betreffenden Kaumuskel bei jeder starken Kaubewegung schwach hin und her bewegt werden.

Kapitel VII.

Das Zusammenarbeiten der drei Luftsäcke.

Wie nachgewiesen worden ist, besitzen *Chamaeleo gracilis*, *dilepis* und *monachus* die Fähigkeit, von der Luftröhre aus einen Luftröhrensack und von den Eustachlöchern aus je einen Raum unter den Kopflappen aufzublasen, wodurch sich diese Kopflappen ohrmuschelartig nach vorn aufrichten. Es entsteht nun die Frage: Haben diese Tiere die Fähigkeit, diese 3 Hohlräume ihres Halses harmonisch zusammenarbeiten zu lassen? — Das ist in der Tat der Fall, und die direkten Beweise dafür liegen einmal in den Angaben jener Beobachter, welche *Chamaeleo dilepis* und *melleri* lebend gesehen haben, zweitens in der noch wichtigeren Tatsache, daß jenes *Chamaeleo gracilis*, welches diese Arbeit veranlaßt hat, beim Absterben jene 3 Hohlräume in voller Aufblähung fixierte und so im Spiritus erhärtete.

Ein solches harmonisches Zusammenarbeiten dieser Hohlräume der betreffenden Chamäleon-Arten verläuft nun aber nach den Untersuchungen dieser Arbeit, wobei das Verhalten der Eustachlöcher allerdings noch zweifelhaft bleibt, in folgender Weise: das durch einen in der Ferne herannahenden Feind in Aufregung versetzte Tier beginnt mit der Füllung jener 3 Luftsäcke. Es atmet deshalb bei geschlossenem Mund durch die Nase tief ein und bläst dadurch zuerst den Körper zu einer senkrecht stehenden Scheibe von großer Tiefe und ansehnlicher Breite auf. Beim nachfolgenden Ausatmen wirft es die Schnauzenspitze hoch, öffnet dadurch an seiner Luftröhre automatisch den Luftröhrenkrahm, zieht durch die Protractor-muskeln den Kehlkopf nach vorn und hebt ihn durch Heben des Zungenbeinkörpers zu den in der Ruhe stets offenen Eustachlöchern empor, ein kräftiger Ausatemstoß füllt nun den Luftröhrensack und durch die Eustachlöcher die Kopflappensäcke des Tieres, wodurch sich die Kopflappen aufrichten, während gleichzeitig in dem Luftröhrensack des Tieres ein Knurrton entsteht.

Nummehr folgt die Fixierung der aufgeblasenen Hohlräume: es senkt sich dazu die Schnauzenspitze, dadurch schließt sich automatisch der Luftröhrenkrahm und wird der Luftröhrensack aufgeblasen fixiert. Gleichzeitig schließen sich die Eustachlöcher — wenn sie nicht schon vorher oder beim Kopfsenken automatisch geschlossen wurden — und fixieren die Kopflappen in aufrechtem Stand.

In dieser Schreckstellung erwartet das Tier nunmehr den Gegner und kann so einatmen, ohne die Aufblähung seines Halskragens zu gefährden.

Ist der Feind nahe genug, so bereitet das Chamäleon den direkten Angriff vor:

Es drückt in dem vorher geschlossenen Mund die Zungenspitze so stark herab, daß die Kinnhaut, die zwischen den Unterkieferästen liegt, zu einem großen Sack ausgedehnt wird, zieht das Zungenbein mit dem daran haftenden Kehlkopf so stark zurück, daß der Kehlkopf unter dem Niveau des Brustbeins und dicht an ihm zu liegen kommt und die Luftröhre senkrecht an der Vorderseite des Brustbeins herunterzieht, wodurch sich der Luftröhrenkrahm des Tieres öffnet, und öffnet den Mund und die Eustachlöcher (entweder durch Nachlassen des auf sie wirkenden Muskelzugs oder automatisch), worauf die Kopflappen durch die Wirkung der Muskelfasern an ihrer Außenwand (*Musculus mylo-hyoideus* und *Sphincter colli* MIVART) und des Mundöffners (*Musculus digastricus*) energisch zurückklappen. Dann öffnet das Tier auch die Kehlkopfspalte weit, stößt mit großer, aber langsam anschwellender Kraft bei reinem Seitendruck auf die Lungenräume ein Höchstmaß von Atemluft aus und erzeugt dadurch im Luftröhrensack einen starken Ton, der durch Reiben der entweichenden Luft an den Stimmbändern und der Kehlkopfspalte des Tieres seine Klangfarbe erhält und ein Zischen wird, das an Klangfarbe und Tonstärke dem Fauchen der Katze sehr nahe kommt.

Gegen den herangeeilten Feind rückt zum Schluß das Chamäleon in schräger Stellung mit einer seiner Körperseiten vor, in welche nicht eingebissen werden kann — wegen der starken Spannung der Haut auf seinem auch nach dem Ausatmen noch maximale Tiefe behaltenden Leib —, stößt darauf durch Seitwärtsschleudern des Kopfs mit seinen Kopfleisten heftig nach dem Feind und beißt sehr kräftig zu. —

Zum Schluß wäre noch zu bemerken, daß die Tafelfiguren dieser Abhandlung von Herrn LORENZ MÜLLER-Mainz in bekannter Güte, die Textfiguren von dem Verfasser selbst gezeichnet worden sind.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel 1.

- Fig. 1. Kopf des *Chamaeleo monachus* mit angelegten Kopflappen.
Fig. 2. Kopf des *Chamaeleo monachus* mit aufgerichteten Kopflappen.
Fig. 3. Vorderkörper eines *Chamaeleo gracilis* mit aufgeblasenen Halsluftsäcken, von der Bauchseite.
Fig. 4. Vorderkörper dieses Chamäleons mit aufgeblasenen Halsluftsäcken, von vorn gesehen.

Tafel 2.

- Fig. 5. Vorderkörper dieses Chamäleons; der linke Kopflappensack geöffnet.
Fig. 6. Vorderkörper dieses Chamäleons, von der rechten Seite gesehen.
-

*Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.*

Der Chromidialapparat lebhaft funktionierender Gewebszellen.

(Histologische Untersuchungen an Nematoden II.)

Von

Richard Goldschmidt.

(Aus dem Zoologischen Institut in München.)

Mit Tafel 3–8 und 16 Abbildungen im Text.

Inhaltsverzeichnis.

- I. Einleitung.
- II. Beschreibender Teil.
 - A. Befunde an *Ascaris*.
 - a) Epithelmuskelzellen des Oesophagus.
 - 1. Der Bau des Oesophagus.
 - 2. Der Chromidialapparat der Oesophaguszellen.
 - b) Die Körpermuskelzellen.
 - 1. Bau der Muskelzellen.
 - 2. Der Chromidialapparat der Muskelzellen.
 - α) Die Körpermuskelzellen.
 - β) Die Muskeln des Spicularapparats.
 - γ) Der Dilatator des Chylusdarms.
 - c) Die Epithelzellen des Mitteldarms.
 - d) Die Drüsenzellen des Enddarms.
 - B. Zusammenfassung der Befunde.

III. Vergleichender Teil.

- a) Die funktionellen Strukturen der Drüsenzellen.
- b) Die Mitochondria und Verwandtes.
- c) Trophospongium und Apparato reticolare.
- d) Die Ergastoplasmalehre.
- e) Vergleich mit den Befunden bei *Ascaris*.
- f) Der Chromidialapparat der Protozoen.

IV. Allgemeine Schlußfolgerungen.

Literaturverzeichnis.

Tafelerklärung.

I. Einleitung.

Das Objekt vorliegender Untersuchung bildet hauptsächlich unser gemeiner Spulwurm, *Ascaris lumbricoides* L. und *A. megalocephala* CLOQU., Tiere, die nach den verschiedensten Richtungen hin das Interesse des Biologen beanspruchen. Längst schon das klassische Objekt für alle die Geschlechtszellen betreffenden Fragen, von hervorragender Bedeutung für das Studium der embryonalen Differenzierung, neuerdings auch ein wertvolles Objekt entwicklungsmechanischer Forschung und, wie WEINLAND's (1901) schöne Untersuchungen zeigten, von hervorragendem physiologischem Interesse, bieten diese beiden Parasiten auch dem Histologen nach den verschiedensten Richtungen hin ein dankbares Arbeitsfeld. Die Gewebe zeichnen sich zum Teil dadurch aus, daß sie nicht durch Zellteilung wachsen, sondern durch ungeheure Größenzunahme einer geringen Zahl von Zellen. So besteht der rund 7 mm haltende Oesophagus aus 33 Zellen, das Exkretionsorgan aus 3 Zellen, der Enddarm, die Lippen, der Spiculaapparat aus einigen wenigen großen Zellen usw. Naturgemäß bieten diese Zellen allerlei merkwürdige Strukturverhältnisse dar. Ich habe bereits früher (GOLDSCHMIDT 1903, 1904) über die die Lippen aufbauenden und die zu den Sinnesnerven in Beziehung stehenden Riesenzellen des Vorderendes wie auch den Bau der sog. radiärgestreiften Ganglienzellen ausführlich berichtet. Hier sollen merkwürdige funktionelle Strukturen beschrieben werden, die in den verschiedensten Zellarten, Muskelzellen, Epithelzellen, Drüsenzellen etc. auftreten, also Strukturen, die in engster Beziehung zur Funktionsintensität der Zelle stehen. Es wird sich dabei zeigen, daß die bei unserm Objekt besonders typisch ausgeprägten Verhältnisse eine allgemeine Verbreitung in stark funktionierenden tierischen Zellen besitzen, und es wird so möglich sein, zahlreiche Strukturverhältnisse,

die in der neuern Zellenliteratur eine Rolle spielen, unter gemeinsamen Gesichtspunkten als Einheit zu betrachten. Einiges von den Resultaten dieser Untersuchung wurde bereits in einer vorläufigen Mitteilung (GOLDSCHMIDT 1904 b) mitgeteilt.

Da die Darstellung der den Kern dieser Abhandlung bildenden cytologischen Studien zugleich im Rahmen einer nematodenhistologischen Untersuchung geschieht, so wird es gut sein, die auf die Nematoden bezügliche Literatur im beschreibenden Teil den einzelnen Abschnitten vorangehen zu lassen und die für die zu gewinnenden allgemeinen Gesichtspunkte herbeizuziehende Zelliteratur erst im allgemeinen Teil abzuhandeln. Ebenso werden Fragen der speziellen Nematodenhistologie, die für das Verständnis unsers eigentlichen Gegenstandes von Belang sind, bisweilen dem beschreibenden Teil eingeschaltet werden, wodurch diese Abhandlung gleichzeitig einen zweiten Teil meiner „Histologische Untersuchungen an Nematoden“ bildet.

Über die angewandte Technik ist nicht besonders viel zu sagen. Die Hauptsache ist gut konserviertes Material; daneben ist die Färbetechnik ziemlich unwesentlich, worin ich ganz mit VEJDOVSKY u. MRÁZEK (1903) übereinstimme. *Ascaris* ist im allgemeinen schlecht zu konservieren; ich machte die besten Erfahrungen mit Sublimatgemischen, in die möglichst kleine Stücke des lebend zerschnittenen Tieres eingelegt wurden. Trotzdem findet man immer mehr ungünstige Stücke als gute, so daß man vor allem ein großes Material verarbeiten muß. Zur Darstellung der zu beschreibenden Strukturen genügen die gewöhnlichen Färbemethoden. Besonders gute Resultate erzielte ich auch hier mit Hämatoxylin-Chromsaures Kali nach R. HEIDENHAIN. Man erzielt damit verschiedene Effekte, je nachdem man frisches 1% Hämatoxylin nimmt oder die zur Eisenhämatoxylinfärbung gebräuchliche „gereifte“ Lösung. Ersteres ist besonders günstig zur differentiellen Darstellung des zu schildernden Chromidialapparats, letzteres für das Studium von Plasmastruktur und zur Darstellung feinsten Fibrillenbildungen. Immer gibt ferner gute Bilder einfaches DELAFIELD'sches Hämatoxylin-Eosin. Für besondere Zwecke wurden schließlich noch benutzt APÁTHY's Vergoldung, Iodgrün-Fuchsin nach ZIMMERMANN, Hämatoxylin-Säurefuchsin-Pikrinsäure nach VAN GIESON, APÁTHY's Hämatein Ia. Schmittdicke 2—6 μ .

Es erübrigt mir noch die Bezeichnung Chromidialapparat zu erklären. R. HERTWIG (1902) bezeichnet als Chromidien kleine färbbare Körnchen, die er im Plasma von Actinosphären zuerst

fand; sie stammen aus dem Kern und spielen eine wichtige Rolle im Zellenleben. Bei Monothalamien treten sie in Form eines distinkten Chromidialnetzes auf, das wieder Beziehungen zu den Kernen zeigt, aus dem sich sogar Kerne neu bilden können. Da mir die zu beschreibenden Zellstrukturen prinzipiell Gleiches zu sein scheinen, wie ausführlich erörtert werden soll, so adoptiere ich HERTWIG's Bezeichnung und spreche von Chromidien, Chromidialapparat, Chromidialsträngen usw.

II. Beschreibender Teil.

A. Die Befunde an *Ascaris*.

Der folgenden Darstellung liegt vor allem *Ascaris lumbricoides* zugrunde. Ich habe bereits früher betont, daß diese Form für histologische Studien im allgemeinen der größern *A. megalcephala* vorzuziehen ist. Subtile Strukturen treten bei *A. lumbricoides* meist deutlicher hervor, auch ist diese Form technisch angenehmer. Im allgemeinen verhalten sich ja beide Formen so ziemlich gleichartig. Gewisse Differenzen sind aber doch bisweilen vorhanden, auf die dann jeweils hingewiesen wird. Ist im Text nichts besonders bemerkt, so beziehen sich also die Angaben auf *A. lumbricoides*. Wir beginnen unsere Schilderung mit den

a) Epithelmuskelzellen des Oesophagus.

1. Bau des Oesophagus.

Der merkwürdige Bau des Oesophagus von *Ascaris* ist neuerdings von LOOSS (1896) und K. C. SCHNEIDER (1902) eingehend dargestellt worden. Die Hauptdaten gehen natürlich auf die klassischen Werke von A. SCHNEIDER (1866) und LEUCKART (1876) zurück, ferner schilderte LOOSS (1901) genau den Bau des Organs bei Sclerostomiden, EHLERS (1899) für *Oxyuris*, HAMANN (1895) für *Lecanocephalus*, JÄGERSKIÖLD (1894) für verschiedene Ascariden. Der Oesophagus von *A. lumbricoides* ist ein cylinderförmiges Rohr von etwa 7 mm Länge und 1,2 mm Durchmesser. Das spaltförmige, von einer homogenen Cuticula ausgekleidete Lumen zeigt im Querschnitt die bekannte dreieckige Gestalt (Textfig. A und Fig. 1). Auch die äußere Wandung des Rohres ist von einer — im Gegensatz zur innern — stark färbbaren cuticularen Bildung überzogen, richtiger mit K. C. SCHNEIDER als Grenzlamelle bezeichnet. Am Vorderende

des Oesophagus senkt sich die Körpercuticula immer dünner werdend trichterförmig eine Strecke weit in diesen ein, LEUCKART'S Mundtrichter. Darunter liegt aber außerdem die dem Oesophagus eigene Cuticula; es ist daher möglich, den ganzen Oesophagus unverletzt aus den Lippen heranzuschälen. Am Aufbau des Organs beteiligen sich 1. die Epithelzellen, 2. Drüsenzellen, 3. ein sympathisches Nervensystem. Da die erstern die gesamte muskulöse Wandung in ihrer Eigenschaft als Epithelmuskelzellen bilden, liegen Drüsenzellen und Nerven im Innern dieser Zellen. Eine solche Einschachtelung verschiedener Zellarten ineinander dürfte sonst nicht oft vorkommen; bei den Sinnesnerven von *Ascaris* konnte ich früher ein ähnliches Verhalten darstellen, VON ZUR STRASSEN (1904) neuerdings auch für einen freilebenden Nematoden bestätigt.

Die Epithelmuskelzellen zerfallen nach ihrer Lage in 2 Gruppen, die Flächenzellen (Fig. A F) und die Kantenzellen (Looss) (K); letztere nehmen die 3 Kanten des Oesophaguslumens

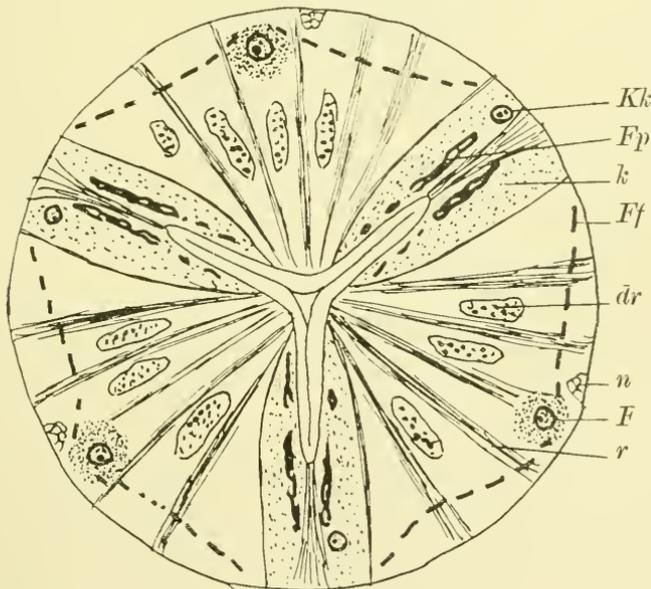


Fig. A.

ein, die erstern füllen den ganzen übrigen Raum. Zwischen den einzelnen Zellen jeder Gruppe sind Zellgrenzen nicht mehr erhalten und die Abgrenzung nur durch die Kerne möglich. Es zeigt sich so, daß 24 Flächenzellen und 6 Kantenzellen vorhanden sind, wie

Looss zuerst nachwies, eine für die Größe des Organs außerordentlich geringe Zahl. Die 3 Kerne einer Gruppe, die in einem Querschnitt vorhanden sein können, liegen immer auf gleicher Höhe, nicht aber Flächen- und Kantenkerne in der gleichen Ebene, wie es in dem schematischen Querschnitt A gezeichnet ist. Die Gruppen der Flächenkerne finden sich in ungefähr gleichem Längsabstand voneinander, mit Ausnahme der beiden vordersten, die dicht hintereinander stehen (Fig. B). Die Flächenzellen stellen, wie schon betont, Epithelmuskelzellen dar, indem ihr Plasma reichlich radiär verlaufende Bündel muskulöser Fibrillen abgesondert hat. Diese sind so dicht gelagert, daß im Querschnitt nur wenig von der plas-

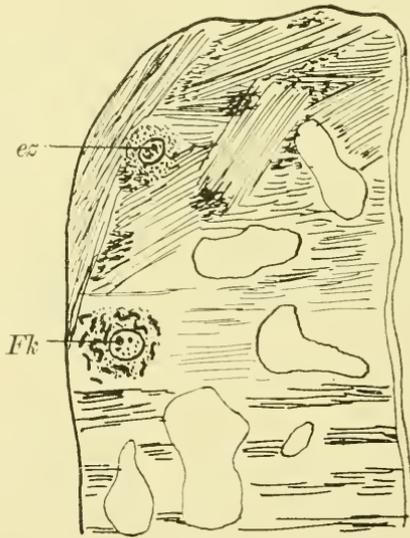


Fig. B.

matischen Grundsubstanz zu sehen ist. Eine größere Sarkoplasmaansammlung findet sich nur in der Umgebung der Kerne. Außer den Muskelbündeln (*r*) bilden die Flächenzellen noch besondere Stützfasern. Ihre Anordnung geht aus Fig. A hervor; es sind einzelne längsverlaufende Faserplatten, die als Sekanten den Flächenzellen peripher eingelagert sind, meist in 2 Gruppen getrennt. Die Platten, auf deren Bau bei Besprechung der Kantenzellen einzugehen ist, verbinden sich vielfach miteinander, so daß das Ganze als gefensterter Membran anzusprechen ist (*Ff*). Dem vordersten Ende des Oesophagus fehlen diese Stützgebilde.

Da der feinere Bau der Flächenzellen uns vor allem zu beschäftigen haben wird, seien vorher die Kantenzellen erledigt. Diese sind nicht muskulöser Natur, worin ich mit LOOSS gegen HAMANN übereinstimme, sondern stellen das festigende Gerüst des Oesophagus vor, der für seine Saugfunktion einer gewissen Starrheit bedarf. Übrigens wäre das Angreifen der Muskeln in den 3 Ecken eine sehr wenig leistungsfähige Einrichtung, da bei gleichzeitiger Kontraktion die radiären Spalten zugepreßt würden und nur im Centrum eine Erweiterung entstünde. Das Plasma der Kantenzellen hat ein locker schaumiges Gefüge, färbt sich daher schwächer als das dichter strukturierte Sarkoplasma der Flächenzellen. Die relativ kleinen Kerne — sie sind auch kleiner als die der Flächenzellen — bieten nichts besonderes dar (*Kk*). Dem Plasma sind 2 Arten von Fibrillenbildungen eingelagert, wie vor allem Looss betonte. Einmal stark tingierbare Fibrillenbündel, die zum Teil geschlossen von den Ecken des Oesophagusdreiecks nach der Grenzlamelle ziehen, teils schräg nach vorn und hinten verlaufen und sich mannigfach durchflechten. Sodann sind vor allem kräftig entwickelt die Faserplatten (*Fp*), die bereits oben für die Flächenzellen erwähnt wurden. Sie verlaufen stets radial in 2 Reihen angeordnet jederseits der Schenkel des Oesophaguslumens. In einem Querschnitt findet man gewöhnlich eine breite periphere Platte, der sich der Innencuticula entlang mehrere kleine anschließen; Längsschnitte zeigen dann deutlich die platten- oder bandartige Natur der Gebilde. Der Querschnitt der Platten zeigt eine ganz unregelmäßige Kontur, wie aus der stärker vergrößerten Fig. 11 hervorgeht; es ist da auch zu erkennen, daß sie teilweise hohl sind, wie schon von K. C. SCHNEIDER angegeben wird. Die längsverlaufenden Platten stehen ebenfalls verschiedenartig miteinander in Verbindung, so daß in jedem Querschnitt ein anderes Bild entsteht und wir auch hier von gefensterten Membranen reden können. Oft lösen sich einzelne Fibrillen von den Membranen los und gehen in einen mehr radialen Verlauf über. Looss war es, der zuerst aussprach, „daß hier bindegewebige oder elastische Elemente vorliegen“, ohne in seiner nur vorläufigen Mitteilung die Begründung dafür zu geben. K. C. SCHNEIDER adoptiert diese Ansicht, für die ich nun eine Begründung geben will. Es sei nur noch vorher bemerkt, daß nicht alle fibrillären Bildungen der Kantenzellen so aufzufassen sind. Es finden sich nämlich in gewissen Abständen auch kleine Fibrillenbündel, die in gerader Linie von der Ecke des Lumens zur Grenzlamelle ziehen und in ihrem Aussehen wie färberischen

Verhalten so sehr den Muskelfibrillenbündeln der Flächenzellen gleichen, daß ich sie eben so deute. Eine wesentliche Bedeutung kann ihnen bei ihrer geringen Ausbildung aber nicht zukommen. Kehren wir nunmehr wieder zu den Faserplatten zurück, von denen schon die ältern Autoren ihre stärkere Färbbarkeit hervorhoben. Gegen ihre muskulöse Natur spricht einmal die Ausbildung in Form gefensterter Membranen. Sodann hat schon K. C. SCHNEIDER darauf hingewiesen, daß die schlauchartigen Fibrillenbildungen der Subcuticula den gleichen Bau besitzen. Es sind dies jene dicken Faserbildungen, die von LEUCKART einstmals als Nerven beschrieben und dann von BÜTSCHLI (1874) in ihrer wahren Natur erkannt wurden. Fig. 7 zeigt diese Bildungen in einem Querschnitt der Subcuticula und läßt über beider Identität wohl keinen Zweifel. Für ihre Natur als starre Stützgebilde spricht vor allem auch folgendes. Eine Längskontraktion des Oesophagus findet bei dem Abschneiden der Vorderenden zur Konservierung nicht statt, so daß er frei aus dem kontrahierten Hautmuskelschlauch vorragt.¹⁾ Wird er dagegen durch seine innige Verbindung mit letzterem mechanisch etwas zusammengesoben, was bei der Konservierung meist eintritt, so werden die Faserplatten geknickt, wie es nur bei starren Gebilden möglich ist. Das gleiche geschieht mit isolierten Fibrillen, was für unsere spätern Betrachtungen von Wichtigkeit ist. Diese erfordern es auch noch, daß ich auf das färberische Verhalten ein wenig eingehe. Immer zeigen die Platten einen eigenartigen seidigen Glanz. Bei Färbungen mit Hämatoxylin-chromsaurem Kali nach R. HEIDENHAIN unter Anwendung von reinem 1% Hämatoxylin nehmen sie einen schmutzigen dunkelgrauen Ton an, während die Muskelfibrillen ganz blaß grau erscheinen, Kerne graublau, Plasma blaß grau und Chromidialapparat in gelungenen Präparaten glänzend stahlblau. Bei Benutzung von gereiftem Hämatoxylin ähnelt die Färbung einer Eisenhämatoxylin-tinktion. Die Platten sind so tief blau, daß sie schwarz erscheinen, Muskelfibrillen, Kerne, Plasma heller oder dunkler graublau, Chromidialapparat dunkler graublau. Bei Anwendung verdünnten und angesäuerten DELAFIELD'schen Hämatoxylins im Stück, wodurch eine reine Kerntinktion erzielt wird, werden die Platten schmutzig blaß blau, während Plasma und Muskelfibrillen ungefärbt bleiben und nur Kerne und Chromidialapparat sich schön blau färben.

1) Ein auch in der Längsrichtung kontraktiler Oesophagus ist neuerdings von ZUR STRASSEN (1904) bei *Anthracanema* gefunden worden.

Endlich bei Anwendung von Hämatoxylin-Säurefuchsin-Pikrinsäure nach VAN GIESON erscheinen die Faserplatten gelb, während die Muskelfibrillen bläulich tingiert werden. Es sei noch zugefügt, daß weder mit Orcein noch mit KOH ein Elastinnachweis gelingt. Von den beiden andern Bestandteilen des Oesophagus, den Drüsenzellen des rudimentären Bulbus (*dr*) und dem Nervensystem (*n*), will ich hier nicht reden, da sie für unsere weitem Betrachtungen belanglos sind, und verweise dafür auf die Darstellungen von Looss und K. C. SCHNEIDER. Ich möchte nur bemerken, daß in der Wandung des Kanals, mit dem die dorsale Drüsenzelle durch den SCHNEIDERschen Porus mündet, 2 Kerne angetroffen werden, die nicht den Oesophaguszellen angehören. Der Kanal erweitert sich hier bisweilen zu einer meines Wissens noch nicht beschriebenen Ampulle, deren Wand die Kerne angehören.

Wir wenden uns nunmehr dem

2. Chromidialapparat der Flächenzellen

zu. In guten Präparaten des Oesophagus fällt sofort bei Betrachtung der Flächenkerne auf, daß das sie umgebende Plasma dicht erfüllt ist von eigenartigen stark gefärbten Fäden, deren Anordnung und Menge wie auch Bau sehr variiert. Wir wollen sie als Chromidialstränge bezeichnen, bevor wir uns aber ihrer genauen Besprechung zuwenden, noch einiges über die andern histologischen Bestandteile der Flächenzellen vorausschicken. Das bei schwachen Vergrößerungen homogen erscheinende Plasma läßt mit starken Systemen eine deutlich feinwabige Beschaffenheit erkennen (Fig. 4). Als einheitliche, von Muskelfibrillen freie Masse erscheint es nur in der unmittelbaren Umgebung des Kerns (Fig. 1, 3, 11), hier bisweilen durch Zerreißen bei der Konservierung noch schärfer vom muskulösen Teil geschieden. In diesem wird das Plasma durch die eingebetteten Fibrillenbündel ebenfalls in radiär gestellte Stränge gelagert. Das Verhältnis zu den Muskelfibrillen erkennt man am besten an tangentialen Schnitten, die letztere quer treffen. Man sieht da innerhalb des Plasmas radial gestellte Säulen dichtern Plasmas, das sich intensiver färbt, von unregelmäßigem Querschnitt. Einiges davon zeigt Fig. 2, die ein Goldpräparat wiedergibt und zwar ein Stück aus einem tangentialen Schnitt. An dieser Abbildung ist auch deutlich zu erkennen, in welcher Weise die Myofibrillen, die hier als schwarze Punkte im Querschnitt erscheinen, den plasmatischen Säulen (*Sa*) eingelagert sind, selten sie ganz erfüllend, meist in Gestalt eines unregelmäßigen

peripheren Mantels. Dazwischen findet sich ein eigenartiges System großer anastomosierender Lacunen (Fig. 2, 5, 11, 127a), die mit Gerinnseln angefüllt sind, über deren Natur ich aber nicht ins Klare kommen konnte. Auf tangentialen Schnitten erscheinen sie besonders deutlich, den ganzen Oesophagus wie das Kanalsystem eines Schwammes durchsetzend. In der Nähe der Kerne findet sich meist ein Ast des Lacunensystems, in den manchmal die Plasmaansammlung um den Kern geradezu hineinhängt, was leicht zu falschen Vorstellungen — Muskelkörperchen! — führen kann, angesichts eines Bildes wie Fig. 3. Mit den durch ihren körnigen Inhalt kenntlichen Verzweigungen der kolossalen Drüsenzellen (Fig. A, 1 *dr*) sind sie nicht zu verwechseln. Aber auch mit K. C. SCHNEIDER'S Annahme, daß es Secretlacunen der Flächenzellen seien, kann ich mich nicht befreunden.

Dicht um den Kern ist das Plasma zu einer besondern Zone differenziert, die bald stärker, bald schwächer hervortritt, was ich mit dem verschiedenen Funktionszustand in Zusammenhang bringe. Sie zeichnet sich vor allem durch eine deutliche konzentrische Schichtung aus, eine Struktur, die in gleicher Weise bei den Drüsenzellen des Enddarms wie bei einigen Arten der großen Lippenzellen sich findet, wie ich früher beschrieb (Fig. 1, 2, 3). Auch diese konzentrische Schicht löst sich bei Anwendung starker Systeme in ein regelmäßiges Wabenwerk auf. Die chemische Beschaffenheit dieser Schicht muß ebenfalls eine andere sein als die des gewöhnlichen Plasmas, da sie sich stets dunkler tingiert (Fig. 4). Was die Bedeutung dieser Schicht anbelangt, so glaube ich, daß sie vor allem die stofflichen Beziehungen zwischen Kern und Plasma vermittelt. Denn sie ist dann am stärksten ausgebildet, wenn wir aus andern Gründen eine rege Wechselbeziehung zwischen Kern und Plasma erschließen müssen; dies gilt in gleicher Weise für die später zu besprechenden Drüsenzellen. Sodann findet man oft das merkwürdige Verhalten, daß eine große linsenförmig vorspringende Zunge dieser Zone (*li*) die Kernwand eindrückt, wie es z. B. Fig. 4 deutlich erkennen läßt. Wird dieses Verhalten angetroffen, was durchaus nicht immer der Fall ist, dann betrifft es aber auch sämtliche stets auf gleicher physiologischer Stufe stehenden Muskelkerne des Oesophagus (wenigstens bei *A. lumbricoides*). Die Bedeutung dieser Struktur kann doch nur in einer Vergrößerung der wirkenden Oberfläche zwischen Kern und Plasma gesucht werden.

Die Kerne sind meist kugelige, bisweilen auch mehr ovale Bläschen. Die Kernmembran, die sich mit Kernfarbstoffen intensiv

färbt, wechselt in ihrer Dicke. Das Innere ist von einem unregelmäßigen lockern Liningerüst erfüllt, dem stellenweise Anhäufungen von Gerinnsel eingelagert sind. Die chromatischen Substanzen wechseln sehr in ihrer Anordnung. Neben kleinern Chromatinpartikelchen, die meist eine Zone unterhalb der Kernmembran bilden (Fig. 2, 3), findet sich manchmal nur ein großer, chromatischer, stark vacuolisierter Nucleolus. In andern Fällen findet sich eine unregelmäßige färbare Masse, der eine Anzahl Chromatinkugeln eingelagert sind (Fig. 12). In wieder andern Fällen nimmt das Centrum des Kerns eine große, traubige Zusammenballung großer Chromatinkugeln ein (wie in Fig. 19 von einer andern Zelle abgebildet). Schließlich finden wir bisweilen einzelne größere Chromatinbrocken im Kernraum zerstreut (Fig. 2) oder auch nur unregelmäßige chromatische Schollen (Fig. 13). Es scheint mir gar keinem Zweifel zu unterliegen, daß alle diese Zustände mitsamt andern nicht beschriebenen zu einer funktionellen Reihe zusammengehören, deren Folge ich aber nicht anzugeben vermag. Auf einzelne Punkte wird noch zurückzukommen sein.

Noch ein paar Worte über die Muskelfibrillen. Daß es sich tatsächlich um solche handelt, kann man öfters erkennen, wenn sich bei der Konservierung einzelne Bündel kontrahiert haben und die Innencuticula infolgedessen an dieser Stelle trichterförmig eingezogen ist. Daß es sich in den Bündeln um echte Fibrillen handelt, ist besonders an vergoldeten Tangentialschnitten (Fig. 2) deutlich zu erkennen. Die Insertion an der Innencuticula ist, wie ich K. C. SCHNEIDER bestätigen kann, durch einen schmalen hellen „Außensaum, der von den distalen Fibrillenenden durchsetzt wird“, ausgezeichnet. Ganz unverständlich ist mir, wie SCHNEIDER dazu kommt, diesen Fibrillen eine Querstreifung zuzusprechen. „Die Muskelfibrillen (Looss) erweisen sich als solche am sichersten durch ihre Querstreifung. Es handelt sich um eine Querstreifung ersten Grades, an der bei Eisenhämatoxylin schwärzung alle Streifen deutlich zu unterscheiden sind.“ An den zahllosen, nach den verschiedensten Methoden hergestellten Präparaten, die ich während langer histologischer Beschäftigung mit *Ascaris* untersucht habe, war nie eine Spur hiervon zu erkennen. SCHNEIDER'S Angabe kann entweder auf den bekannten fatalen Eigenschaften der Eisenhämatoxylinmethode beruhen oder, was mir noch wahrscheinlicher ist, auf folgendem Umstand. Das wabige Sarkoplasma liegt bisweilen zwischen den Fibrillen in Gestalt einer einzigen Wabenreihe. Sind bei der Konservierung die Fibrillen

dazu etwas verklebt, so resultiert ein Bild, welches durchaus SCHNEIDER's fig. 337 entspricht, indem die Querwände der Waben bei oberflächlicher Untersuchung als Querstreifen erscheinen. Wie SCHNEIDER allerdings alle Querstreifen unterscheiden konnte, ist mir unbegreiflich.

Wenden wir uns nunmehr wieder den Chromidialsträngen zu! Die einzige Angabe, die mir darüber bekannt ist, ist die von K. C. SCHNEIDER, der sie als Stützfibrillen beschreibt und sie den Fibrillen der Kantenzellen wie den Faserplatten gleichwertig erachtet. „Auch die Flächenkerne“, heißt es. „sind in genau der gleichen Weise struiert und von Stützfibrillen umflochten wie die Kantenkerne. Die Faserbündel strahlen von allen Seiten auf je einen Kern ein, so daß das Bild einer riesigen Gliazelle entsteht.“ Wir können uns dieser Darstellung nicht anschließen und werden daher später eingehend zu beweisen haben, daß hier andere Dinge als Stützfibrillen vorliegen. Die Chromidialstränge finden sich nur in nächster Umgebung der Kerne; dicht gehäuft vor allem in dem muskelfreien Plasmakörper, der die Kerne umgibt, nehmen sie an Menge ab, je weiter sich die Schnitte von den Kernen entfernen. Ganz frei von ihnen bleibt immer nur die konzentrisch geschichtete Zone um den Kern, falls sie vorhanden ist. Außerhalb dieser treten sie aber oft in solchen Massen auf, daß sie den Kern wie in einen Korb einhüllen können. Von dieser Hauptmasse strahlen dann einzelne Stränge nach allen Seiten auseinander und erfüllen vor allem das der Grenzlamelle anliegende Plasma (Fig. 1, 11, 12). Von hier treten dann wieder einzelne Stränge oder Gruppen solcher zwischen die radiären Muskelsäulen ein und nehmen hier einen vorwiegend radialen Verlauf. Auch in das Innere der Muskelsäulen treten sie ein, wie z. B. deutlich Fig. 2 bei a zeigt, um auch hier radial zu verlaufen, weshalb sie in Fig. 2 meist quer getroffen sind. In einiger Entfernung vom Kern werden sie immer spärlicher, um schließlich ganz zu fehlen. Es existiert also zwischen 2 hintereinander liegenden Kernen, also an der Grenze der dadurch gekennzeichneten Zellen, eine Zone, die völlig frei von den Chromidialsträngen ist. Für unsere Auffassung der Bildungen ist das natürlich sehr wichtig. Welchen Habitus die Chromidialstränge bei reichlicher Ausbildung einem Oesophagusquerschnitt geben, zeigt Fig. 1, ein bei schwacher Vergrößerung gezeichnetes Bild. Der Schnitt ist ein wenig schief geführt, so daß nur einer von den drei zusammengehörigen Flächenkernen getroffen ist. Die Nähe der andern ist

aber aus der reichlichen Ausbildung der Stränge an den korrespondierenden Stellen zu schließen.

Charakterisiert sind die Chromidialstränge vor allem durch ihr färberisches Verhalten. Zu Chromatinfarbstoffen zeigen sie eine besondere Affinität. Erzielt man z. B. auf die oben angegebene Weise eine reine Kernfärbung mit DELAFIELD'schem Hämatoxylin, dann sind die Chromidialstränge einzig und allein in der ganzen Zelle mitgefärbt. Überhaupt nehmen sie gewöhnlich denselben Farbenton an wie das Chromatin der Kerne. Nur bei Anwendung der Methode mit 1%, Hämatoxylin-Chromsaurem Kali kann man eine spezifische Tinktion erzielen. Sie werden dann wundervoll stahlblau und leuchten schon bei den schwächsten Vergrößerungen aus dem hellen Grund hervor; die Kerne erscheinen dann mehr graublau. Bei Anwendung von ZIMMERMANN's Iodgrün-Fuchsin werden sowohl Kerne wie Chromidien rot, bei VAN GIESON-Färbung beide blau. Charakteristisch ist aber immer in gleicher Weise die besonders intensive Färbbarkeit.

Gehen wir nunmehr genauer auf Bau und Anordnung der Chromidialstränge ein, so fällt vor allem ihr gewöhnlich stark gewundener Verlauf auf. Fig. 3 und 9 geben nur einen kleinen Begriff von den mäandrischen Verschlingungen, die sie oft ausführen. Es ist dies aber keineswegs immer der Fall, vielmehr sehen wir manchenmal sogar einen ausschließlich geraden Verlauf, so daß im Schnitt lauter Stäbe erscheinen. Es scheint dies in einer gewissen Abhängigkeit von der allgemeinen Art des Auftretens zu sein, da der Verlauf um so gewundener ist, je umfangreicher die einzelnen Stränge sind. Im großen Ganzen stehen sie nicht miteinander in Verbindung, sondern sind nur wirt durcheinander geflochten; bei einzelnen dickern Strängen beobachtet man aber immer wieder ein Aufsplintern in kleinere (Fig. 8d). Die Verlaufsrichtung ist in der Umgebung der Kerne vorwiegend parallel zu deren Peripherie, sonst meist radial; einzelne Fäden können bis nahe unter die Innencuticula treten, niemals aber sind sie hier so reichlich wie außen entwickelt. Bis in die innerste Zone treten sie nie ein, biegen vielmehr vorher schlingenartig um. Von einer Insertion kann daher unter keinen Umständen die Rede sein; das gleiche gilt für die Grenzlamelle, zu der radiäre Stränge oft sehr dicht herantreten, ohne aber je zu inserieren. Die Länge der einzelnen Stränge ist jedenfalls eine sehr große, bei ihrer Durchflechtung aber in Schnitten nicht festzustellen. Es gibt aber auch hier und da recht kurze. Auffallend ist der bedeutende Unter-

schied im Volumen; nebeneinander kommen immer Stränge der verschiedensten Dicke vor, ein Typus ist aber immer vorherrschend. Man vergleiche die bei derselben Vergrößerung gezeichneten Figg. 11 u. 12, um davon eine Vorstellung zu erlangen. Aber auch die Schwankungen innerhalb einer einzelnen Zelle sind bedeutende, wie die verschiedenen Abbildungen zeigen. In Fig. 8 sind nebeneinander solche differente Stränge aus der gleichen Zelle möglichst genau gezeichnet, und da sticht der Unterschied zwischen dem mächtigen Kolben *d* und der zarten Fibrille *b* besonders deutlich hervor. Die dicksten Fasern finden sich gewöhnlich zwischen den Muskelsäulen, wie Fig. 3, 9, 11 zeigen. Das Volumen wechselt aber auch im Verlauf des einzelnen Stranges, der sich plötzlich verjüngen oder anschwellen kann. Oft findet man Bildungen, die die Form von Doppelkeulen haben, dicke kolbige Stränge, die in der Mitte zu einem zarten Faden verdünnt sind (Fig. 8e). Sie sind an beiden Enden abgerundet, stellen also kurze isolierte Stränge dar. Möglicherweise sind sie als Bildungsstadien der gleichmäßigen Fasern aufzufassen.

Die Chromidialstränge sind keine homogenen Fäden, sondern haben eine Struktur, die um so deutlicher hervortritt, je dicker der Strang ist. An den kreisrunden Querschnitten fällt gewöhnlich auf, daß die Außenzone dunkler erscheint als der Kern. Es ist aber ebenso deutlich zu erkennen, daß es sich nicht etwa um einen centralen Hohlraum handelt, wie bei den schlauchartigen Stützplatten, die oben besprochen wurden. Genaue Untersuchung lehrt, daß es sich um eine regelmäßige Einlagerung schwächer färbbarer Substanz handelt, und zwar liegen regelmäßige, ovale Tröpfchen perlschnurartig hintereinander. An manchen Präparaten läßt sich dies auch in den feinsten Fäden nachweisen; in Fig. 8f ist diese Struktur zu erkennen. Daß sie sich auch ändern kann und zwar jedenfalls im Zusammenhang mit der Funktion, werden wir weiterhin sehen.

Es wurde schon darauf hingewiesen, daß die Menge der Chromidialstränge sehr variiert; Regel ist, wenigstens bei *A. lumbricoides*, daß in ein und demselben Oesophagus alle Zellen, die überhaupt den Chromidialapparat zeigen, den gleichen Ausbildungsgrad aufweisen. Im allgemeinen ist die Menge der Fasern proportional ihrer Zartheit; eine solche ungeheure Fülle, wie es Fig. 12 zeigt, ist nur bei solch schwächtiger Ausbildung anzutreffen. Mittlerm Ausbildungsgrad mit kräftigen, stark gewundenen Strängen, entspräche Fig. 3, ganz geringe Ausbildung ist ziemlich selten anzutreffen, gewisse später zu besprechende Zustände ausgenommen.

Ein gänzlich Fehlen war bei *A. lumbricoides* normalerweise in guten Präparaten nie zu konstatieren. Eine Ausnahme bildet die vorderste Zellengruppe des Oesophagus, in der sie überhaupt nie nachgewiesen werden konnten. Fig. B stellt das vorderste Ende des Oesophagus im Längsschnitt (nur eine Hälfte) dar; man sieht hier die von Chromidien freie Eckzelle *ez* und den gewöhnlichen von Fäden umflochtenen Flächenkern (*Fk*). Ich glaube allerdings auch, daß diese gänzlich von durcheinandergeflochtenen Fibrillen erfüllten Zellen gar nicht muskulöser Natur sind. Das Öffnen des Mundtrichters geschieht vielmehr, wie ich schon früher zeigte, durch 3 besondere Muskelzellen der Körpermuskulatur, die außer an der äußern Cuticula mit einem Ast am Oesophagus inserieren. Den nicht muskulösen Kantenzellen fehlen die Stränge vollständig. Etwas anders liegt die Sache bei *A. megaloccephala*. Hier kommt es vor, daß sämtlichen Zellen die Stränge fehlen oder aber, daß in einer Gruppe noch Reste vorhanden sind. Bisweilen findet man einen Oesophagus, in dem jede Gruppe den Apparat in anderer Ausbildung hat, wie Fig. 5, 13, 14 beweisen, die aus einem Oesophagus stammen.

Damit kommen wir zu der Frage, ob sich Neubildung oder Zerfall des Chromidialapparats nachweisen läßt. Da letzteres der Fall ist, so muß natürlich eine Neubildung auch stattfinden, wie konnte ich aber leider nicht ermitteln. Andeutungen in dieser Richtung geben aber die später zu besprechenden Beziehungen zum Zellkern. Die Degenerationsbilder sind ebenfalls nicht häufig, bei *A. lumbricoides* wieder, wenn vorhanden, alle Zellen betreffend, bei *megaloccephala* in einzelnen auftretend. Die Rückbildung dürfte, soweit ich sehen kann, an vom Kern entfernten Punkten beginnen. Fig. 8c gibt ein solches Bild von *A. lumbricoides*. Die Fäden bilden dichtere Verschlingungen, der regelmäßige Kontur verschwindet, es zeigen sich intensiver färbbare Körnchen in der Grundmasse, es tritt sichtlich ein Zersplittern in kleine Bröckchen ein. Von *A. megaloccephala* stellt Fig. 14 eine Zelle dar, in welcher sämtliche Chromidien in Auflösung begriffen sind. Der Schnitt entstammt der gleichen Serie und dem gleichen Objektträger wie die in Fig. 5 und 13 abgebildeten; von einem Artefakt kann also keine Rede sein. Es fällt gleich auf, daß die nicht besonders reichlichen Stränge nur kurzen Verlauf haben, und wie die folgenden Schnitte lehren, sind sie nicht etwa nur oft durchgeschnitten, sondern in der Tat nur auf kurze Strecken vorhanden. Die meisten finden sich noch in der Nähe des Kerns, weiter weg fehlen sie gänzlich. Alle zeigen die

verschiedensten Stadien der Rückbildung. Sie sind nicht mehr so intensiv gefärbt, die Konturen verwaschen, einzelne größere perlschnurartig aussehend; daneben finden sich auch unregelmäßige chromatische Bröckchen. In Fig. 15a ist ein Stück eines solchen degenerierenden Stranges stärker vergrößert wiedergegeben. Wir sehen die unregelmäßige Begrenzung, sehen, wie sich die färbare Substanz zu einzelnen Brocken verdichtet hat, die der etwas blasig erscheinenden Grundsubstanz eingelagert sind. Ein noch weiter geschrittenes Zerfallsstadium zeigt Fig. 15b. Hier ist die Einheitlichkeit des Stranges kaum mehr zu erkennen. Große Vacuolen, in deren Wandungen die chromatischen Teile auseinanderfließen, gehen allmählich in das umgebende Plasma über.

Es ist schon mehrmals darauf hingewiesen worden, daß der Chromidialapparat seine stärkste Ausbildung in einer Zone um den Kern zeigt (Fig. 1, 3, 5, 11, 12). In den Abbildungen, die ja nur das annähernd in einer Ebene liegende wiedergeben, kommt dies gar nicht so sehr zum Ausdruck wie in den Präparaten, in denen das körbchenartige Umflechten des Kerns immer besonders in die Augen springt. Kommt dem nun eine höhere Bedeutung zu, sind die Beziehungen des Chromidialapparats zum Kern andere als rein topographische? Die Frage muß entschieden bejaht werden. Wir haben bereits gesehen, daß eine konzentrisch geschichtete Zone um den Kern stets frei von den Strängen bleibt. Diese Zone ist aber nur bei reichlicher Ausbildung des Chromidialapparats vorhanden, fehlt, wenn die Zelle nur wenige Chromidialstränge enthält. In diesem Zustande aber sind direkte morphologische Beziehungen zum Kern nachzuweisen. In Fig. 13a und b sind 2 aufeinanderfolgende Schnitte durch eine Flächenzelle von *A. megalocephala* wiedergegeben. Die Zelle enthält nur sehr wenige Chromidialstränge, diese zum Teil aber von besonderer Dicke. Wie die Durchsicht der vorhergehenden und folgenden Schnitte lehrt, verlaufen die einzelnen Stränge nur eine kurze Strecke weit und stehen miteinander nicht im Zusammenhang; in einiger Entfernung vom Kern und besonders zwischen den Muskelbündeln fehlen sie völlig. Hier sehen wir nun einen Faden, den mit 1 bezeichneten, an den Kern herantreten und eine Strecke weit auf seiner Oberfläche verlaufen, der Kernmembran so dicht angeschmiegt, daß sie an dieser Stelle kaum zu sehen ist. Sodann fällt in dem Schnitt a auf, daß die Oberfläche der Kernmembran mit kleinen stark färbaren Kügelchen besetzt ist. Der Verdacht, daß es sich um Querschnitte von dicht dem Kern anliegenden Chromidial-

strängen handele. läßt sich durch Heben und Senken des Tubus und den Vergleich mit den folgenden Schnitten leicht ausschließen. Die Körnchen haben auffallende Ähnlichkeit mit kleinen chromatischen Kügelchen, die der Kern enthält, und ich glaube in der Tat auch, daß es sich um Chromatinpartikel handelt, die aus dem Kern austreten und für die Bildung der Chromidien wesentlich sind. Genauer wird darauf aber erst später einzugehen sein.

Nach der eingehenden Schilderung des Chromidialapparats liegt es mir nun vor allen Dingen ob, zu beweisen, daß es sich nicht um stützende oder elastische Bildungen handelt. Zu dem Zweck müssen wir zum Vergleich die bereits besprochenen Stützfasern des Oesophagus heranziehen, aber auch die in der Subcuticula reichlich vorhandenen stützenden Fibrillen wie entsprechende Bildungen anderer Zellen. Die großen Zellen des *Ascaris*-Körpers sind ziemlich reich an derartigen Gebilden, so daß es an Vergleichsmaterial nicht fehlt. Von den Stützfasern des Oesophagus unterscheiden sich die Chromidialstränge zunächst durch ihr färberisches Verhalten. Es wurde bereits oben im Detail geschildert, und es sei deshalb nur wiederholt, daß bei den meisten der angewandten Färbungen die Faserplatten sich ganz anders tingieren als der Chromidialapparat. Besonders eklatant ist es bei Anwendung von Hämatoxylin-Chromsaurem Kali (Chromidialstränge stahlblau, Stützfasern schmutzig grau) und bei der VAN GIESON'schen Methode (Chromidialapparat blau, Stützplatten gelb). Nebenbei sei bemerkt, daß weder durch Behandlung mit KOH noch durch Färben mit Orcein eine Elastinreaktion zu erzielen war. Es wäre ja nun denkbar, daß die Chromidialstränge doch mit den Stützplatten zusammenhängen und nur nach ihrer Loslösung von den Platten eine andere Färbbarkeit annehmen. Es läßt sich aber auf keine Weise ein morphologischer Zusammenhang beider nachweisen. Es trifft sich bisweilen, daß eine der als Flächenfasern beschriebenen Faserplatten ganz nahe an einem Kern vorbeiläuft. Es ist dann deutlich die strenge Trennung vom Chromidialapparat zu erkennen, keinerlei Verbindung nachweisbar. Wohl lösen sich auch von den Platten einzelne Fasern los, stets aber behalten diese annähernd den Längsverlauf bei, stets behalten sie ihre spezifische Färbbarkeit und stets die deutlich zu erkennende Starrheit, die einen gewundenen Verlauf ausschließt und im Gefolge einer Verschiebung Knickungen hervorbringt, wie bereits oben ausgeführt wurde. Sodann wäre gar nicht einzusehen, warum in den Kantenzellen, die doch besonders reich mit Stützfasern ausgestattet

sind, diese nicht auch in der Form der Chromidialstränge auftreten sollten. Niemals ist in diesen Zellen aber etwas derartiges nachzuweisen. Die Stützfasern, die hier von den Faserplatten abzweigen oder auch gesondert verlaufen, zeigen färberisch wie morphologisch nie die geringste Ähnlichkeit mit dem Chromidialapparat. Für die Stützfasern ist immer charakteristisch, daß sie eine Insertion besitzen, nie ist dergleichen bei einem Chromidialstrang zu sehen; wohl treten sie oft bis dicht unter die innere oder äußere Oberfläche, stets aber biegen sie wieder um. Die Stützfasern verlaufen meist in Bündeln, immer gestreckt von einem Ende zum andern; die Chromidialstränge sind stets isoliert, wenn auch mannigfach durcheinandergeflochten und meistens gerade durch ihren stark gebogenen Verlauf ausgezeichnet. Die Stützfasern überschreiten nie eine gewisse, ziemlich mäßige Dicke, darüber hinaus lagern sie sich zu Platten oder Schläuchen zusammen; die Chromidialstränge zeichnen sich gerade durch ihren variablen Umfang, oft sehr beträchtliche Dicke aus, nie sind sie aber zu Gruppen vereinigt.

Kann somit von einem Zusammenhang beider Bildungen keinesfalls die Rede sein, so bleibt immer noch die Möglichkeit, daß es sich um einen besondern Stützapparat handle. Nun ist, wie erwähnt, der Körper von *Ascaris* gerade sehr reich an stützenden Gebilden, und wir können diese deshalb zum Vergleich heranziehen. Besonders stark sind sie in der Subcuticula und den Körperlinien entwickelt. Hier haben wir einmal die gleichen Faserplatten wie im Oesophagus, sodann aber auch isolierte dicke Fibrillen, die sich wieder in feinere spalten. Besonders günstig für ihr Studium sind die Lippen von *A. megaloccephala* und die Subcuticula des männlichen Hinterendes. Stets haben diese Fibrillen nun einen ziemlich gestreckten Verlauf, sind jedenfalls nie zusammengeknäuel und verschlungen wie die Chromidialstränge und inserieren schließlich immer an der Cuticula, bisweilen sogar mit besondern knopfförmigen Verdickungen. Sodann aber sind diese Fasern stets homogen im Gegensatz zu den deutlich strukturierten Chromidialsträngen. Sehen wir uns nun ferner die zum Vergleich noch näher liegenden Stützfaserbildungen in andern großen Zellen an. Die meisten Zellarten weisen etwas derartiges auf. Es finden sich z. B. feine isolierte Fibrillen von geschlängeltem Verlauf in gewissen Stützzellen der Sinnesorgane (GOLDSCHMIDT 1903), in andern Stützzellen vereinigen sich diese zu einem Faserstrang oder auch zu säulenartigen Stützen. Aber auch in Zellen von ganz anderm geweblichen Charakter, in den einzelligen

sog. büschelförmigen Organen finde ich Stütz fibrillen differenziert, die als gestreckte Bündel durch den Zelleib verlaufen. Niemals aber ist bei allen diesen unzweifelhaften Stütz fibrillen eine Ausbildung festzustellen, die nur annähernd mit dem Chromidialapparat zu vergleichen wäre. Die ebenfalls ganz andersartigen Stütz fibrillen der Muskelzellen werden unten zu besprechen sein.

Findet sich also unter den vielerlei Stütz faserbildungen des Ascariden-Körpers nichts, was dem Chromidialapparat zu vergleichen wäre, so spricht aber auch schon die Art der Ausbildung dieser Struktur gegen ihre stützende Funktion. Wir haben gesehen, in welchem Maße die quantitative Ausbildung variiert. Bald sind nur einige wenige Chromidialstränge vorhanden, bald so zahlreiche, daß kaum Plasma zwischen ihnen zu sehen ist. Dann fehlen sie wieder gänzlich, oder wie in einem Fall bei *A. megalcephala* fehlen sie allen Zellgruppen bis auf eine. Oder aber es finden sich alle Übergänge von gänzlichem Fehlen bis zu mächtiger Ausbildung in ein und demselben Oesophagus. Handelte es sich um Stützfasern, so wäre dies ganz unverständlich. Zu Hilfe kommen könnte einer solchen Annahme auch der radiale Verlauf im Innern der einzelnen Muskelbündel. Dieser ist aber oft sehr wenig ausgesprochen und durch die gebildeten Verschlingungen stark gestört. Übrigens ist er unter den gegebenen Verhältnissen auch rein mechanisch verständlich, Faserbildungen können im Plasma der Bündel nicht anders als radial verlaufen. Es wäre ja eine begreifliche Einrichtung, wenn radial verlaufende elastische Bildungen im Innern der einzelnen Muskelbündel diesen gewissermaßen als Antagonisten eingelagert wären. Warum aber sind sie dann nur in der Nähe der Kerne vorhanden, fehlen stets an der Grenze zwischen zwei Zellterritorien, warum fehlen sie bisweilen vollständig oder sind in verschiedenen Zellen in verschiedenem Maß entwickelt? Ganz unverständlich sind ferner bei der Annahme von stützenden oder elastischen Fasern die beschriebenen Degenerationsbilder, in gleichem Maße wie die Beziehungen zum Kern. Und schließlich beweist ihre ganz anders gartete Natur das weiterhin eingehend zu schildernde Vorkommen in andern Zellarten sowie das physiologische Experiment, die zuverlässig eine derartige Deutung ausschließen.

Spricht also alles: färberisches Verhalten, Anordnung, Struktur, Variabilität, Degenerationsfähigkeit usw. gegen die Stützfasernatur des Chromidialapparats, so erhebt sich die Frage, welche Bedeutung sonst einer so stark hervortretenden Zellstruktur zukommen kann.

Meine Antwort lautet: es liegt eine funktionelle Struktur vor. Es ist bekannt, daß in mancherlei Zellarten Strukturveränderungen während des Funktionierens der Zelle auftreten, und mit einer solchen funktionellen Struktur haben wir es auch hier zu tun. Die Funktion, um die es sich handelt, ist die Kontraktion resp. die der Leistung parallel gehende Stoffwechselfätigkeit, und ist meine Deutung richtig, so muß sich die gleiche Struktur auch in andern kontraktilen Zellen des *Ascaris*-Körpers finden, was tatsächlich zutrifft. Was weiterhin dafür spricht, brauche ich nicht nochmals aufzuzählen, denn alles, was gegen die Stützfasernatur spricht, spricht auch für diese Deutung. Die Probe darauf läßt sich natürlich durch das Experiment machen; was dieses ergab, wird weiter unten im Zusammenhang geschildert werden. In welcher Weise wir uns den Zusammenhang mit der Funktion vorzustellen haben, die Beziehungen zum Kern, Herkunft und Schicksal des Chromidialapparats und alle die daran anschließenden Fragen sollen erst später im Zusammenhang erörtert werden, wenn wir die entsprechenden Strukturen anderer Zellarten besprochen haben werden.

b) Die Körpermuskelzellen.

Auch hier sei einiges allgemeinere vorausgeschickt über den

1. Bau der Muskelzellen,

was zum Verständnis der später zu beschreibenden Strukturen erforderlich ist. Das folgende gilt vor allem für die eigentliche Körpermuskulatur, die in einer Lage angeordneten Längsmuskeln. Für die gesondert zu besprechenden Muskelzellen, die zum Darm oder Geschlechtsapparat in Beziehung stehen, werden die notwendigen Angaben dem betreffenden Abschnitt vorausgeschickt werden. An den großen Muskelzellen von *Ascaris* unterscheidet man bekanntlich die kontraktile Rinde von dem plasmatischen Markbeutel, der den Kern enthält. Von dem sackartigen Markbeutel gehen eine Anzahl Fortsätze aus, von denen einer nach einer Medianlinie tritt, um hier die Verbindung mit einer Nervenfaser zu vermitteln. Die andern, die Nebenfortsätze, dienen der Verbindung mit andern Markbeuteln. Das Sarkoplasma des Markbeutels, das auch in die kontraktile Rinde einragt, hat eine stark vakuolisierte Struktur, die aber mit der Funktion sich ändert, wie zuerst APÁTHY (1893) angibt. Sie erscheint manchmal ganz gleichmäßig feinwabig, die einzelnen Waben deutlich in Längsreihen angeordnet, manchmal grob vakuolisiert mit

eingestreuten größeren Plasmaansammlungen. Auf das Detail sei hier nicht weiter eingegangen. Der Bau der kontraktilen Rinde, die im Querschnitt das bekannte Hufeisenbild zeigt, war in den 90er Jahren des vergangenen Jahrhunderts Gegenstand lebhafter Auseinandersetzungen zwischen BÜTSCHLI (1892), ROHDE (1892) und APÁTHY (1893, 1894). Die kontraktile Substanz ist bekanntlich in längsverlaufenden Platten angeordnet, die auf dem Querschnitt die bekannte radiale Anordnung zeigen. Bereits 1874 erkannte BÜTSCHLI zwischen den kontraktilen Leisten eine feine Zwischenlinie, die in den spätern Auseinandersetzungen eine wichtige Rolle spielt, die Zwischenleiste. Wir wollen auf die Kontroversen hier nur soweit eingehen, als es für unsere spätern Erörterungen nötig ist. BÜTSCHLI (1892) suchte nachzuweisen, daß die kontraktilen Leisten aus Reihen hintereinander gestellter Waben aufgebaut seien; ebenso sollte der Raum zwischen den Leisten durch 2 Wabenreihen gebildet sein, deren zusammenstoßende Wände die Zwischenleiste bilden. Dem wendet sich APÁTHY entgegen, indem er zeigte, daß die kontraktile Leiste aus einzelnen radiär nebeneinander gestellten Fibrillen besteht, wie besonders durch Vergoldung gezeigt werden kann. Ich muß dieser Darstellung, resp. ihrer Modifikation durch K. C. SCHNEIDER zustimmen. Auch ich sehe in den kontraktilen Leisten eine Grundsubstanz, in der eine bestimmte Struktur nicht nachgewiesen werden konnte, und dieser eingelagert längsverlaufende homogene Myofibrillen, die im Querschnitt nach Vergoldungen als scharf gestochene schwarze Punkte erscheinen. Sie liegen radial hintereinander, oft in zwei Reihen angeordnet; ihre Fibrillennatur tritt deutlich in etwas schräg geführten Schnitten hervor und besonders in der Art der Insertion, von der in den betreffenden Arbeiten gar nicht die Rede ist. Eine *Ascaris*-Muskelfaser zeigt nämlich in ihrer ganzen Länge Insertionen an der Cuticula. Aus den kontraktilen Leisten treten fortgesetzt einzelne Fibrillen heraus, die die Subcuticula längs durchsetzen und an der innersten Lage der Cuticula, oft mit knopfförmigen Verdickungen, inserieren. Es ist dies auch der Grund, weshalb die einzelnen Leisten nicht die ganze Länge der Zellen durchziehen, sondern sich vorher erschöpfen. Auch die Existenz der Zwischenleiste, so wie sie BÜTSCHLI annahm, leugnet APÁTHY. Nach ihm findet sich zwischen den kontraktilen Leisten eine homogene Flüssigkeit, die aber regelmäßig von genau radiär verlaufenden Fibrillen durchsetzt wird. Desgleichen sind längsverlaufende Fibrillen vorhanden, die durch senkrecht Umbiegen der

radiären entstehen. Diese besonders durch Vergoldung darzustellenden zarten Fibrillen stammen aus dem Mark der Muskelzelle, wo sie vor allem an der Grenze der kontraktile Leisten wellig gewunden verlaufen und ihre Seitenzweige zwischen die kontraktile Leisten schicken. Aber nicht nur in die zwischen der kontraktile Rinde liegende Marksubstanz, sondern auch in die Markbeutel sind die Fibrillen zu verfolgen, wo sie sich zu dickern vereinigen, vielfach anastomosieren und vor allem unter der Markbeutelwand verlaufen. Von hier sollen sie zu einer dicken Fibrille vereinigt in den sog. Nervenfortsatz treten, mit diesem zur Bauch- oder Rückenlinie gelangen und unter Aufsplitterung in die einzelnen Neurofibrillen der Nervenfasern übergehen. Aber auch in den Zwischenleisten erreichen die Fibrillen nicht ihr Ende, sondern treten hier hindurch in die Subcuticula, vereinigen sich hier mit andern und bilden eine der dicken circulären Subcuticularfibrillen. Die ganze Subcuticula ist von einem solchen Fibrillengeflecht durchsetzt, das dann vorn mit dem Nervenring in Verbindung steht. Die Fibrillen der Muskelzelle sind daher Neurofibrillen. Diese Schilderung APÁTHY'S ist seitdem nur noch von K. C. SCHNEIDER kontrolliert worden, obwohl die überaus merkwürdigen Angaben eine Nachprüfung dringend erforderten. SCHNEIDER gibt in wesentlichen APÁTHY'S Angaben wieder, erklärt aber, ohne näher auf den Gegenstand einzugehen, die Fibrillen für Stützfibrillen und glaubt, daß sie sich in der Subcuticula wie in den Körperlinien nur mit den dortigen Fibrillen durchflechten. Was zunächst nun das Verhalten in der Muskelzelle betrifft, so finde ich genau das gleiche wie APÁTHY, besonders deutlich bei Anwendung der Methode mit Hämatoxylin-Chromsaurem Kali. (*Ascaris megaloccephala* ist hier das günstigere Objekt.) Mir scheint es allerdings, daß auch BÜTSCHLI recht hat mit seiner Deutung der Zwischenleiste. Die Fibrillen verlaufen eben in dieser durch das Aneinanderstoßen der beiden Wabenwände, die ich deutlich sehe, gebildeten Lamelle. In keiner Hinsicht aber kann ich APÁTHY'S Deutung beistimmen, daß es sich um Neurofibrillen handle, so wenig wie ROHDE, der von APÁTHY deshalb heftig angegriffen wurde, und sehe mit K. C. SCHNEIDER in den Fibrillen nur Stützfibrillen. Das Übertreten der Fibrillen in die Subcuticula ist allerdings deutlich zu verfolgen, besonders an den dickern Fibrillen, die dem Rand der kontraktile Leisten entlang ziehen, ebenso deutlich sehe ich aber auch, vor allem an Längsschnitten, daß die Fibrillen schräg nach vorn gestreckt die Subcuticula durch-

setzen und an der Cuticula inserieren. Gewöhnlich verläuft eine Stütz fibrille sogar gemeinsam mit einer Myofibrille zur Cuticula, und wenn mehrere nebeneinander verlaufen, so geben die Fibrillen in ihrem Verlauf in der Subcuticula genau das Längsschnittbild von Leiste und Zwischenleiste wieder. Allerdings biegen auch andere Fibrillen circular in die Subcuticula um, wo sie verschwinden. Aber auch innerhalb der Muskelzelle verbinden sich durchaus nicht alle Fibrillen schließlich miteinander, es gibt vielmehr reichlich Fibrillen, die gestreckt von einer Zwischenleiste zur gegenüberliegenden ziehen. Diese Fibrillen sind also sicher von der Vereinigung mit dem in den Nervenfortsatz eintretenden Strang ausgeschlossen. Aber auch hier kann ich APÁTHY nicht zustimmen, wenn ich auch hier zugeben muß, diesen Punkt nur nebenbei untersucht zu haben. Ich finde aber durchaus nicht in jedem Markbeutelfortsatz, der zu einem Nerven tritt, einen axialen Fibrillenstrang, sehe auch nicht den Übergang in die deutlich vorhandenen Neurofibrillen der Nervenfasern. Ich sehe vielmehr den Markbeutelfortsatz mit seinem ganz verdünnten Ende in Form einer stark tingierten, scharf konturierten Kuppe in den Nerven vorspringen. Wenn man übrigens bedenkt, wie viele Nervenfortsätze sich hintereinander mit einer und derselben Nerven faser verbinden — die Innervierung geschieht ja nicht so, daß jede Muskelzelle ihre Nerven faser hat, sondern sozusagen nach dem Prinzip der Parallelschaltung — und in wie viele Primitivfibrillen sich jedesmal der dicke Axialstrang zerlegen muß, so ergibt sich eine solche unmögliche Zahl von Fibrillen für die einzelne Nerven faser, daß schon deshalb APÁTHY'S Deutung nicht das Richtige treffen kann. Was die Subcuticularfibrillen betrifft, so ist kein Zweifel, daß sie stützender Natur sind und die Verbindung mit dem Nerven ring durchaus nicht nachzuweisen. Leider hat APÁTHY diese wichtigsten Punkte nur sehr kurz behandelt, und in Aussicht gestellte weitere Mitteilungen sind nicht erschienen. Möglicherweise hat er sich selbst inzwischen von der Irrtümlichkeit seiner Deutung überzeugt, da in seiner Hauptarbeit gerade von *Ascaris* auffallend wenig die Rede ist (1897).

Die Muskelzelle von *Ascaris* ist also von einem komplizierten Stütz fibrillensystem durchsetzt, das gleichzeitig auch ihre enge Verbindung mit Subcuticula und Cuticula bewerkstelligt. Die Anordnung ist sichtlich eine mechanisch bedingte und läßt das ganze wohl elastische System als innern Antagonisten der Kontraktion erscheinen. Wir sind auch hier auf das stützende System etwas genauer ein-

gegangen, um von vornherein einer Verwechslung mit dem jetzt zu beschreibenden Chromidialapparat vorzubugen.

2. Der Chromidialapparat der Muskelzellen.

α) Die Körpermuskelzellen.

Wir wollen die Darstellung des Chromidialapparats mit den gewöhnlichen Körpermuskelzellen beginnen, die allerdings für das Studium der Struktur viel weniger geeignet sind als die später zu besprechenden besondern Funktionen dienenden Zellen. Denn gerade in den Körpermuskelzellen ist der Chromidialapparat meist nicht nachzuweisen; die Art, wie er aber dann auftritt, wenn er vorhanden ist, wird uns gerade eine besondere Stütze für unsere Auffassung dieser Struktur sein. Was bereits über das färberische Verhalten der Chromidien des Oesophagus gesagt wurde, gilt in gleicher Weise auch für die entsprechenden Strukturen der Muskelzellen. Am schönsten werden sie hier durch verdünntes DELAFIELD'sches Hämatoxylin bei Stückfärbung dargestellt; es färbt sich dann das Sarkoplasma gar nicht, die kontraktile Rinde blaß bläulich und nur das Chromatin des Kerns sowie der Chromidialapparat intensiv blau. Der allgemeine Eindruck des Schnittbildes ist wieder der gleiche wie bei den Oesophaguszellen: in reichlichen Schlingen durcheinandergewundene Fäden, die das Sarkoplasma erfüllen. Auch hier wieder auffallend die vorzugsweise Anordnung in der Umgebung des Kerns sowie das Variieren in Masse und Umfang. Wie gesagt, ist der Apparat in der gewöhnlichen Körpermuskulatur nur selten anzutreffen, viel häufiger in der Muskulatur des männlichen Hinterendes, worauf später noch einzugehen ist. Die abgebildeten Beispiele¹⁾ Fig. 16, 17, 28 beziehen sich auf solche Zellen, Fig. 28 eine der dorsalen Muskelzellen, die die Schwanzspitze heben im sagittalen Längsschnitt, Fig. 16 eine ventrale Zelle im Querschnitt, Fig. 17 ebenso vom hintersten Ende. Die Kerne zeigen in den Zellen eine verschiedene Struktur, worauf später noch einzugehen ist. Eine konzentrisch geschichtete perinucleäre Zone, wie sie von den Oesophaguszellen geschildert wurde, ist in Fig. 28 zu sehen, den andern Zellen fehlt sie. In den großen Körpermuskelzellen des Rumpfabschnitts ist sie oft sehr mächtig ausgebildet, fehlt dann aber auch wieder vollständig, was zweifellos mit der Funktion zusammenhängt,

1) In den Abbildungen ist der Chromidialapparat genau mit dem Zeichenapparat wiedergegeben, alles andere aber nur angedeutet.

da es mit Strukturveränderungen des Zelleibs Hand in Hand geht. Die Verlaufsrichtung der Chromidialstränge ist ziemlichen Schwankungen unterworfen; in der Umgebung des Kerns ist es immer eine etwa circuläre, so daß der Kern in ein Fadenkörbchen eingeschlossen erscheint. Weiter entfernt vom Kern scheint meist das mechanische Moment der Spannung in der Zelle die Richtung zu bedingen, da gewöhnlich dort ein Längsverlauf vorherrscht. So typisch wie in Fig. 28 tritt dies allerdings nicht immer auf, oft ist sogar überhaupt keine Richtung vorherrschend (Fig. 16). Bei geringer Ausbildung des Markbeutels wie in den kurzen Längs- und Transversalmuskeln des Hinterendes wird dieser vollständig vom Chromidialapparat erfüllt, wie Fig. 17, 28 zeigen, die Muskelzellen vom gleichen Typus im Längs- und Querschnittsbild wiedergeben. Ist ein kräftiger Markbeutel vorhanden, so dringen nur wenige Fasern oder auch gar keine in seine äußern Schichten ein, die meisten finden sich nur in der nähern Umgebung des Kerns. Die sarkoplasmatische Grundlage des Rindenteils enthält ebenfalls nur wenige oder gar keine Teile des Chromidialapparats.

Was über den feinem Bau der Chromidialstränge oben für die Oesophaguszellen angegeben wurde, gilt im großen Ganzen auch für die Muskelzellen. Allerdings ist die Variabilität hier keine so große, das Volumen nur in geringen Grenzen schwankend. Auch trifft man viel seltner Verästelungen oder Aufsplitterung in zartere Stränge, ferner wohl nie die kurzen doppelkeulenförmigen Fäden. Die relativ viel zarteren Fäden der Muskelzellen lassen sich vielmehr meist auf große Strecken im Schnitt verfolgen, wie besonders die bei schwächerer Vergrößerung gezeichnete Fig. 28 zeigt. Entsprechend der größern Zartheit ist es hier auch schwer in die feinere Struktur einzudringen; an dickern Fäden läßt sich aber wieder deutlich die feine Vacuolisation erkennen.

Es ist schon darauf hingewiesen worden, daß auch hier in den Muskelzellen für den Chromidialapparat seine Beziehungen zum Kern besonders charakteristisch sind. Eine reichliche Anhäufung von Fäden findet sich immer nur in der Nähe des Kerns; sie werden immer weniger, je weiter man sich vom Kern entfernt. Aber auch direkte Beziehungen sind hier wieder festzustellen. In Fig. 16 sehen wir eine Anzahl Fäden zum Kern herantreten; sie sind bis zur Kernmembran zu verfolgen, wo sie jedenfalls umbiegen, vielleicht aber auch mit ihr in Verbindung treten, was sich nicht mit Sicherheit feststellen läßt. Der unregelmäßigen Form des Kerns möchte

ich weiter keine Bedeutung beilegen, wenn sie mir in dem vorliegenden Präparat auch kein Kunstprodukt zu sein scheint. Noch mehr sind die Kernbeziehungen in Fig. 17 ausgeprägt. Die meisten Fäden haben einen Längsverlauf, erscheinen deshalb im Querschnitt als Punkte. Wir sehen nun, daß die ganze Kernmembran dicht mit solchen Punkten besetzt ist und zwar so, daß es unmöglich ist, zu entscheiden, ob sie ihr an- oder eingelagert sind. Fig. 17 b gibt vom folgenden Schnitt die Kernregion wieder. Vom Kern ist der periphere Teil getroffen und nur bei tiefer Einstellung sichtbar; auf seiner Oberfläche sehen wir jetzt das Flechtwerk der gewundenen Fäden, die im vorhergehenden Schnitt als Punkte erschienen waren.

Degenerationsbilder wie in den Oesophaguszellen sind mir in den gewöhnlichen Körpermuskelzellen nicht vorgekommen. Dagegen habe ich oft Bilder gesehen, die auf die Neubildung des Chromidialapparats jedenfalls zu beziehen sind. In Muskelzellen, die keine Spur des Apparats aufweisen, findet man oft neben dem Kern große chromatische Körper liegen. Da der Kern denn auch einen unregelmäßigen, eingebuchteten Kontur zeigt (Fig. 21, 22), so glaube ich nicht fehl zu gehen mit der Abnahme, daß es sich um aus dem Kern ausgestoßene Chromatinkörper handelt. In Fig. 22 ist ein Kern wiedergegeben, der diese Ausstoßung zu zeigen scheint, — scheint, weil bei solchen Bildern ein sicheres Urteil nicht leicht ist. Außerdem liegen noch 2 kleine Chromatinkugeln neben dem Kern, die genau den im Kern liegenden gleichen. Als ein weiteres Stadium der Chromidienbildung möchte ich Fig. 6 anführen. Sie gibt eine kleine Partie aus dem Sarkoplasma einer großen Muskelzelle des Vorderendes nach einem Vergoldungspräparat wieder. Die Zelle ist bis auf eine Partie in der Umgebung des Kerns dicht von mit Gold geschwärzten Körnchen, Stoffwechselprodukten, erfüllt (*a*). In der circumnucleären Partie finden wir nur einzelne große geschwärzte Kugeln (*k*) und außerdem längliche Körper vom Aussehen der Chromidialstränge, aber noch relativ kurz und isoliert verlaufend. Sie fallen sogleich durch ihre knotige, perlschnurartige Gestalt auf. Ein Vergleich der wiedergegebenen Stränge *x*, *y*, *z*, — die Figuren wiederholen sich immer wieder — läßt den Eindruck gewinnen, daß von einem länglichen Chromatinkörper aus die Bildungen durch Knospung hervorgehen. Daß wir es in der Tat hier auch mit den Chromidialsträngen zu tun haben, beweisen später zu schildernde Strukturen der Dilatatorzellen des Enddarms, die bei unzweifelhaften Chromidialsträngen das gleiche Strukturbild bisweilen zeigen.

Die typische Vacuolisation findet sich hier auch, ist aber in dem abgebildeten Goldpräparat nicht zu erkennen.

Es ist nun ebenfalls wieder der Beweis zu erbringen, daß die beschriebenen Strukturen nichts mit stützenden Fibrillen zu tun haben. Die Anordnung der Stütz fibrillen, von ΑΡΑΤΗΥ als Neurofibrillen beschrieben, wurde bereits oben dargelegt, und es geht schon daraus hervor, daß ein Zusammenhang beider Bildungen nicht besteht, daß sie vielmehr nebeneinander existieren. Ein Blick auf ΑΡΑΤΗΥ's Abbildungen zeigt ebenso wie meine eigenen Präparate, daß in keinem Punkt Übereinstimmung zwischen dem Chromidialapparat und jenen Fibrillen herrscht. Letztere sind besonders reichlich in der kontraktilen Rinde vorhanden, erstere besonders im Mark entwickelt. Auch die dickern unter den Stütz fibrillen erreichen nicht den Umfang der Chromidialfasern, erstere erscheinen immer als haarscharf gezogene, feine Linien, die bei ihrem gleichmäßigen Verlauf nahe der kontraktilen Rinde in einem Schnitt oft sehr weit zu verfolgen sind. Nie zeigen die Stütz fibrillen auch solche Verschlingungen wie die Chromidialfasern, während umgekehrt diese auch niemals einen so gleichmäßig welligen Verlauf zeigen wie z. B. die dicht der kontraktilen Rinde anliegenden radiären Fibrillen. Von einer Verbindung beider Systeme war nie etwas zu sehen, ebenso wenig ein Abgeben von Seitenästen oder Aufteilen der Chromidialstränge in der Art, wie es die Stütz fibrillen zeigen. Sodann kommt außer den wichtigen Beziehungen zum Kern, von denen die Stütz fibrillen nichts erkennen lassen, da sie im Markbeutel gewöhnlich stark peripher verlaufen, ja auch das färberische Verhalten in Betracht. Die Stütz fibrillen sind gewöhnlich nur ganz blaß oder auch gar nicht gefärbt, wenn der Chromidialapparat seine intensivste Tinktion angenommen hat. Gerade das, was den Chromidialapparat am schönsten zeigt, reine Kernfärbungen, läßt von den Fibrillen fast gar nichts erkennen, die zu ihrer Darstellung Vergoldung oder eine Beizfärbung benötigen. Von einer feinem Struktur ist an den Fibrillen ebenfalls nichts wahrzunehmen, und schließlich erscheinen sie, wenn sie dargestellt sind, immer in der gleichen Weise, während für den Chromidialapparat gerade seine wechselnde Ausbildung charakteristisch ist, ja sogar sein vollständiges Fehlen in bestimmter Gesetzmäßigkeit.

Liegen also keine Stütz fibrillen vor, so führt uns alles wieder zu dem Schluß, daß es sich um funktionelle Strukturen handelt, Strukturen, deren Ausbildung mit der Zelltätigkeit wechselt. Doch

wollen wir die Begründung dieses Schlusses erst am Ende dieses Kapitels für alle Muskelzellen gemeinsam geben.

β) Die Muskelzellen des Spicularapparats.

Zur Bewegung der charakteristischen Begattungsorgane der männlichen Spulwürmer, der Spicula, dienen 2 Gruppen von Muskelzellen, die Exsertoren und Retractoren. Erstere bestehen aus 4 flachen, bandartigen Muskelzellen, die als Mantel die Spiculascheide umgeben, letztere sind 2 langgestreckte Zellen, die an der Basis des Spiculums inserieren und dann ziemlich weit nach vorn ziehen, um dorsal an der Körpercuticula sich anzuheften. In beiden Zellarten ist der Chromidialapparat, wenn auch in verschiedener Ausbildung, anzutreffen.

Die Exsertoren zeigen die gleiche Form des Apparats, die wir von den Körpermuskelzellen beschrieben haben. Die in der gleichen Weise färbbaren Stränge erfüllen das hier nicht sehr reichlich vorhandene Sarkoplasma. Sie finden sich wieder besonders dicht in der Umgebung des Kerns und können auch dieselben Beziehungen zur Kernmembran zeigen. Der Verlauf ist hier ein vorwiegend longitudinaler, wie der Querschnitt Fig. 18 zeigt, was bei der langen, bandartigen Form der Zelle verständlich erscheint. Weiter will ich nicht auf diese Zellen eingehen, um mich nicht zu wiederholen, da so ziemlich alles über die Körpermuskeln Gesagte auch hier zutrifft.

In den Retractorzellen des Spiculums (Fig. 19) erscheint der Chromidialapparat meist etwas anders als in andern Muskelzellen, wenn auch alle wesentlichen Punkte übereinstimmen. In diesen Zellen verhält sich auch das Sarkoplasma abweichend, indem es in annähernd parallele, aber doch immer wieder miteinander verbundene Lamellen differenziert ist, die senkrecht zur Kontraktionsrichtung stehen. Ein ähnlicher Bau ist auch sonst z. B. bei Hirudineen bekannt, und hat jedenfalls eine mechanische Bedeutung. Innerhalb dieses Sarkoplasmas liegen nun wieder die Chromidialstränge. Auch hier haben sie die dichteste Anordnung in der Nähe des Kerns, nehmen ab, je weiter man sich von diesem entfernt. Es fällt sofort auf, daß die den Chromidialapparat zusammensetzenden Fäden hier viel zarter sind als in den bisher angeführten Fällen. Da sie auch viel stärker gewunden verlaufen, so läßt sich ein einzelner Faden selten auf größere Strecken verfolgen. Die Anordnung ist im allgemeinen eine ziemlich regellose, so daß ein Schnitt nach jeder Richtung durchschnittene Fäden enthält. Immerhin sieht man

aber auch vielfach einzelne Fäden den erwähnten Lamellen eingelagert einen zur Kontraktionsrichtung senkrechten Verlauf bevorzugen. An mehreren Stellen, nie sehr weit vom Kern entfernt, fällt auf, daß die Fäden als dichter zusammengeballte Knäuel Inseln bilden (*i*), in denen die Fäden so eng verschlungen sind, daß der einzelne nicht mehr zu verfolgen ist. Auf die Deutung dieser Erscheinung werde ich gleich zu sprechen kommen. Eine feinere, etwa vacuolisierte Struktur läßt sich in den Fäden wegen ihrer Feinheit nicht nachweisen, dagegen sieht man sie stellenweise aus verbundenen Körnerreihen aufgebaut (*k*). Es sind dies hier wirkliche Körner, nicht etwa durch den welligen Verlauf bedingte optische Schnitte, wie es z. B. in der Muskelzelle, Fig. 17, der Fall ist.

Das abgebildete Präparat vermag auch einigen Aufschluß über die nucleäre Entstehung des Chromidialapparats zu geben. Wir sehen den Kern ausgefüllt von einer traubig zusammengeballten Masse großer Chromatinkugeln. Eine ebensolche Kugel liegt auf der Kernmembran und ist entweder im Begriff aus dem Kern auszutreten oder gerade ausgetreten, was natürlich schwer zu entscheiden ist. Im Sarkoplasma finden sich nun hier und da ebensolche Kugeln vor (*chr*), die ihrem Aussehen nach mit den Chromatinkörpern des Kerns identisch sind und, wie ich glaube, auch aus dem Kern stammen. Ein merkwürdiges Bild bieten 3 solcher Kugeln (*chr*¹), die dicht beieinander liegen und durch einen ebenfalls chromatischen Strang miteinander in Verbindung stehen. Ich sehe hierin den Beginn der Chromidialfädenbildung und möchte dieses Bild mit den oben beschriebenen Strukturen aus einer Körpermuskelzelle (Fig. 6) direkt vergleichen. Von hier aus werden auch die beschriebenen Fadeninseln verständlich, es sind die Fäden, die aus einer Chromatinkugel sich gebildet haben und noch in einem Knäuel zusammenliegen, bevor sie sich durch die Zelle zerstreuen. Die Umbildung hat man sich vielleicht ähnlich zu denken wie die bekannten Vorgänge in den Nucleolen des Amphibieneies, ein Vergleich, auf den wir später noch zurückkommen müssen.

γ) Der Dilatator des Chylusdarms.

Wir wenden uns nunmehr den kompliziertesten und interessantesten Muskelzellen des *Ascaris*-Körpers, den Dilatatoren des Chylusdarms, zu, die auch in bezug auf den Chromidialapparat am reichlichsten ausgestattet sind. Die beiden riesigen Zellen funktionieren gleichzeitig als Dilatator des Chylusdarms und als Compressor des Ductus ejaculatorius, wie VOLTZENLOGEL (1902) erkannte, nachdem GILSON

u. PANTEL (1894) die einzelnen Teile der Zellen richtig beschrieben hatten. Da ich VOLTZENLOGEL'S Darstellung nichts Wesentliches zuzufügen habe, gebe ich sie hier wieder und füge zum bessern Verständnis die etwas schematisierte, körperlich gedachte Textfig. C bei.

„In den Hauptzügen kann ich nach meinen Beobachtungen diese Darstellung (von GILSON u. PANTEL) bestätigen. Vor allem ist es richtig, daß der ganze complicirte Apparat nur aus 2 Zellen gebildet ist, deren Kerne rechts und links an der ventralen Seite des Darms gelegen sind (Fig. C k). In einigen Punkten bestehen aber Abweichungen. So muß ich zunächst hervorheben, daß gewisse

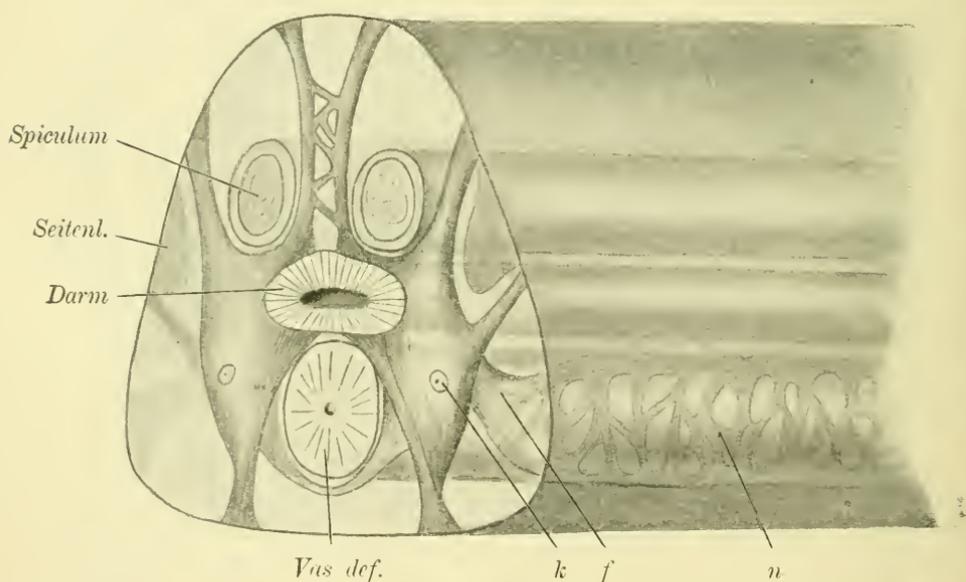


Fig. C.

Unterschiede zwischen den Männchen und den Weibchen vorhanden sind und daß auch die Männchen von *A. megaloccephala* und *A. lumbricoides* unter einander nicht völlig übereinstimmen.

Der größere Teil dieser beiden Muskelzellen erscheint fast ausschließlich von Fibrillen eingenommen, etwas größere Protoplasmanhäufungen finden sich nur in der Umgebung des Kerns. Letzterer ist trotz der außerordentlichen Ausdehnung der Zelle verhältnismäßig klein, kaum doppelt so groß wie die gewöhnlichen Muskelkerne und nur etwa $\frac{2}{3}$ so groß wie der Kern der Schließmuskelle.

Ich beginne mit den Weibchen, welche infolge des Mangels der Spicula und der Bursalmusculatur etwas einfachere Verhältnisse darbieten. Von jeder Zelle gehen strahlenartig 4 Bündel von Fibrillen aus, welche sich zwischen den Zellen des Hautmuskelschlauchs an die Cuticula anheften, 2 in der dorsalen, 2 in der ventralen Hälfte. Das dorsale Bündel setzt sich zwischen der Rückenlinie und der Seitenlinie, etwas näher der erstern, an, das dorsolaterale an der dorsalen, das dorsoventrale an der ventralen Seite der Seitenlinie, das ventrale zwischen Seitenlinie und Bauchlinie wiederum der letztern etwas näher. In ihrem Verlauf von der Darmwand zur Haut erfahren die Bündel alle eine Drehung um ihre Achse, derart, daß ihre Ansatzpunkte am Darm ungefähr in einer Querschnittsebene liegen, ihre Ursprungspunkte an der Haut aber in die Längsrichtung fallen. Außerdem gibt jede Zelle einen Innervierungsfortsatz ab, welcher an die Bauchlinie tritt. Das Männchen von *Ascaris lumbricoides* schließt sich den Weibchen der beiden Arten nahe an. Ein Unterschied ist hauptsächlich dadurch bedingt, daß die Seitenlinien hier beträchtlich weiter von der Bauchlinie entfernt und der Rückenlinie genähert sind. Dadurch erscheint der Ursprung der dorsolateralen und ventrolateralen Bündel, welche zu den Seitenlinien die ursprünglichen Beziehungen bewahren, etwas weiter dorsalwärts hinaufgerückt. Aber auch das dorsale Bündel entspringt etwas näher der Rückenlinie, augenscheinlich veranlaßt durch die zwischen die beiden dorsalen Bündel eingeschobenen Spiculascheiden. Die ventralen Bündel kreuzen sich mit den ventralen Abschnitten der Bursalmuskelzellen. Bei dem Männchen von *Ascaris megalocephala* sind die Seitenlinien des hintern Körperabschnitts noch weiter gegen die Rückenlinie hinaufgerückt. Die dorsolateralen Bündel haben die typische Beziehung zu ihnen bewahrt, entspringen also an ihrem dorsalen Rande. Der Ursprung der ventrolateralen ist aber um ein beträchtliches Stück vom ventralen Rande der Seitenlinien abgerückt und liegt ungefähr in der Mitte der Seite des Körpers, ziemlich genau halbwegs zwischen dem Ursprung des dorsolateralen und des ventralen Bündels.“

Der Ductus ejaculatorius wird im größten Teil seiner Länge von einem Muskelnetz umspinnen. „Den Ursprung nimmt dieses Muskelfasernetz [meine Fig. Cn] von den 2 großen Dilatorzellen des Darms. Kopfwärts geben diese je einen starken Protoplasmafortsatz ab [Fig. Cf], der sich nach kurzem Verlauf sofort in 2 gleich starke Äste teilt, wovon der eine seitlich

dorsal, der andre seitlich ventral auf dem Ductus ejaculatorius nach vorn verläuft. Von diesen Fortsätzen gehen wieder zahlreiche kleinere Querfortsätze ab, die nicht nur unter einander anastomosiren, sondern ebenfalls mit den Ästen der Zelle der andern Seite netzartig in Verbindung stehen. Die Fortsätze sind alle bandförmig. In den hintern Teilen überwiegt noch das Protoplasma, und die Muskelfibrillen sind vorzugsweise an der Peripherie der protoplasmatischen Stränge gelegen. Weiter nach vorn tritt das Protoplasma mehr zurück, so daß die Stränge fast ausschließlich von Muskelfibrillen eingenommen sind.

. Nach hinten zu entsenden die Zellen, welche nicht unmittelbar an der Ausmündung des Vas deferens sondern etwas vor dem Darmsphinkter liegen, Fortsätze, die ein ebensolches Netzwerk um den kurzen hintern Teil des Ductus ejaculatorius bilden. [In Fig. C nicht dargestellt.] Ventral bemerkt man zu beiden Seiten des letztern einen stärkern, longitudinal nach rückwärts laufenden Fortsatz. Dieser hintere Teil des Netzwerks endigt dicht vor der Enddarmrinne hinter dem Schließmuskel, mit welchem es ebenfalls verwachsen ist. Seinen Abschluß stellt ein schwacher Faserring dar, der sich um die schräg nach aufwärts gerichtete Mündung des Ductus ejaculatorius legt.“ Ich kann dem noch hinzufügen, daß auch die beiden dorsalen Fibrillenbündel der Dilatatorzellen miteinander durch ein Muskelnetz verbunden werden, wie Fig. C zeigt.

Der Chromidialapparat ist in diesen Zellen, besonders denen des männlichen *A. lumbricoides*, so mächtig ausgebildet wie in keiner zweiten Zelle des *Ascaris*-Körpers. Fig. 24, ein bei mittlerer Vergrößerung gezeichnetes Übersichtsbild, läßt dies erkennen. Die allgemeine Anordnung ist wieder die gleiche, die wir bisher als typisch erkannten, eine starke Ansammlung von Strängen in der Umgebung des Kerns, der oft in einen dichten Korb eingehüllt erscheint, allmähliches Abnehmen und völliges Schwinden in einer gewissen Entfernung vom Kern. Auch hier ist oft eine Abhängigkeit der Anordnung von mechanischen Faktoren, Druckverhältnissen, zu konstatieren, die den vorwiegend parallelen Verlauf der Fäden im ventralen Teil der Zelle Fig. 24 bestimmen. Es ist dies aber nicht regelmäßig der Fall, sondern in Abhängigkeit von dem jeweiligen Kontraktionszustand. Die komplizierten Verästelungen der Zelle machen die Chromidialstränge nur zum geringsten Teil mit. In die von der Cuticula zum Darm ziehenden Äste (Fig. C) treten sie gewöhnlich gar nicht ein (Fig. 24 a), bisweilen gehen vereinzelt Fäden

eine Strecke weit hinein, zu stärkerer Ausbildung kommt es nicht. In den großen Fortsatz, der zum Vas deferens zieht (Fig. C. f) treten meist eine Anzahl Fäden ein, von denen einige sich noch in die beiden Hauptstämme, in die sich der Fortsatz spaltet, erstrecken können; sie nehmen hier eine centrale Lage ein, so daß das Querschnittsbild leicht an eine Nervenfasern mit dicker Neurofibrille erinnert. Nach einer kurzen Strecke verschwinden sie aber vollständig. In die kleinern Verästelungen, besonders in das Muskelnetz des Vas deferens, treten niemals Ausläufer der Chromidialstränge.

Die Mengenverhältnisse der Chromidialstränge wechseln in diesen Zellen nicht so sehr wie in den bisher beschriebenen. Ich finde sie bei *A. lumbricoides* wenigstens immer in gleich reicher Ausbildung. Nur bisweilen findet man Zellen, in denen die Menge eine geradezu erstaunliche ist. Fig. 23 gibt einen Teil einer solchen Zelle wieder, gibt aber nur einen unvollständigen Begriff von dem Gewirre im Präparat. Zellen, in denen der Chromidialapparat ganz fehlte, habe ich nur bei *A. megaloccephala* angetroffen, nie bei der kleinern, histologisch günstigeren Form.

Was den feinem Bau der Stränge betrifft, so fällt zunächst die große Variabilität im Volumen innerhalb der einzelnen Zelle auf. Im allgemeinen kann man sagen, daß in der Nähe des Kerns die dickern Stränge vorherrschen. Aber auch hier gilt, was für die Oesophaguszellen bemerkt wurde, daß der einzelne Faden in seinem Verlauf nicht gleiches Volumen beibehält. Man werfe zur Erläuterung dieser Verhältnisse einen Blick auf die bei starker Vergrößerung aufs genaueste wiedergegebene Fig. 20. Bei *a* sehen wir einen dicken, durch seine knorrige Form ausgezeichneten Strang, der allmählich in einen gleichmäßig konturierten, feinem Faden übergeht. Bei *b* ist ein ziemlich starker Strang getroffen, der sich plötzlich zu einem ganz zarten Faden verjüngt, um dann wieder anzuschwellen; oder bei *c* und *d* anschwellende und wieder abnehmende Fäden usw. Jedenfalls ist nicht wie bei den vorher beschriebenen Zellen ein allgemeiner Charakter vorherrschend, sondern ein weiterer Spielraum gegeben. Wir haben soeben die eigenartigen knorrigern Stränge erwähnt, die vor allem in der Nähe des Kerns sich finden. Sie sind in dieser Form für unsere Zellen charakteristisch, in keiner andern Zellart so anzutreffen. Bald zeigt ein dickerer Faden an einer Stelle eine perlenartige Anschwellung (*d*), bald sind solche Anschwellungen regelmäßig hintereinander gereiht, bald kugelig, bald länglich, und geben so dem Strang ein perlschnur-

förmiges Aussehen (*c*). Oder diese Anschwellungen sind unregelmäßig knorrig, wie in *e* und *f*, manchmal als einseitig dem Strang aufsitzende Höcker (*a*) ein ganz merkwürdiges Bild hervorrufend. Diese Stellen sind wegen ihres beträchtlichen Umfangs besonders geeignet zum Studium der feinem Struktur. Fig. 26 gibt ein kleines Stück des Stranges *a* bei sehr starker Vergrößerung wieder. Man erkennt vor allem die Vacuolisation, die wir ja auch schon für die Chromidien der Oesophaguszellen angegeben haben, die dort aber nicht einen solchen Ausbildungsgrad erreicht. Die einzelnen Vacuolen sind unregelmäßig geformte Tröpfchen einer stark lichtbrechenden Substanz. Sie sind eingebettet in eine nicht sehr stark färbare Grundsubstanz von nicht zu analysierender Struktur. Die intensive Färbbarkeit des Ganzen beruht auf zahlreichen feinen Chromatinkornchen, die dicht aneinander gelagert in die Grundsubstanz eingebettet sind.

Die in den bisher besprochenen Fällen stets nachweisbaren Beziehungen zum Kern sind auch bei diesen zu statuieren. Gewöhnlich ist wieder um den Kern eine konzentrisch geschichtete Plasmazone nachzuweisen, von der Züge in das übrige Plasma ausstrahlen können. In diese Zone dringen im allgemeinen die Chromidialfäden nicht ein. Bisweilen aber treten einzelne Fasern doch hindurch und verlaufen direkt zum Kern; es ist dies z. B. in dem abgebildeten Schnitt Fig. 20 der Fall. Wir sehen hier einzelne Äste des langen Fadens *g* durch die circumnucleäre Zone hindurch zum Kern verlaufen und hier an der Membran ansetzen. Bei der intensiven Färbbarkeit der äußersten Zone des Kerns ist es unmöglich zu entscheiden, ob der Faden mit der Kernmembran verlötet oder ins Innere des Kerns dringt. Auffallend ist aber, was ich öfters beobachtete, daß an derselben Stelle, an der sich der Faden der Kernmembran anlegt, im Innern des Kerns ein scharfer Strang, der durch den Kern zieht (*st*) ebenfalls inseriert. Ein Zusammenhang beider in irgend einer Weise dürfte nicht von der Hand zu weisen sein.

Finden wir in diesen Muskelzellen nun auch Strukturen, die auf einen Verbrauch, resp. Neubildung des Chromidialapparats schließen lassen? Ohne Zweifel gehören hierher die dicken knorrigten Stränge, die oben geschildert wurden. Ich glaube, daß von ihnen der Ersatz der verbrauchten Stränge ausgeht, die bei diesen Zellen fortwährend neu gebildet werden. Man findet diese Bilder ja auch nicht in allen Zellen, wenn vorhanden, dann aber gleich in großer Zahl und

in der Nähe des Kerns. Man sieht von ihnen oft Seitenäste ausgehen, die hervorzusprossen scheinen. Wenn ich die in Fig. 20 sich findenden Stränge zu einer genetischen Reihe zusammenstellen sollte, würde sie etwa die Reihenfolge *e*, *a*, *f*, *c*, *d* haben. Wo allerdings die knorrigen Ausgangsstämme herkommen, ist damit nicht gesagt, ein Vergleich aber mit den über Fig. 6 u. 19 Gesagten legt eine ähnliche Entstehung aus dem Kern entstammenden chromatischen Körpern nahe. Als Auflösungsbilder deute ich wohl mit Recht Bilder, wie sie in Fig. 27 wiedergegeben sind, die oft gänzlich fehlen, dann aber auch wieder in einzelnen Zellen besonders häufig sind. Bei schwacher Vergrößerung hat es den Anschein, als ob einzelne Stränge mittlerer Dicke spiralig aufgeschnürt seien. Bei starker Vergrößerung erhält man dann das Bild von Fig. 27. Der Kontur des Stranges ist unregelmäßig geworden, die Vacuolisierung nicht mehr oder nur wenig zu erkennen. Die beschriebenen Chromatinkörnchen haben sich zu unregelmäßig geformten Klumpen und Brocken zusammengeballt, die hintereinanderliegend dem Strang sein charakteristisches Aussehen verleihen. Als Degenerationszustand des gesamten Apparats betrachte ich Bilder, die ich bisweilen antraf und in Fig. 25 dargestellt habe. Die Stränge sind weniger färbbar als gewöhnlich und nehmen bei Hämatoxylin-Eosin-Färbung einen mehr rötlichen Ton an. Sie sind nicht recht scharf konturiert und machen einen verquollenen Eindruck. Auch erscheinen sie mehr schlauchförmig, indem sich die äußere Zone etwas dunkler tingiert als die homogen erscheinende innere. Ihr Umfang ist ziemlich beträchtlich; zwischen den Strängen finden sich große blaß gefärbte Brocken (*br*) von ovaler Form, die nicht etwa Schnittbilder darstellen.

Daß auch in diesem Falle nicht ein Stützapparat vorliegt, geht wohl aus der ganzen Beschreibung hervor. Das färberische Verhalten, die Anordnung nur in der Nähe des Kerns und die Beziehungen zu diesem, das Fehlen in den einer Stütze am ehesten bedürftigen peripheren Fortsätzen, die Struktur der Stränge, ihre Bildungs- und Degenerationszustände lassen dies unmöglich erscheinen. Übrigens sind in Fig. 20 die wirklichen Stütz fibrillen, jene zarten Fibrillen, die ΑΡΑΤΗΥ aus den Körpermuskelnzellen als Neurofibrillen beschrieb, zu erkennen (*fi*). Bei dieser den Chromidialapparat stark tingierenden Färbung erscheinen sie als ganz blasse zarte Fädchen, die hauptsächlich in Längsrichtung verlaufen und in die Muskelfortsätze zu verfolgen sind. Die mit *fi* bezeichnete Fibrille tritt gerade aus

einem solchen Fortsatz in den Zellkörper ein. Wir schließen also auch hier wieder auf funktionelle Strukturen, was jetzt für die sämtlichen beschriebenen Muskelzellen besprochen werden soll.

Wenn meine Annahme richtig ist, daß der Chromidialapparat der Muskelzellen eine funktionelle Struktur darstellt, so müssen einmal Beziehungen zwischen der Ausbildung des Apparats und dem Tätigkeitszustand des Muskels zu erkennen sein, es muß ferner der Apparat Beziehungen zeigen zur Funktionsintensität des Muskels. Und dies trifft beides in der Tat zu. Beginnen wir mit letztem Punkt, so läßt sich eine vollständige Reihe aufstellen, in der die quantitative Ausbildung des Chromidialapparats mit der Funktionsintensität Hand in Hand geht. Zunächst ist er bei der größern, aber trägern *A. megalcephala* immer geringer vorhanden als bei der lebhaftern *A. lumbricoides*, und hier sind wieder die beweglicheren Männchen bevorzugt. Am geringsten ist hier die Struktur in den großen Körpermuskelzellen ausgebildet, nur hier und da zu finden. Es ist dies begreiflich auf Grund unserer Annahme, da die Bewegungen des ganzen Körpers unter natürlichen Bedingungen keine sehr lebhaften sind. Wesentlich besser ausgestattet ist dann aber das männliche Hinterende, dessen Muskelzellen meistens den Apparat aufweisen, entsprechend der lebhaftern und kräftigen Bewegung dieses Teils beim Umklammern des Weibchens. Auffallend ist dabei, daß die Struktur immer gruppenweise in den Zellen auftritt. Ich fand sie entweder nur in dorsalen oder nur in ventralen Zellen, die ja von verschiedenen Nervenstämmen aus versorgt werden. Dies könnte in einem Objekte ein Zufall sein, in verschiedenen Präparaten jedoch, die auf mannigfaltige Weise behandelt waren, muß dies seine besondere Bedeutung haben. Und diese wird, da es sich in den beiden Muskelgruppen um Antagonisten handelt, nur auf Grund einer funktionellen Struktur verständlich; wozu noch kommt, daß gerade die ventralen Zellen, die hauptsächlich das Einrollen des Hinterendes besorgen, am häufigsten den Chromidialapparat zeigen. Das gleiche trifft auch für das oft gänzliche Fehlen des Apparats zu; denn mit Konservierung oder dergleichen kann es nicht zusammenhängen, da es sich um gleichmäßig behandelte Objekte dreht und man bei Verarbeitung reichen Materials ja wohl auch zu erkennen lernt, was gut und was schlecht konserviert oder gefärbt ist. Die größte und komplizierteste Muskelzelle schließlich, die an Funktionsmannigfaltigkeit wohl nicht so leicht von einer andern Zelle übertroffen

wird, zeigt dann den Chromidialapparat auch in einer extrem mächtigen Entwicklung. Ich denke, diese Reihe beweist schon allein die Richtigkeit meiner Ansicht.

Dazu kommen dann alle die Gründe, die gegen eine andere Deutung angeführt wurden, das färberische Verhalten, die Anordnung, die feinere Struktur, die Beziehungen zum Kern. Besonders letztere erscheinen von größter Wichtigkeit, wenn man an die allbekannten Tatsachen die Bedeutung des Kerns für die Zellfunktion betreffend denkt. Und auch das, was über Strukturveränderung, Degenerations- und Neubildungsstadien gesagt wurde, ist nur in der gleichen Richtung zu verwerten. Dazu kommt nun vor allem noch die Tatsache, daß in andern stark funktionierenden Zellarten des *Ascaris*-Körpers der Chromidialapparat nachzuweisen ist und daß hier seine Abhängigkeit vom Funktionszustand direkt festgestellt werden kann und daß meiner Überzeugung nach zahlreiche aus andern Zellarten beschriebenen Strukturen nichts anderes als einen Chromidialapparat darstellen.

Alle diese Gründe sind aber nicht so bindend wie
der experimentelle Nachweis,

daß mit der Funktionsintensität sich auch die Strukturen ändern. Die betreffenden Versuche, die eine kräftige Muskelarbeit bezweckten, wurden mir durch das liebenswürdige Entgegenkommen und die freundliche Mithilfe des Herrn Privatdozenten Dr. WEINLAND ermöglicht, wofür ich ihm auch an dieser Stelle meinen Dank sagen möchte. Eine kräftige Muskeltätigkeit wurde einmal durch Tetanisieren erzielt. Die Versuchsanordnung war eine sehr einfache; die frischen Tiere wurden in eine Schale auf feuchtes Filtrierpapier gebracht, die auf einem auf Körpertemperatur regulierten Wasserbad schwammen. Als Elektroden dienten Nadelelektroden, die vorn und hinten in das Tier eingestochen wurden und die Schläge eines mittlern Induktoriums zuleiteten. Der Wurm verfiel dann in kräftigen Tetanus, in dem er sich auf etwa $\frac{2}{3}$ seiner Länge verkürzte. Eine andere Methode, starke Muskeltätigkeit hervorzurufen, ergab sich aus einer zufälligen Beobachtung Dr. WEINLAND'S. Dieser hielt *Ascariden* zum Zweck eines Stoffwechselversuchs in Wasser, dem etwas Phenolphthalein in alkoholischer Lösung zugesetzt war. Dabei beobachtete er, daß die Würmer ungewöhnlich lebhaft wurden. Sie schlangen sich wie wild durcheinander, bäumten auf und gebärdeten sich wie toll. Das Reizmittel war, wie sich zeigte, der Alkohol. Es wurden dann Tiere in Wasser bei Körpertemperatur bis zu

3 Tagen gehalten und kleine Quantitäten Alkohol zugesetzt, so daß die heftig erregten Würmer eine ungewöhnliche Muskeltätigkeit entwickelten. Bei beiden Versuchen wurden dann die Tiere, nachdem festgestellt war, daß sie noch lebten, eingelegt und geschnitten.

Das Ergebnis dieser Versuche fiel durchaus positiv aus, was mir vor der Hand genügte festzustellen. Durch systematisches Variieren der Versuche wird man natürlich noch viel weiter in die Erkenntnis der betreffenden Vorgänge eindringen können. Bei Anwendung von Tetanus bis zu 1 Minute waren keine sichtbaren Strukturveränderungen in den Muskelzellen nachzuweisen. Wohl war dies aber der Fall nach einstündigem Tetanus, der sehr gut vertragen wurde. Am auffallendsten war der Unterschied in den Längsmuskelzellen des männlichen Hinterendes sowie in den Muskeln des Spicularapparats. Daß diese beiden Gruppen besonders angestrengt waren, geht daraus hervor, daß das Hinterende besonders stark eingekrümmt war und ein Spiculum ausgestreckt; der Einkrümmung entspricht es auch, daß die Veränderungen nur die ventralen Längsmuskelzellen betrafen. Bei Untersuchung dieser Präparate ist man bei dem ersten Blick ins Mikroskop frappiert von der Fülle der Chromidialstränge, die die betreffenden Zellen erfüllen, eine Menge, wie sie sonst nie zur Beobachtung kam. In Fig. 36 sind die Querschnitte zweier solcher Zellen wiedergegeben, die ich den Fig. 16, 17 vom gewöhnlichen Tier zu vergleichen bitte (Fig. 36 ist bei 725facher, Fig. 16, 17 dagegen bei 1000facher Vergrößerung gezeichnet!) Und so wie in diesen beiden Zellen sieht es in sämtlichen ventralen Zellen aus, während beim frischgetöteten Tier nur ein Teil der Zellen einen einigermaßen entwickelten Chromidialapparat zeigt. Die bunt durcheinander geschlungenen Fäden erfüllen den größten Teil des Plasmas, wieder besonders dicht um den Kern gelagert. Aber auch der Teil der Zelle, der sonst nur wenige vereinzelte Fäden enthält, der die kontraktile Rinde enthaltende, peripher vom Kern gelegene Abschnitt, ist hier häufig dicht mit Fäden erfüllt, die aber nie in die kontraktile Rinde eintreten oder Zweige in sie schicken. Die durch diese hindurchtretenden APÁTHY'schen Fibrillen sind wieder nur ganz blaß gefärbt.

Die gleiche übermächtige Entwicklung des Chromidialapparats zeigen die Spicularmuskeln. Ich habe einen Querschnitt durch einen Retractor des Spiculums in der Höhe des Kerns abgebildet (Fig. 29); die kontraktile Rinde *R* ist in dem auf reine Kernfärbung angelegten

Präparat kaum von dem Mark zu unterscheiden. Im Mark liegen ungeheure Mengen von Chromidialfäden in eleganten Touren durcheinandergeschlungen. Sie sind stets in einigen inselartigen Gruppen dichter zusammengedrängt; natürlich treten sie auch hier wieder nur in der Nähe des Kerns auf. Je weiter sich die Schnitte von diesem entfernen, desto spärlicher werden die Fäden. In der Nähe des Kerns sieht man hier nun auch vereinzelt Fäden in die Rinde eintreten und hier eine Schlinge bilden. Diese scheinbare Ausnahme von dem sonst Beobachteten erklärt sich aus der abweichenden Anordnung der kontraktilen Rinde in diesen Zellen, die nicht einen kontinuierlichen Mantel um die Zelle bildet, sondern durch zwischentretende Markteile in einzelne Streifen zerlegt ist. Daneben scheinen aber auch einzelne Fäden tatsächlich in die Zwischenleisten vorzudringen. Stellenweise trifft man in den Zwischenleisten Ansammlungen feinsten chromatischer Körner (*cr*), die durch die ganze Dicke der Rinde eingelagert sind; ich glaube in ihnen bereits Zerfallsprodukte von Chromidialfäden sehen zu müssen.

Auch die großen Dilatatorzellen des Chylusdarms zeigen eine Veränderung in gleichem Sinn. Allerdings läßt sich die Zunahme der Chromidialfäden nicht in gleicher Weise zeigen, da wir ja auch sonst ihre ungeheure Variabilität sahen. Immerhin fällt das sonst nicht beobachtete reiche Auftreten besonders dünner Stränge auf. Dazu kommt das außerordentliche Überwiegen der Knotenform und der Segmentierung bei den dickern Strängen. Fig. 31, ein kleiner Abschnitt in der Nähe des Kerns einer solchen Zelle, zeigt, daß jeder dickere Faden diese Struktur zeigt, die sonst nur vereinzelt Fäden zukommt. Ich habe diese Struktur eben als beginnende Degenerationserscheinung gedeutet und glaube, daß dies auch hier zutrifft.

Von den Oesophaguszellen ist nichts Bestimmtes auszusagen. Die Chromidialstränge sind sehr reich entwickelt; da dies aber auch sonst bisweilen der Fall ist, möchte ich sie nicht zu weitem Schlüssen verwerten. Aus den gegebenen Daten folgt aber mit Sicherheit, daß bei einstündigem Tetanus in den am meisten angestrengten Zellen der Chromidialapparat eine auffallende Vermehrung erfahren hat.

Versuche, das Tetanisieren noch länger fortzusetzen, habe ich bis jetzt noch nicht ausgeführt. Dagegen gibt uns die andere Versuchsreihe der Erschöpfung der Tiere durch Alkoholreizung weitere Anhaltspunkte über das Schicksal des Chromidialapparats. Tiere die nach dieser Behandlung 5 Stunden lang lebhaft sich abgearbeitet

hatten, zeigten noch keinerlei deutliche Strukturveränderungen. Wohl ist dies aber nach 26 Stunden der Fall. In den Längsmuskelzellen des männlichen Hinterendes ebenso wie in den Spiculamuskeln (es war wieder ein Spiculum ausgestoßen) ist der Chromidialapparat annähernd verschwunden. Hier und da sieht man noch einen einzelnen Faden. Oft findet man dafür charakteristische Degenerationsbilder (Fig. 30); kleine kompakte Knäuel von Fäden, die bei schwacher Vergrößerung wie Kerne aussehen (*a*), Körnerhäufchen, deren einzelne chromatische Körperchen noch miteinander mehr oder weniger verbunden sind (*b*, *c*), oder kleine Gruppen größerer Chromatinklümpchen (*d*). In den Dilatorzellen sieht man fast ausschließlich die geknoteten Degenerationsstränge. Auch in den Oesophaguszellen hat das Bild gewechselt: wenige Chromidialfäden von äußerster Zartheit besonders in der Nähe des Kerns, der angeschwollen erscheint. Zwischen den Muskelbündeln erscheinen sie aber noch kräftiger. Die also hier überall deutlich ausgesprochene Rückbildung des Chromidialapparats ist nach 3tägiger Abstrapazierung, die ja mit Hunger verbunden ist, vollendet. Von Chromidialsträngen ist keine Spur mehr zu entdecken; selbst in den Oesophaguszellen, die sonst immer noch etwas davon zeigten, sieht man günstigenfalls einmal eine kleine chromatische Kugel in der sonst gleichmäßig wabigen Plasmazone um den Kern. Auch zwischen den Muskelbündeln keine Spur der Stränge. Der Kern aber ist um etwa $\frac{1}{3}$ seines Volumens angeschwollen und enthält einen großen Nucleolus.

Ich denke, daß durch diese Versuche die funktionelle Natur des Chromidialapparats erwiesen ist. Welche Vorstellungen daraus weiterhin abzuleiten sind, sei erst später erörtert.

c) Die Epithelzellen des Mitteldarms.

Das Mitteldarmepithel von *Ascaris* ist als besonders typisches Cylinderepithel schon oft untersucht worden, so abgesehen von SCHNEIDER (1866) und LEUCKART (1873—76), von LEYDIG (1885), FRENZEL (1891), VAN GEUCHTEN (1893), JÄGERSKIÖLD (1894), VAN BÖMMEL (1895), STUDNICKA (1899), VIGNON (1901), N. HOLMGREN (1902), K. C. SCHNEIDER (1902). Im Bau des Epithels verhalten sich die beiden Species etwas verschieden. Die folgende Darstellung gilt zunächst für *A. lumbricoides*. Die schmalen, hohen Cylinderzellen, die in einer Schicht angeordnet die gesamte, einer Muscularis entbehrende Darmwand bilden, sitzen einer cuticularen Tunica propria

auf, die bei beträchtlicher Dicke aus zwei sich different färbenden Lagen besteht (mit VAN GEHUCHTEN gegen VAN BÖMMEL). Je nach der angewandten Methode erscheint die innere oder äußere Schicht dunkler gefärbt. Diese Cuticula wird, wie zuerst LEYDIG sah, von basalen Fortsätzen der Epithelzellen durchsetzt. Nach ihm fransen sich die Zellen an ihrer Basis auf, und zarte Fortsätze dringen durch die Tunica hindurch; VAN BÖMMEL sieht dagegen nur einen zarten Fortsatz hindurchtreten. Ich habe beides beobachtet, bisweilen auch, daß breite Kegel von der Basis der Zelle hindurchtraten. In den abgebildeten Zellen ist gar nichts davon zu sehen; ich glaube aber nicht, daß dies an der Präparationsmethode liegt, möchte vielmehr annehmen, daß es mit dem Funktionszustand zusammenhängt und auf einer amöboiden Beweglichkeit der Zellbasen beruht. Ich finde die Fortsätze nämlich stark ausgebildet in Zellen, die nicht in Verdauung oder Secretion begriffen sind. Für die osmotischen Beziehungen zur Leibeshöhle ist ein solches Durchtreten von Zellfortsätzen durch die dicke Cuticula wohl auch erforderlich. Nach dem Darmlumen zu wird die Zelle von einem breiten Stäbchen- oder Ciliarsaum begrenzt, einer Schicht dicht aneinander lagernder paralleler Fäden, die bei der Resorption wohl eine wichtige Rolle spielen. Sie färben sich ziemlich blaß und macerieren leicht bei der Konservierung; HOLMGREN'S Annahme, daß es sich um eine dem Chitin nahe verwandte Substanz handle, scheint mir nicht begründet. Das Plasma der Zellen erscheint wie bei vielen solchen Epithelzellen faserig-wabig, d. h. die Waben sind längsgedehnt und bewirken so ein parallelfaseriges Aussehen. Am proximalen wie am distalen Ende der Zelle ist eine besondere intensiver färbbare Schicht differenziert, die aber verschiedenen Bau aufweist und jedenfalls auch verschiedenartiges darstellt. Die distale, an der Basis der Zelle dicht unter dem Kern liegende dunkle Zone wird durch eine Reihe parallel stehender chromatischer Bälkchen bedingt, die bald länger, bald kürzer sind und so dieser Schicht ein verschiedenartiges Aussehen geben (Fig. 33, 35 *crb*). Es ist diese Struktur den bekannten Basalfilamenten der Epithelzellen gleich zu setzen. Anders verhält sich die dem Darmlumen zugewandte Lage. Bisweilen scheint sie den gleichen Bau zu zeigen wie die chromatische Basalschicht (Fig. 33 *crd*), verschieden lange chromatische Fäden, die dicht nebeneinander gestellt einen einheitlichen chromatischen Saum darstellen. An den Grenzen zwischen zwei Zellen reichen die Fädchen etwas tiefer in die Zelle hinein. In andern Fällen (Fig. 35) scheint diese

Zone aber aus einer ungleichmäßig vacuolisierten Substanz zu bestehen, in die feinste chromatische Partikelchen eingelagert sind. Die kugeligen oder ovoiden, ziemlich großen Kerne liegen dicht an der Basis der Zelle, zeigen gewöhnlich innerhalb der stark färbbaren Kernmembran ein regelmäßiges achromatisches Wabenwerk, dem 2 oder 3 kleine chromatische Nucleolen eingelagert sind.

Ein wenig anders erscheinen die Darmepithelzellen bei *A. megalcephala*. Sie sind viel höher und schmaler, bei relativ kleinem Kern, der hier nicht so stark basal liegt (Fig. 32). Sowohl die cuticulare Tunica propria als auch der Ciliarsaum ist viel weniger breit als bei der kleinern Art. Die chromatische Basalschicht ist meist schwach entwickelt, sehr breit dagegen die dem Lumen zugekehrte Lage. Diese sitzt hier stets als ganz regelmäßige Kappe der Zelle auf und erscheint gewöhnlich ziemlich homogen. Nach dem Stäbchensaum zu kann sie durch eine hellere, schon von LEYDIG gesehene Schicht abgegrenzt sein, zwischen zwei benachbarten Zellen ist sie durch einen feinen Spaltraum oft getrennt, wie VAN BÖMMEL zuerst fand.

Im Darmepithel, besonders der hintern Körperregion, findet man, allerdings recht selten, mitotische Teilungen vor. Es ist dies bemerkenswert, da dies die einzigen Zellen des *Ascaris*-Körpers sind, die sich nach Abschluß der Embryonalentwicklung noch teilen. Die Teilung wird eingeleitet durch ein Aufsteigen des angeschwollenen Kernes nach dem Lumen zu. Dann erst beginnt die Zelle sich abzurunden und die Verbindung mit der Tunica propria aufzugeben. Die basale chromatische Zone bleibt als homogene, stark färbbare Schicht erhalten (Fig. 33) und sendet gewöhnlich einen stumpfen basalen Fortsatz, den Rest der Verbindung mit der Tunica, aus. Die dem Lumen zugekehrte chromatische Zone verschwindet dagegen bis auf einen schmalen etwas intensiver färbbaren Saum. Die sich teilende Zelle der Fig. 33 steht im Stadium der Tochterplatten; die einzelnen Chromosomen sind bei dieser Färbung nicht zu unterscheiden, in andern Präparaten erscheinen sie als kurze gebogene Stäbchen. Deutlich sind die Centrosomen, Archoplasmastrahlungen und die tonnenförmige Spindel.

Den Darmepithelzellen kommt nun ebenfalls ein Chromidialapparat zu, der in allen wesentlichen Punkten mit dem der Muskelzellen übereinstimmt und nur in kleinen Abweichungen den Epithelzellen entsprechende spezifische Charaktere zeigt. Hier läßt sich denn auch leicht zeigen, daß die Ausbildung des Chromidialapparats

mit der Zelltätigkeit Hand in Hand geht. Beginnen wir mit dem in Fig. 37 abgebildeten Fall; es ist von den abgebildeten 5 Zellen nur bei einer die Struktur genau ausgeführt, sie verhalten sich aber alle in ganz gleicher Weise. Der Schnitt entstammt der vordersten Darmregion dicht hinter dem Oesophagusbulbus. Das Tier war sofort nach der Entnahme aus dem Darm des Schweines konserviert worden und befand sich in voller Verdauung. Ich schließe dies daraus, daß die Zellen mit gelben stark lichtbrechenden Tröpfchen¹⁾ angefüllt sind. Im Plasma dieser Zellen fallen nun sofort intensiv gefärbte Stränge auf, die eine charakteristische Struktur und Anordnung zeigen. Sie verlaufen hauptsächlich in dem mittlern und basalen Teil der Zelle, nur vereinzelt auch basalwärts vom Kern. Der einzelne Faden läßt sich auf längere Strecken in seinem Verlauf verfolgen, bis er mit andern gleichartigen Fäden anastomosiert. In diesem Zustand verlaufen die Stränge hauptsächlich dicht unter der Zellwand, wie aus der Abbildung zu erkennen ist. Es ist dies aber nicht ausschließlich der Fall, vielmehr verlaufen einzelne Fäden auch im Innern der Zelle. Am besten erhellt dies aus einem Flächenschnitt durch das Epithel, der die einzelnen Zellen quer trifft (Fig. 34). Das Volumen des einzelnen Fadens ist nicht gleichmäßig, er verdünnt sich vielmehr bisweilen oder schwillt ein wenig an. Besonders die Anastomosen zweier Fäden sind durch solche Anschwellungen oft ausgezeichnet.

In anderer Weise zeigt sich der Chromidialapparat in den Zellen, die sich nicht in lebhafter Verdauungstätigkeit befinden, vielleicht

1) Über die Natur dieser Tröpfchen läßt sich schwer eine Aussage machen. Jedenfalls stellen sie resorbierte und umgewandelte Nahrungströpfchen dar und nicht Secrete, etwa Zymogen, da die Zellen des *Ascaris*-Darms ihrem Bau nach vorwiegend resorbierend sind. Ganz selten findet man einmal eine Zelle von Drüsencharakter, so selten aber, daß es kein konstantes Vorkommen sein kann. Es ist neuerdings von SCHIMMELPFENNIG (1903) behauptet worden, daß *Ascaris* Blut sauge, und der Autor will das Oxyhämoglobin in der Leibeshöhlenflüssigkeit spektroskopisch nachgewiesen, sogar das Reduktionsspektrum erhalten haben. Abgesehen davon, daß dieser Autor sich gar nicht klar gemacht zu haben scheint, welche physiologische Merkwürdigkeit er da behauptet (Durchtritt des unveränderten Oxyhämoglobins aus dem Darm in die Leibeshöhle), habe ich bei meinen zahllosen Präparaten niemals in einer Darmepithelzelle eine Spur von Blutfarbstoff gefunden. Wer das mikroskopische Bild solcher blutverdauenden Zellen, z. B. aus dem Trematodendarm, kennt, kann dies unmöglich übersehen.

kurz vor einer Verdauungsperiode stehen, die natürlich entsprechend der Fütterung des Wirtstieres eintritt. Die Zellen enthalten keine Spur von Nahrungströpfchen. Der Chromidialapparat liegt hier nur central in der Zelle, nie an der Oberfläche und ist wesentlich anders gebaut (Fig. 33). Gewöhnlich liegen in der Nähe des Kerns einige dickere Stränge, die durcheinander geschlungen eine Art von Netz bilden, dessen Knotenpunkte verdickt erscheinen. Von hier aus können dann längere geknotete Fäden nach der Zelloberfläche ziehen. Besser als eine Beschreibung zeigen die Fig. 33, 35 die verschiedenen Bilder, die man zu Gesicht bekommt. In Fig. 33 ist zu erkennen, daß auch während der Mitose noch einzelne solche Fäden erhalten sein können. Ein sehr merkwürdiges und wichtiges Verhalten kommt in Fig. 35 zum Ausdruck. Man sieht hier, daß die Chromidialfäden zu der dem Darmlumen zugekehrten chromatischen Zone der Zelle in Beziehung stehen. Aus der netzartigen, intensiv tingierten Masse dieser Zone lösen sich einzelne Fäden los, die sich vielfach miteinander vereinigen und als langer Faden in die Zelle hinein verlaufen und sich mit den andern Teilen des Chromidialapparats verbinden. Die äußere Zone stellt also einen Teil des Chromidialapparats dar, ist als Chromidialzone zu bezeichnen. Es erscheint mir dies nicht unwesentlich für das Verständnis des Apparats, daß er eine ständige Ausbreitung an der resorbierenden Zelloberfläche, der Stelle der lebhaftesten Tätigkeit, besitzt.

In den meisten Därmen, die man zu Gesicht bekommt, fehlt der Chromidialapparat und mit ihm auch die Nahrungströpfchen in den Zellen. Es ist dies nicht so unbegreiflich, da bei den Schlachtieren der Schlachtung nicht direkt eine Fütterung vorausgehen wird. Übrigens habe ich zur Bestätigung Därme von *Ascariden* untersucht, die unter sonst natürlichen Bedingungen 3 Tage gehungert hatten. Ich verdanke die Tiere der Güte des Herrn Dr. WEINLAND. In den ganz dentoplasmfreien Zellen war auch keine Spur vom Chromidialapparat zu erkennen.

Bei *Ascaris megalcephala* zeigt sich die Struktur in etwas anderer Weise. Die typischen Chromidialfäden sind mir nicht begegnet; ich möchte deshalb ihr Auftreten aber nicht leugnen, da ich von dieser Form ungleich weniger Material untersucht habe als von *A. lumbricoides*. An Stelle der Chromidialstränge findet man in Zellen, die in Tätigkeit begriffen sind, stark tingierbare Brocken (Fig. 32), oft von Wurstform, dann wieder in kleinere Teile zerfallen. K. C. SCHNEIDER (1902) beschrieb sie bereits und bezeichnet

sie als Trophochondren. Da sie färberisch und ihrem allgemeinen Aussehen nach sich wie der Chromidialapparat verhalten, auch nur in tätigen Zellen auftreten, möchte ich sie mit den beschriebenen Strukturen von *A. lumbricoïles* identifizieren. Dieser Punkt bedarf aber noch weiterer Untersuchung.

Aus der bisherigen Beschreibung geht wohl mit Sicherheit hervor, daß der Chromidialapparat des Darmepithels dem der Muskelzellen direkt zu vergleichen ist. Ein Punkt ist mir allerdings hier nicht klar, das sind die Beziehungen zum Kern. Ein Herantreten der Stränge an den Kern oder eine besonders dichte Gruppierung um den Kern kam nicht zur Beobachtung. Das einzige ist, daß in Zellen, die nur vereinzelte Stückchen von Chromidialfäden zeigten, die beiden Nucleolen der Kerne durch ein chromatisches Band zu einem einheitlichen Stab verbunden waren. Welche Bedeutung dem zukommt, bleibt aber noch unaufgeklärt. Besonders bemerkenswert scheint mir aber die Verbindung der Chromidialfäden mit der chromatischen Zone der resorbierenden Oberfläche. Möglicherweise haben die Chromidien sich ganz vom Kern emanzipiert und werden von dieser Chromidialzone aus gebildet. Bilder wie Fig. 35 deuten auf eine solche Möglichkeit hin, der auch bei andern Objekten Vergleichbares zur Seite stünde.

d) Die Drüsenzellen des Enddarms.

Der Enddarm von *Ascaris* wird von einer Gruppe charakteristischer großer Zellen umschlossen. Sie waren schon SCHNEIDER und LEUCKART bekannt und als große Zellen gedeutet, wurden dann von HESSE (1892) unter dem Namen „Gewebeepolster“ als exkretorische Organe aufgefaßt, indem er den Zellkern für ein exkretorisches Bläschen hielt, von JÄGERSKIÖLD und HAMANN für verschiedene Nematoden beschrieben und neuerdings von VOLTZENLOGEL genau und richtig geschildert. Der Wand des Enddarms liegen diese Zellen in Form eines geschlossenen Ringes auf (Textfig. D). Beim Männchen besteht der Ring aus 6 Zellen von ungleicher Größe. Die größte ist die dorsale, deren mächtiger Körper zwischen den beiden Spiculis liegt. Eine bedeutende Größe besitzen auch die beiden lateralen, die etwa Keulenform zeigen und mit der dorsalen durch eine verjüngte Brücke zusammenhängen. Eine Zellgrenze besteht nicht zwischen diesen 3 Zellen, die durch den Besitz sehr großer Kerne ausgezeichnet sind. Beim Männchen wird dieser Ring durch 3 kleinere

Zellen vom gleichen Bau ventral geschlossen. Ein Ausführungsgang dieser Zellen oder eine irgendwie sichtbare Mündung besteht nicht.

VOLTZENLOGEL führt zur Stütze der Ansicht, daß es sich um Drüsenzellen handle, die Tatsache an, daß inbezug auf den Bau des Zelleibes die Präparate verschiedener Exemplare die verschiedenartigsten Bilder liefern. Dieser Schluß ist durchaus berechtigt, und es lassen sich in der Tat verschiedene Zustände unterscheiden, die man in eine Reihe der Funktionstätigkeit bringen kann. Ob die Zellen nun richtige Drüsenzellen sind oder ob ihnen eine exkretorische Tätigkeit zugeschrieben werden muß, ist dabei gleichgültig.

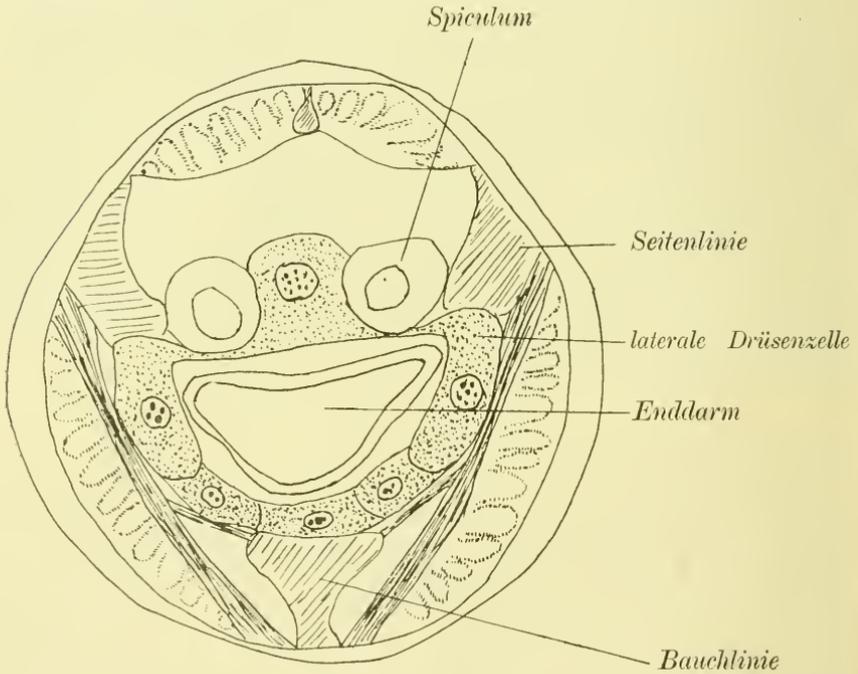


Fig. D.

Gewöhnlich bietet die Zellstruktur ein Bild, wie es Fig. 43 andeutet, die nach einer der lateralen Zellen gezeichnet wurde. Das mit Hämatoxylinfarben sehr stark tingierbare Plasma hat einen grobschaumigen Bau. Die Wände der Blasen färben sich ziemlich intensiv, der Inhalt ist eine ebenfalls gefärbte, feinkörnige Masse (Fig. 43 a). Irgendwelche Einschlüsse läßt das Plasma nicht erkennen. Der große blasige Kern ist von einer scharf konturierten Kernmembran umgeben, enthält ein lockeres achromatisches Gerüst und zahlreiche

Chromatinkugeln. Die Umgebung des Kerns bildet wieder eine schmale Zone konzentrisch geschichteten Plasmas. Neben diesem gewöhnlichen Zustand der Zelle treten uns nun 2 andersartige Typen entgegen, die als verschiedenartige, ich glaube sogar, entgegengesetzte Funktionszustände aufzufassen sind. Die 6 Zellen eines Tieres zeigen dabei stets genau den gleichen Zustand, so daß das für eine Zelle Gesagte oder Abgebildete ebensogut eine der andern Zellen betrifft.

Das eine Strukturextrem stellt Fig. 38 dar von einer dorsalen Zelle. Das Plasma zeigt eine viel dichtere Struktur als gewöhnlich. In einer peripheren Zone liegen dichte Mengen kleiner chromatischer Körnchen und Fädchen. Charakterisiert ist dieser Zustand aber vor allem durch das Verhalten des Kerns, der nicht die gewöhnliche regelmäßige Begrenzung zeigt, sondern allseitig und besonders stark am einen Pole spitze pseudopodienartige Fortsätze ins Plasma entsendet. Das achromatische Kerngerüst ist verschwunden, der Kernraum statt dessen von einer gleichmäßigen, granulierten Masse, die sich blaß färbt, erfüllt. Ihr eingelagert sind zahlreiche chromatische Kugeln verschiedener Größe. Bisweilen findet man einzelne solche Chromatinkörper der Kernmembran aufliegen, und es ist mir durchaus wahrscheinlich, daß sie im Begriff stehen, ins Plasma auszuwandern. Die den Kern umgebende konzentrisch geschichtete Zone erscheint auffallend breit.

Einen andern Funktionszustand gibt Fig. 39 wieder und zwar den, in dem der Chromidialapparat auftritt. Zelle und Kern weichen in ihrem Bau nicht von der Norm ab. Dagegen sehen wir dem Plasma dicke, gefärbte Stränge eingelagert, die nach allen Richtungen durchschnitten sind. Sie sind gewöhnlich von dem Plasma durch einen schmalen Schrumpfungsraum getrennt. Ein Vergleich der verschiedenen Schnitte lehrt, daß wir lange, gewundene Fäden von beträchtlicher Dicke vor uns haben, die das ganze Plasma der Zellen durchziehen, im einzelnen Schnitt aber immer nur auf eine kurze Strecke getroffen sind. Es kann keinem Zweifel unterliegen, daß wir es mit typischen Chromidialsträngen zu tun haben, auf die alle bisher gegebenen Charakteristica stimmen. In Fig. 40 ist ein Stück eines solchen Stranges stärker vergrößert dargestellt und man erkennt die stark vacuolisierte Struktur, die sich in nichts von der der Chromidialstränge der Muskelzellen unterscheidet. Die Fäden sind aber hier wesentlich umfangreicher, wie ein Vergleich mit Fig. 26 zeigt, die bei doppelt so starker Vergrößerung gezeichnet wurde.

Es unterliegt somit keinem Zweifel, daß auch in diesen Drüsenzellen ein echter Chromidialapparat vorkommt. Über seine Entstehung und sein Schicksal vermag ich aber noch nichts anzugeben, da diese Bilder sehr selten sind, die Zellen sichtlich große Funktionspausen haben. Es läßt sich aber aus andern Gründen schließen, daß das Stadium des gelappten Kerns dem Beginn der spezifischen Funktionen entspricht, das Stadium des Chromidialapparats der Funktionshöhe. Vielleicht wird sich weiterhin noch tiefer in diesen Gegenstand eindringen lassen, hier genügt es mir, das Vorhandensein des Chromidialapparats in diesen Drüsenzellen nachgewiesen zu haben.

B. Zusammenfassung der Befunde.

Es wurden bisher die Befunde von *Ascaris* ohne weiteres Eingehen auf allgemeinere Fragen, wie auch ohne Berücksichtigung anderer Objekte dargestellt. Es liegt uns nunmehr ob, die beschriebenen Tatsachen mit bekannten zu vergleichen und dann zu sehen, welche Vorstellungen sich daraus ergeben. Vorher seien jedoch die Tatsachen noch einmal kurz zusammengefaßt. Die großen histologischen Elemente des *Ascaris*-Körpers sind durch besonders intensive Ausprägung einer Struktureigentümlichkeit, des Chromidialapparats, ausgezeichnet. Die Struktur findet sich nur in den Zellen von lebhafter Funktion, also in Epithelmuskelzellen, Körpermuskelzellen, Muskelzellen der innern Organe, resorbierenden Epithelien und Drüsenzellen. Der Chromidialapparat besteht in einem System von Fäden, Chromidialfäden, Chromidialsträngen, die typische Reaktion, Struktur und Anordnung innerhalb des Cytoplasmas zeigen. Sie färben sich stets intensiv chromatisch, in gleichem Farbenton wie das Chromatin des Kerns. Die einzelnen Fäden verlaufen meist stark gewunden durch das Cytoplasma, sind von wechselndem Umfang und meist fein vacuolisiert. Am dichtesten sammeln sich die Fäden immer um den Kern, den sie völlig umspinnen können. Auch direkte Beziehungen zum Kern sind nachzuweisen, Auflagerung der Fäden auf die Kernmembran, wahrscheinlich auch Eindringen in den Kern. Sodann treten aus den Kernen bisweilen chromatische Körper aus, die mit der Neubildung der Chromidien zusammenhängen.

Der Chromidialapparat zeigt sich in ein und derselben Zelle — der Bau des *Ascaris*-Körpers erlaubt es, einzelne bestimmte Zellen miteinander zu vergleichen — ziemlich verschieden. Bald ist er mächtig entwickelt, bald schwach oder fehlt sogar vollständig. Nach-

weislich hängt dies mit verschiedenen Funktionszuständen der Zelle zusammen. Einmal ergibt sich die Regel, daß stärker beanspruchte, funktionsmannigfaltigere Zellen auch reichere Chromidienbildung aufweisen. Die Muskelzellen lassen sich so in eine aufsteigende Reihe bringen: Körpermuskelzellen, desgl. des männlichen Hinterendes, Spicularmuskeln, Dilatatorzelle des Chylusdarms. Sodann läßt sich der Zusammenhang mit der Funktion auch direkt nachweisen. Bei den Drüsenzellen sehen wir die Chromidien nur auftreten, wenn der Kern ruht, gänzlich fehlen, wenn er in Wechselbeziehung zum Plasma tritt. In den Darmepithelzellen treten sie nur auf, wenn die Zelle in lebhafter Funktion ist, was durch die Anwesenheit von Nahrungströpfchen bewiesen wird; in gehungerten Tieren, also bei untätigen Darmzellen, verschwinden sie. In den Muskelzellen endlich können wir den experimentellen Beweis des Zusammenhangs mit der Funktion liefern. Bei starker Funktion — Tetanus, Alkoholreizung — vermehren sie sich zunächst mächtig und degenerieren schließlich, bei übermäßiger Beanspruchung ohne die Möglichkeit eines Ersatzes, werden aufgebraucht.

III. Vergleichender Teil.

Es liegt auf der Hand, daß eine Zellstruktur von solcher Bedeutung nicht auf ein Objekt beschränkt sein kann. Tritt die Struktur vielleicht nur in den seltensten Fällen so deutlich hervor wie bei *Ascaris*, so müssen wir doch auch bei andern Objekten Vergleichbares finden. Und das ist ja sicher auch der Fall, es fragt sich nur, was von den vielerlei bekannten Strukturelementen hierher zu zählen ist. Wir kennen sowohl zahlreiche Strukturen, die Hand in Hand mit der Funktion gehen, als auch andere, die auf besondere Zellarten beschränkt sind und ihrer Bedeutung nach unklar erscheinen. Ich zähle nur auf Nebenkern, Ergastoplasma, Dotterkern, Archoplasmascleifen, Pseudochromosomen, Mitochondrien, Trophospongien, apparatuso reticolare usw. Es scheint mir der Augenblick gekommen, viele dieser zum Teil auch miteinander verglichenen Strukturen unter gemeinsame Gesichtspunkte zusammenzufassen, und ich hoffe, beweisen zu können, daß wir vor einer Gesetzmäßigkeit des Zellenbaus stehen, die mit allen unsern bisherigen Kenntnissen von der Zelle in Einklang steht, aber auch manches bisher Unverständliche dem Verständnis näher rückt und schließlich auch die Metazoenzelle wieder aufs neue mit den Protozoen,

die ja nach den neusten Forschungen dem alten Schema der Metazoenzelle zu spotten drohen, zusammenbringt. Es ist vielleicht geeignet, erst die verschiedenen von uns zusammenfassenden Strukturen gesondert zu besprechen und dann durch die Betrachtung der Protozoen uns zur Deutung der Erscheinungen hinüberführen zu lassen. Es ist unmöglich, die in Betracht kommende Literatur auch nur annähernd vollständig zu berücksichtigen. Von den meisten Erscheinungsgruppen besitzen wir aber Zusammenfassungen aus jüngster Zeit, auf die dann verwiesen sei.

Es ist vielleicht ratsam

a) die funktionellen Strukturen der Drüsenzellen

vorweg zu nehmen, da hier unzweifelhaft Vergleichbares und auch genau Studiertes vorliegt. Wegen der genauen Literatur siehe die Arbeiten von MONTGOMERY (1898), MATHEWS (1899), und vor allem PRENANT (1899) und LAUNOY (1903). R. HEIDENHAIN (1868) und KÜHNE u. LEA (1876) waren es vor allem, die zuerst auf die Bedeutung des Zellkerns für die Drüsentätigkeit hinwiesen: sie beobachteten auch am lebenden Objekt das Anschwellen des Kerns während der Funktion und seine Wanderung nach dem Centrum der Zelle. Seitdem haben unzählige Untersuchungen für die verschiedensten secernierenden Zellen das gleiche Ergebnis gezeitigt. Auf der einen Seite wurden morphologische Veränderungen der Kerne wie Pseudopodienbildung, Verästelung, Knospungserscheinungen bei lebhaft secernierenden Zellen nachgewiesen — es seien nur die bekannten Studien KORSCHELT'S (1889, 1896) angeführt — andererseits drang man mit Hilfe der neuern Untersuchungsmethoden auch in die feinem Veränderungen des Kernbaus während der Funktion ein. Als wesentlich gesichertes Resultat dieser Untersuchungen — vor allem auf OGATA (1883) zurückgehend, neuerdings durchgeführt von HAMMAR (1898), GALEOTTI (1897), MATHEWS (1899), MARTINELLI (1899), HENRY (1900), REGAUD (1902), LAUNOY (1903) — ist die Feststellung der Beteiligung des Chromatins an der Funktion anzusehen. Auch für ein pflanzliches Objekt (*Drosera*) wurde dies in eklatanter Weise von HUIE (1896) aufgezeigt und auf die Bedeutung der Chromatinverteilung im Kern für die Funktion vor allem von BORN (1894) und PETER (1899) hingewiesen. Damit kommen wir zu dem, was uns hier am meisten interessiert, den Strukturen, die während der Drüsenfunktion im Cytoplasma auftreten und einerseits Beziehungen zum Kern, andererseits zu den Sekretsstoffen zeigen. GAULE (1880, 81 a, b)

beschrieb wohl zuerst eigenartige, sich stark mit Chromatinfarbstoffen tingierende Fäden aus Blutkörperchen, Pankreas- und Leberzellen vom Frosch, die er zuerst als Cytozoen bezeichnete, später aber aus dem Kern stammen läßt und mit den „Nebenkernen“ zusammenbringt. Als Nebenkerne, die denen der Spermatiden und den Dotterkernen der Eier entsprechen sollen, bezeichnet auch NUSSBAUM (1877—79) fadig strukturierte Körper, die er in Pankreaszellen von Amphibien nach Fütterung fand. Genau studierte dann OGATA (1880) diese Bildungen und kam zum Schluß, daß sie aus Körpern bestehen, die aus dem Kern in das Plasma ausgetreten sind. Er unterscheidet nucleolare Plasmosomen und chromatische Karyosomen; diese beiden verschiedenen Substanzen spielen auch in der weiteren Literatur eine Rolle, ohne daß man zu völliger Klarheit gekommen wäre, was bei tinktoriellen Unterscheidungen nicht zu verwundern ist. Da es feststeht, daß die Substanzen wenigstens zum Teil Chromatin darstellen, bei vielen Autoren sogar nur von Chromatin die Rede ist, so können wir uns für unsere Zwecke hiermit begnügen. Diese Nebenkerne nun dienen zur Bildung der Zymogene, verschwinden dem entsprechend mit dem Auftreten dieser. Dies wurde denn vor allem von PLATNER (1886, 1889) für zahlreiche Objekte demonstriert; dieser Forscher läßt die Nebenkerne direkt durch eine Art von Knospung aus dem Kern entstehen, was sich später als falsch erwies, faßt sie als ein Produkt zu eliminierenden überschüssigen Chromatins auf. Während EBERTH u. MÜLLER (1892) den Nebenkernen („paranuclei“) cytoplasmatischen Ursprung zuschreiben, glaubt LAGUESSE (1899) sie aus einer Art von ungleichen — wir würden jetzt heteropolen sagen — Kernteilung hervorgehen zu sehen und nimmt an, daß sie eine trophische Substanz sind, die der Kern dem Plasma liefert (une sorte d'apport nutritif du noyau au protoplasma), wo sie zugrunde geht. Besonders deutlich werden schließlich die morphologischen Veränderungen im Cytoplasma während der Drüsenfunktion von MATHEWS (1899) und MONTGOMERY (1899) geschildert, während GARNIER (1897, 1900) und BOUIN (1898, 1899) in ihrer Ergastoplasmalehre die gewonnenen Resultate bereits zu verallgemeinern suchten. Nach MATHEWS ist das Cytoplasma funktionierender Pankreas- und Leberzellen erfüllt von feinen Fädchen, die oft auch mit Mikrosomen besetzt sind. Sie färben sich chromatisch, bestehen wahrscheinlich aus einem Nucleoalbumin und sind direkt vom Chromatin des Kerns abzuleiten. Sie liegen besonders reichlich in der Nähe des Kerns und stehen mit dessen peripherem Chromatin in direkter

Verbindung. In Fig. E habe ich einige Abbildungen von MATHEWS wiedergegeben, die in 2 diese Fäden in den Pankreaszellen von *Necturus*, in 3 aus den Leberzellen vom Frosch zeigen. Bisweilen winden sich diese Fäden spiralig zusammen, und so entstehen die Nebenkerne der Drüsenzellen (Fig. E, 1). Macht die Zelle eine

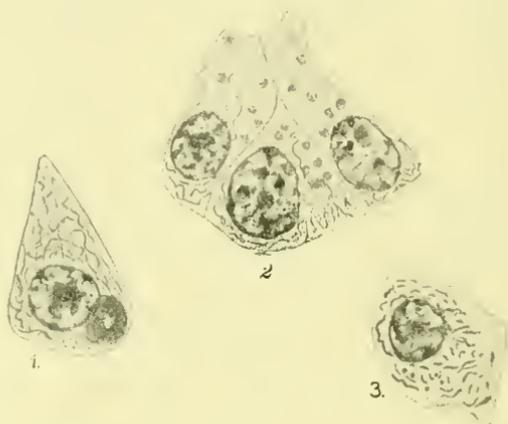


Fig. E.

lange Ruheperiode durch, so schwinden die Fäden vollständig. Aber auch wenn die Ausarbeitung des Secretmaterials — MATHEWS nennt dies Hylogenesis — beginnt, verschwinden die Fäden; aus ihnen sollen sich direkt die Zymogenkörner bilden. Nehmen wir hierzu noch die Resultate von GARNIER und BOUIN, die letztere auf botanischem Gebiet, das Auftreten gefärbter Fäden. SOLGER'S Basalfilamente (1896), entsprechend der Zellfunktion nachwiesen und diese besondern Bildungen als ein Chromatin des Cytoplasmas, ein protoplasma supérieur oder Ergastoplasma bezeichnen, so gelangen wir zur Überzeugung des allgemeinen Vorhandenseins derartiger Bildungen in funktionierenden Drüsenzellen. Die hierauf basierende Ergastoplasmalehre, besonders von PRENANT (1899) präcisirt, wollen wir als die wichtigste Verallgemeinerung auf unserm Gebiet dann später gesondert besprechen.

b) Die Mitochondria und Verwandtes.

Als den ergastoplasmatischen Bildungen der Drüsenzellen nahe verwandt und mit diesen auch oft verglichen ist BENDA'S Mitochondria zu besprechen. Mit diesem Namen belegte BENDA (1898) durch besondere Methoden von andern Einschlüssen des Zelleibes

zu trennende Körnchen, die er vor allem in den Samenbildungszellen gefunden hatte (1897), die, wie er nachwies, bei dem Aufbau

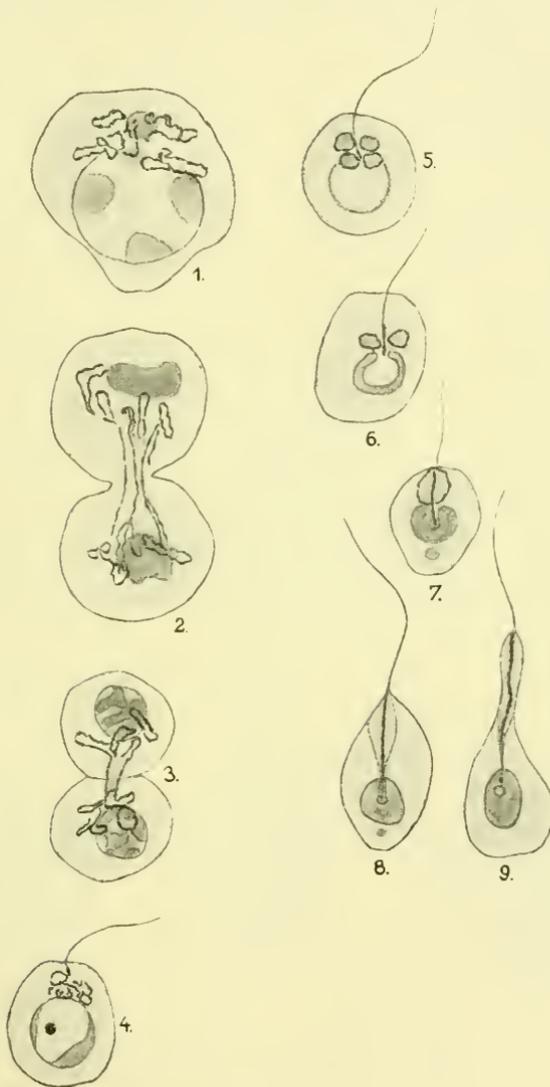


Fig. F.

der Spermie deren Spiralfaden bilden. Er fand diese Körnchen dann in den verschiedenartigsten Zellen wieder, Flimmerzellen, Drüsenepithelzellen, Muskelzellen, Eizellen, und kam so zum Schlusse,

daß sie ein wichtiges Zellorgan darstellen. Gewöhnlich bleiben die Mitochondrien nicht isoliert, sondern legen sich zu körnigen Fäden, den Chondromiten, aneinander, die auch als ziemlich derbe Fasern mit schwachen Varicositäten erscheinen können (bei *Blaps*, BENDA 1903). Besonders schön vermochte MEVES (1900, 1902) das Schicksal der Chondromiten in der Spermatogenese festzustellen und zwar ohne spezifische Methoden, was mir nicht unwesentlich erscheint. Hier (1900) ist auch die gesamte Literatur über den Gegenstand zusammengestellt; wegen der Literatur s. auch M. HEIDENHAIN (1900), BENDA (1903). Wir wollen uns an die vorzügliche Darstellung halten, die MEVES (1900) für die haarförmigen Spermatozoen von *Paludina* gab; in durchaus ähnlicher Weise verhält sich die Mitochondria auch bei andern untersuchten Objekten; die Literatur darüber findet man bei KORSCHOLT u. HEIDER (1902), WALDEYER (1901—1903), MEVES (1902). In den Spermatozyten von *Paludina* liegen an dem einen Kernpole in der Umgebung des Idiozoms mit Eisenhämatoxylin stark gefärbte körnige Fäden (Fig. F 1). Während der Reifungsteilungen bleiben sie erhalten und liegen wie ein Mantel der Spindel außen auf (2, 3). Oft findet man Doppelfäden ohne daß aber eine besonders regelmäßige Verteilung auf die beiden Tochterzellen festzustellen wäre. In den jungen Spermatischen umgeben sie dann als dichtes Häufchen den Ursprung des Schwanzfadens (4). Nunmehr beginnen sie sich in 4 Bläschen umzuwandeln (5), die allmählich zu einem einheitlichen Körper zusammenfließen (6, 7), der den Ursprung des Schwanzes umfaßt und weiterhin (8, 9) in den Aufbau des Mittelstücks eingeht. Dieser Körper, der Mitochondrien-Körper, ist aber nichts anderes als der von LA VALETTE (1867) zuerst beobachtete und von BÜTSCHLI (1871) genauer untersuchte und so benannte „Nebenkern“. Nach diesen Befunden wie denen an andern Objekten ist MEVES durchaus zuzustimmen, daß Mitochondrienkörper und Nebenkern ein und dasselbe sind, daß somit den Mitochondrien eine bedeutende Rolle in dem Aufbau der Spermien zukommt. Über ihre Funktion hat sich in positivem Sinne nur BENDA ausgesprochen, der sie für spezifisch motorische Organe hält und dies auch mit den Befunden an Wimper- und Muskelzellen begründet. MEVES widersprach dem, ob mit Recht, werden wir weiterhin sehen, wenn wir die Mitochondria mit unserm Chromidialapparat zu vergleichen haben werden. Besonders interessant erscheint mir noch, daß BENDA eine Teilnahme der Mitochondrien der Spermie an der Befruchtung fordert; es konnte bis-

her noch nichts Derartiges nachgewiesen werden, aber wir werden weiterhin sehen, daß besonders bei Heranziehung der neusten Protozoenforschungen BENDA's Postulat eine weitgehende Berechtigung hat.

Auch in den Ureizellen von *Ascaris* kommen zu Beginn der Dotterbildung Strukturelemente vor, die als echte Mitochondrien zu bezeichnen sind. In Fig. 42 habe ich eine Abbildung davon gegeben, die einem Querschnitt durch eine 180 μ dicke Eiröhre entstammt. Man sieht die Mitochondrien in der Nähe des Kerns als feine intensiv gefärbte (Hämatoxylin-chromsaurer Kali) Körnerfäden, die zu Netzen anastomosieren, oft auch dicht an die Kernmembran herantreten, mit der sie in direkter Verbindung zu stehen scheinen.

Als den Chondromiten vergleichbare Differenzierungen im Cytoplasma sind die sog. Pseudochromosomen, Centrankapseln

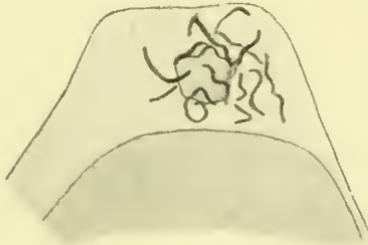


Fig. G.

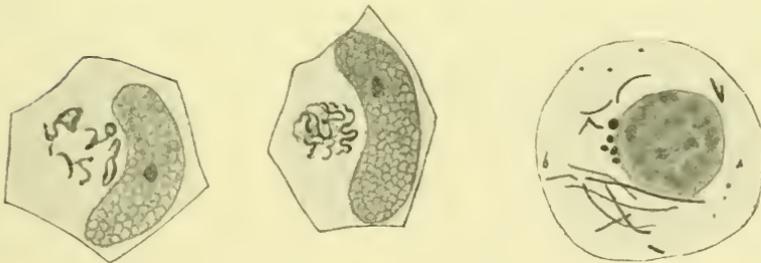


Fig. H.

Fig. J.

(Centrophormien und Archoplasmaschleifen) zu besprechen. Von HERMANN (1891) wurden zuerst aus den Spermatocyten von *Proteus* gewundene Fäden beschrieben, die er als Archoplasmaschleifen bezeichnet. Sie wurden dann von METZNER (1894) und HERMANN (1897) genauer studiert und neuerdings von M. HEIDENHAIN (1900) eingehend besprochen, woselbst auch die genaue Literatur

zu finden ist. Dieser Autor findet in den Spermatocyten von *Proteus* mit Eisenhämatoxylin stark gefärbte gewundene Fäden, die er wegen ihrer Ähnlichkeit mit Chromosomen als Pseudochromosomen bezeichnet. Besonders dicht häufen sie sich um die Sphäre an (Fig. G), um die sie durch Verkittung eine vollständige Kapsel bilden können. HEIDENHAIN vergleicht diese Gebilde mit Recht, wie ich glaube — trotz BENDA's Einspruch — mit den Chondromiten. Andererseits stellt er sie aber auch mit den Centrophormien zusammen, die BALLOWITZ (1900) aus den Epithelzellen der DESCOMET'schen Membran beschrieb (Fig. H) und als merkwürdige Form ruhender Sphären deutete. Auch in jungen Knorpelzellen beschreibt er Pseudochromosomen, die späterhin wieder verschwinden (Fig. J) und vergleicht auch die ergastoplasmatischen Bildungen der Darmepithelzellen hiermit. Seitdem sind die Pseudochromosomen an den verschiedensten Objekten festgestellt worden von WINIWARTER (1900), VAN DER STRICHT (1902), ANCEL (1903), FOLKE HENSCHEN (1903). VAN DER STRICHT fand die intensiver als Chromatin tingierbaren Fadenknäuel in den jungen Fledermaus-Oocyten. Sie verteilen sich in der Zelle und können schließlich nicht mehr gefärbt werden. Dieser Forscher ist überzeugt, daß sie in der Dotterbildung aufgehen, ohne es aber direkt beobachten zu können. Er findet sie des weitern auch in den Furchungszellen von *Pristiurus* auf dem Stadium der Discoblastula; bei der Mitose verhalten sie sich hier wie die Chondromiten in den Samenzellen. Auch VAN DER STRICHT kommt auf Grund seiner Beobachtungen zu der Überzeugung, daß Pseudochromosomen, Chondromiten, Centrophormien, Ergastoplasma ein und dasselbe sind.

Über die Entstehung aller dieser Bildungen liegen leider keine Angaben vor; stillschweigend wird meist ein cytoplasmatischer Ursprung angenommen. Nur FOLKE HENSCHEN (1903) ist überzeugt, daß sie aus dem Chromatin des Kerns stammen.

In neuester Zeit sind von ROHDE (1904) merkwürdige Ansichten über die oben besprochenen Bildungen ausgesprochen worden. Dieser Autor glaubt sie in Ganglienzellen gefunden zu haben und nimmt an, daß sie einen vollständigen Entwicklungszyklus durchmachen. Sie zerfallen in der Zelle, die Teilchen wandern aus, restituieren sich wieder außerhalb der Zelle und wandern wieder ein. Daraus wird geschlossen, daß die Mitochondrien etc. Parasiten sind oder aber, daß sie selbständige Einheiten innerhalb der Zelle sind, die ihren eignen Entwicklungszyklus durchlaufen. Aus den Abbildungen dieser Untersuchung scheint mir mit Sicherheit hervorzugehen, daß

ROHDE groben Irrtümern zum Opfer gefallen ist, teilweise Sublimat- und Myelinniederschläge gesehen hat, so daß seine merkwürdigen Schlüsse uns nicht weiter aufzuregen brauchen.

Ich hatte selbst Gelegenheit, die Pseudochromosomen mit meinen Chromidialsträngen von *Ascaris* vergleichen zu können durch die Güte des Herrn Kollegen Dr. THON, der mir freundlichst Präparate einer von BRAUER auf den Seychellen gesammelten Acaride¹⁾ *Holothyrus* sp. überließ, in deren Eiern auf gewissen Stadien prachtvolle Pseudochromosomen sichtbar waren. Ich habe einen solchen mit Eisen-hämatoxylin-Congorot gefärbten Schnitt, der den Kern nicht enthält, in Fig. 41 abgebildet. In dem Plasma zerstreut finden sich die großen gewundenen Schleifen, die, ebenso wie das Chromatin des Kerns, das Congorot angenommen haben. Einzelne Schleifen sind zu dichten Knäueln aufgewunden, wie Fig. 44b bei stärkerer Vergrößerung zeigt; auch zeigen sie die gleiche vacuolisierte Struktur (Fig. 44a), die ich für die Chromidialstränge oben beschrieb. Nach Einleitung der Dotterbildung verschwinden die Fäden wieder.

Anschließend an den Nebenkern oder Mitochondrienkörper der Samenzellen wäre der Dotterkern der Eizellen zu besprechen. Es ist bekannt, welch verschiedenartige Dinge unter diesem von CARUS (1850) eingeführten Namen beschrieben wurden. Wegen der umfangreichen Literatur sehe man die bekannten Lehrbücher von HENNEGUY (1896), WILSON (1900), KORSCHULT u. HEIDER (1902) sowie das Referat von LUBOSCH (1902) ein. Für uns kommen hier nur die echten Dotterkerne in Betracht, die nachweislich keine Beziehungen zu Sphären oder dergl. haben. Die vorliegenden Untersuchungen zeigen vor allen Dingen Beziehungen dieser Bildungen zum Zellkern. Die Dotterkernsubstanz entsteht immer dicht dem Kern anliegend. Es sind Fälle beschrieben, z. B. von BLOCHMANN (1884), in denen die Dotterkerne ihren Ursprung direkt aus Knospen des Kerns nehmen. Andere Autoren, wie CALKINS (1895) für *Lumbricus*, lassen den Dotterkern direkt aus dem Chromatin des Kerns hervorgehen, während wieder andere, wie CRAMPTON (1899) oder VAN BAMBEKE (1893), sich mit mehr indirekten Beziehungen zum Kern begnügen. Stets zeigt der echte Dotterkern Beziehungen zur Dotterbildung. Für uns ist es dabei gleichgültig, ob er direkt in die Bildung des Dottermaterials eingeht oder dieser gewissermaßen nur vorsteht;

1) Nicht *Ascaride*, wie es der Setzer in meiner vorläufigen Mitteilung wollte.

tatsächlich entsteht und verschwindet er in dieser angestregten Funktionsperiode. Vergleichen wir hiermit das oben über die Pseudochromosomen des Fledermauseies Gesagte sowie mit meinen kurzen Angaben über das Ei von *Holothyrus*, nehmen wir hinzu, daß bei andern dotterbildenden Eiern ähnliche Bildungen in Form von Mitochondrien auftreten, so unterliegt die Gleichwertigkeit all dieser Bildungen keinem Zweifel. Natürlich sind als Dotterkern beschriebene Sphären auszuschalten, denen ja richtige Pseudochromosomen aufliegen können (VAN DER STRICHT [1902], v. WINIWARTER [1900]), ebenso auch die konzentrisch geschichteten Kugeln des Spinneneies, die mit HAECKER (1890) wohl als Stoffwechselprodukte aufzufassen sind. Nach diesem allen liegt auch der Vergleich mit dem Nebenkern der Spermatischen nahe, wie ihm z. B. KORSCHULT u. HEIDER (1902) andeuten. Ich gebe beistehend die Abbildung eines sich teilenden Mitochondrienkörpers von *Pygaera bucephala* nach MEVES

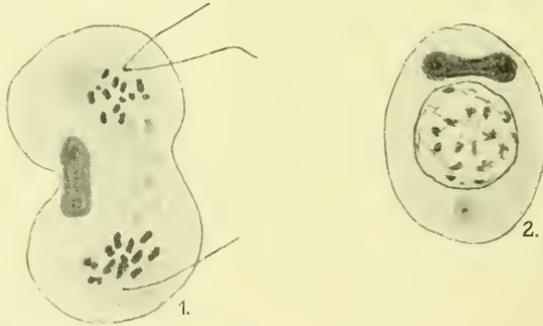


Fig. K.

(1902) (Fig. K 1) und eines sich teilenden Dotterkerns von *Zoogonus mirus* (Original) (Fig. K 2) wieder, die die bedeutende morphologische Ähnlichkeit beider Bildungen zeigen.

c) Trophospongium und Apparato reticolare.

Seit einer Reihe von Jahren ist vor allen Dingen durch HOLMGREN (1900, 1901, 1902) die Aufmerksamkeit auf Struktureigentümlichkeiten nervöser Zellen gelenkt worden, die dieser Autor unter dem Begriff Trophospongium zusammenfaßt und von denen er nachzuweisen sucht, daß sie auch bei vielen andern Zellarten vorkommen, ein Zellorgan darstellen. Wegen der bereits ziemlich umfangreichen Literatur s. HOLMGREN (1902). Es handelt sich um Kanälchen, die im Innern der Ganglienzellen ein Netz bilden, das besonders dicht um den

Kern entfaltet ist. Nach HOLMGREN entstehen diese Kanälchen durch Verflüssigung von Fortsätzen extracellulärer Kapselzellen, die in das Zellplasma eindringen. Diese ursprünglich nur auf Ganglienzellen bezogenen Befunde wurden dann vor allem auch von HOLMGREN auf zahlreiche andere Zellarten übertragen, auf Pankreaszellen, Darmepithelien, Nebenhoden- und Nebennierenepithelien, Leberzellen (BROWICZ 1902), Ovocyten (HOLMGREN 1900), Riesenzellen des Knochenmarks (RETZIUS 1901), Luteinzellen (CRESI 1903). In den angeführten Drüsenepithelzellen liegen Fadenknäuel oder Netze, die sich intensiv tingieren, zwischen Kern und Lumen. HOLMGREN glaubt nachweisen zu können, daß auch diese Knäuel von außen in die Zellen eindringen als Fortsätze besonderer Zellen, und identifiziert sie daher mit seinen Trophospongien.

Ich bin überzeugt, daß HOLMGREN's Trophospongiumbegriff in der Ausdehnung, die ihm dieser Autor gab, nicht zu halten ist, daß ganz heterogene Dinge hier zusammengeworfen werden. Zunächst sind für uns die Ganglienzellen auszuschalten, für die allein der Begriff des Trophospongiums zutrifft. Allerdings sind es auch hier wieder zwei verschiedenartige Dinge, die voneinander zu trennen sind, einmal die gliösen Fortsätze der Kapselzellen, denen ich eine mechanische Bedeutung zuschreibe (GOLDSCHMIDT 1904 a), sodann das echte Saftkanälchensystem oder Trophospongium im engeren Sinne, das wohl lymphatischer Natur ist (PEWSNER-NEUFELD 1903). Das aus andern Körperzellen, besonders den Drüsenepithelien, beschriebene hat aber, mit wenigen Ausnahmen vielleicht, nichts mit Trophospongien zu tun. Es liegt vielmehr das gleiche vor, was ich hier als Chromidialapparat beschrieben habe. Auch HOLMGREN gibt ja an, daß sich diese Netze intensiver färben als die Kerne; darauf möchte ich allerdings weniger Gewicht legen, da bei solchen Dingen, die sich mit der Funktion fortgesetzt chemisch verändern, Farbreaktionen nichts beweisen. Sodann ist aus HOLMGREN's Mitteilungen nicht so sicher zu entnehmen, wie er selbst meint, daß die Gebilde von außen in die Zelle eindringen. Autoren wie KOPSCH (1902) und FUCHS (1902) haben davon nichts gesehen. Dagegen macht KOPSCH die, wie mir scheint, richtige Angabe, daß die mit Osmium geschwärzten Fäden aus Reihen von Körnchen zu bestehen scheinen, und FUCHS stellt fest, daß die Struktur mit der Funktion sich ändert. Vergleichen wir nun ein solches Bild von HOLMGREN (1903) Fig. L vom Nebenhoden der weißen Maus mit meinen Figg. 33, 35, 37 von *Ascaris*, so fällt wohl leicht die völlige Identität in die Augen. Hier

bei *Ascaris* eben ist ein Eindringen von andern Zellen her unmöglich, da die eines peritonealen Überzugs entbehrende Darmschleimhaut nur aus einer Schicht von gleichmäßigen Cylinderepithelzellen besteht. Dagegen waren hier die funktionellen Beziehungen der Einrichtung nachzuweisen, und so scheint es mir denn keinem Zweifel zu unterliegen, daß die sog. Trophospongien der verschiedenen Drüsenepithelzellen dem Begriff des Chromidialapparats einzuordnen sind. Das verschiedenartige Aussehen rührt teils von verschiedenen Funktionszuständen her, teils ist es durch die Verschiedenheit der Zellarten bedingt. Das Eindringen von außen her aber kann leicht durch die oft oberflächliche Lage der Fäden, wie sie oben geschildert wurde, vorgetäuscht werden.

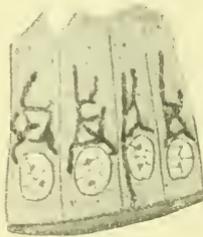


Fig. L.

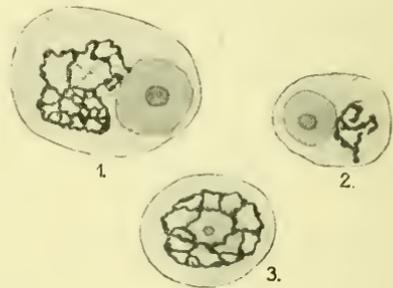


Fig. M.

HOLMGREN, der seinem Trophospongium eine möglichst große Verbreitung nachzuweisen bestrebt ist, glaubt damit auch den apparatuso reticolare GOLGI's identifizieren zu müssen. Im Jahre 1898 beschrieb C. GOLGI ein merkwürdiges Netz, das er durch Chromsilberimprägnation in den Ganglienzellen darstellte. Es handelt sich um ein Netz aus mehr oder minder starken Fäden, das eine Zone um den Kern der Zelle einnimmt. Es zeigt sich verschiedenartig gebaut je nach dem Alter des Tieres (GOLGI 1899), und bisweilen ist die Struktur in allen Zellen eines Ganglions nachzuweisen. In Fig. M sind einige solche Zellen nach GOLGI (1899) wiedergegeben. In der Zelle 1 ist zu erkennen, daß einzelne Fäden mit einer Verdickung sich am Kern ansetzen. Über die Bedeutung dieser Struktur sprach sich GOLGI nicht aus. HOLMGREN nimmt nun an, daß das Chromsilber in bekannter Weise seine Kanälchen dargestellt habe, die seinen Trophospongien entsprechen. Es ist nun aber weder von GOLGI und seinen Schülern noch von KOPSCH, der die Netze mit Osmiumsäure darstellen konnte, eine Verbindung mit der Außenwelt

gesehen worden, so daß vor der Hand kein Grund vorliegt. HOLMGREN zuzustimmen. Seitdem ist der gleiche Apparat von Schülern GOLGI's in verschiedenen andern Zellarten gefunden worden. von NEGRI (1899) und PENSA (1899, 1901) in Drüsenzellen von Pankreas, Parotis und Thyreoidea, in Nebenhoden und Knorpelzellen, von KOPSCH (1902) in Speicheldrüsen. Daß diese Netze dasselbe sind wie die in denselben Zellarten mit andern Methoden dargestellten sog. Trophospongien, ist HOLMGREN durchaus zuzugeben; es gilt aber dafür das oben Gesagte, es sind eben beides keine Trophospongien. Neuerdings stellte MARENGHI (1903) mittels der Chromsilbermethode den Apparat in den Zellen der Haut von *Ammocoetes* dar und konnte die für die Auffassung dieser Einrichtung wichtige Tatsache feststellen, daß der Apparat sich je nach dem Funktionszustand der Zelle verschieden verhält. Da er am schwächsten ausgebildet ist, wenn am meisten Secret vorhanden ist, so glaubt MARENGHI nicht, daß er mit der Secretbildung zu tun habe; natürlich ist der entgegengesetzte Schluß der richtige.

Besonders interessant ist für uns, daß der Apparato reticolare von VERATTI (1902) auch an quergestreiften Muskelfasern dargestellt wurde. Er zeigt sich hier als ein kompliziertes Netzwerk, das die kontraktile Teile in mannigfacher Art einhüllt. Besonders interessant erscheint mir der Befund bei Larven von *Gastrophilus equi*. „Nell' ammasso di sarcoplasma che circonda il nucleo si ha un elegantissimo reticolo a maglie tondeggianti, che avvolge il nucleo ed e continuo coi filamenti decorrenti nelle trabecole etc.“ In Fig. N ist eine solche Abbildung von VERATTI wiedergegeben, die besonders die Anordnung des Netzes um den Kern zeigt. Ich habe selbst solche Bilder sehr schön in den quergestreiften Muskeln der Salpen gesehen. Das grobe Netz von stark tingierbaren Fäden wurde schon von FOL (1896) beobachtet und scheint auf den ersten Blick die Grundstruktur des das Centrum der Muskelfasern einnehmenden reichlichen Sarkoplasmas zu sein (Fig. O). Bei genauem Studium von Schnitten ist aber deutlich zwischen den Maschen die wabige Grundsubstanz mit eingelagerten Stoffwechselprodukten zu erkennen, der dann erst das Netzwerk eingelagert ist.

An den Apparato reticolare lassen sich die Befunde von FÜRST (1902) an Ganglienzellen des Lachses anschließen. Dieser fand in jungen Ganglienzellen stark färbbare Ringe im Plasma (Fig. P, 1), die er mit Mitochondrien vergleicht. In erwachsenen Zellen trifft man seltener die Ringe an, häufig dagegen verschlungene Fäden, die

dichte Knäuel bilden können (Fig. P, 2). FÜRST zweifelt nicht an ihrer Identität mit Chondromiten einerseits, Apparato reticolare, Centrophormien, Trophospongien andererseits. Eine Deutung der Befunde vermag er nicht zu geben.

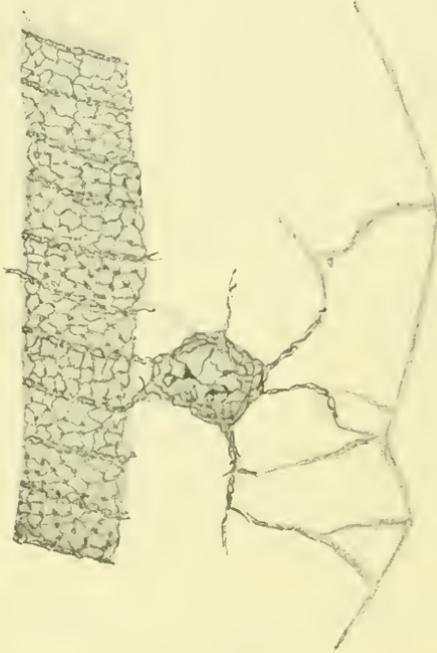


Fig. N.

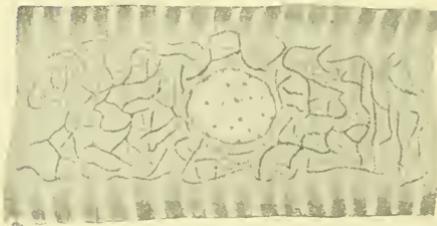


Fig. O.

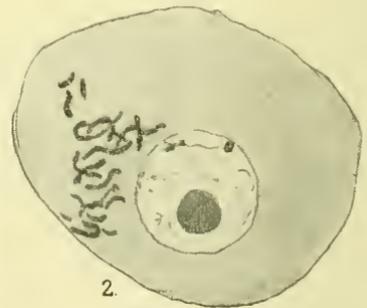
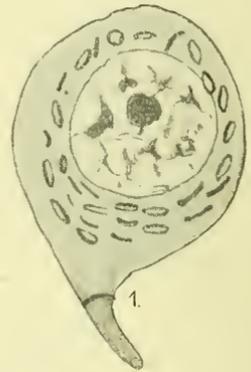


Fig. P.

Vielleicht gehören hierher auch die LANGERHANS'schen Netze der LEYDIG'schen Zellen der Amphibienhaut, über deren Bedeutung noch nichts Näheres bekannt ist. HERRICK u. COGHILL (1898) halten sie für nervös, scheinbar auch K. C. SCHNEIDER (1902), dem aber von SCHUBERG (1903) entschieden widersprochen wird. Der netz-

artige Bau, die starke Färbbarkeit mit Eisenhämatoxylin, das Auftreten in stark secernierenden Zellen machen es mir nicht unwahrscheinlich, daß sie auch in die Reihe der hier besprochenen Bildungen gehören.

Ohne Zweifel gehören noch manche vereinzelte Angaben hierher, die in verschiedenen Zellarten besondere Fäden oder Netze beschreiben. so SALENSKY (1903) von amöboiden Nährzellen in den Ovarien der Appendicularien und VON WARREN (1903) in den Zellen der Harnblase von *Distomum cirrigerum*.

d) Die Ergastoplasmalehre.

Wie bereits in den voraufgehenden Abschnitten verschiedentlich angedeutet, hat es nicht an Versuchen gefehlt, die besprochenen Tatsachen über Differenzierungen im Cytoplasma miteinander zu vergleichen, dem allerdings ebenso viele Bestrebungen gegenüberstehen, die einzelnen Befunde als etwas Spezifisches abzusondern. BENDA, der seine Mitochondria für ein wichtiges Zellorgan hält, will sie aber streng von Pseudochromosomen und andern derartigen Gebilden gesondert wissen. M. HEIDENHAIN ist dagegen von der Gleichwertigkeit dieser Bildungen überzeugt und reiht ihnen auch die Centrophormien von BALLOWITZ mit Recht ein, ebenso VAN DER STRICHT, der auch den Dotterkern heranzieht. BALLOWITZ wieder (1900) stellt jetzt die Centrophormien mit GOLGI's Apparato reticolare zusammen, und FÜRST schließlich hält alle diese Dinge für gleichwertig. Auf eine breitere Basis sucht HOLMGREN in seiner Trophospongiumlehre zu gelangen, bringt aber, wie bereits besprochen, verschiedenartige Dinge zusammen, so daß auch diese Lehre auf die Ganglienzellen und vielleicht einige andere Objekte beschränkt bleiben muß, jedenfalls in der ihr gegebenen Ausdehnung nicht haltbar ist.

Der ausgiebigste Versuch, Differenzierungsstrukturen des Protoplasmas unter einheitliche Gesichtspunkte zu bringen, ist die Ergastoplasmalehre von GARNIER, M. u. P. BOUIN und PRENANT, die deshalb hier gesondert besprochen sei. Der Begriff Ergoplasma wurde zuerst von DAVIDOFF (1890) angewandt, von GARNIER und BOUIN dann als Ergastoplasma weitergeführt. Am klarsten und auch am weitgehendsten wurde die Lehre von PRENANT (1899) gefaßt, dessen eingehende kritische Darstellung auch hier zugrunde gelegt sei. Den Kern der Theorie bildet die Existenz eines Cytoplasmas von höherer Wertigkeit, das sich vom gewöhnlichen Cytoplasma

unterscheidet und als Archoplasma, Kinoplasma, Ergastoplasma bezeichnet wurde. Vom gewöhnlichen Cytoplasma unterscheidet es sich vor allen Dingen dadurch, daß es aus einer chromatischen Substanz besteht, die von dem Kernchromatin abweicht, aus einem Cytochromatin. „On pourra qualifier de substance archoplasmique, kinoplasmique ou ergastoplasmique toute substance du cytoplasme, qui naîtra par différenciation de ce cytoplasme, conservant avec lui, au début de son évolution du moins, des rapports de continuité; qui s'en distinguera par une chromasie spéciale et par une figure particulière, par exemple filamenteuse; qui jouera un rôle prépondérant dans les actes divers de la vie cellulaire, par exemple dans la division de la cellule et dans l'élaboration de produits cellulaires variés; dont la destinée enfin sera de disparaître, ce rôle accompli, en laissant souvent un résidu sans importance fonctionnelle.“ Besonders häufig tritt dieses „protoplasme supérieur“ in Form von Cytomikrosomen und Fäden auf und stellt ein konstantes, wenn auch nicht permanentes, Zellorgan dar.

Die sogenannten kinoplasmatischen Fäden der Zellteilungsstrahlungen und die ergastoplasmatischen Fäden der Spermatocyten, Oocyten und Drüsenzellen sind gleichwertig. woraus die morphologische wie funktionelle Gleichwertigkeit sich teilender und secernierender Zellen folgt. Das Kinoplasma der sich teilenden und das Ergastoplasma der secernierenden Zellen sind aber nur gleichwertig, nicht identisch. Es gibt vielmehr so viele verwandte, aber doch voneinander verschiedene Arten von „protoplasme supérieur“, wie es analoge, aber verschiedene Äußerungen der Zelltätigkeit gibt.

Spermatocyten wie Oocyten, die in ihrer Wachstumsperiode als secernierende Elemente betrachtet werden, besitzen zu dieser Zeit ein besonderes ergastoplasmatisches Organ, Nebenkern, Sphäre, Archoplasma, Idiozom, Dotterkern. In Muskel- und Nervenzellen entsprechen dem die Myo- und Neurofibrillen. Den höchsten Tätigkeitszustand des Archoplasmas, Kinoplasmas, Ergastoplasmas stellt die Gegenwart eines besondern chromatischen Körperchens, des Centralkörpers, innerhalb der archoplasmatischen Masse, im Centrum der kinoplasmatischen Figur, in der Mitte des ergastoplasmatischen Organs dar. „Le corpuscule central peut être considéré comme le produit quintessentiel de ces substances.“

Es scheint mir die Ergastoplasmalehre aus zwei verschiedenwertigen Teilen zu bestehen. Einmal liegt ihr die Überzeugung zugrunde, daß in secernierenden und andern funktionstätigen Zellen

eine morphologisch gesonderte Substanz, die dem Chromatin nahe steht, im Plasma vorhanden ist, die bei der Zelltätigkeit eine wichtige Rolle spielt. Dieser Teil der Lehre scheint mir nicht anfechtbar und wird auch meinen weiterhin zu entwickelnden Ansichten zu Grunde liegen. Dagegen scheint mir, wie auch Andern, die Ausdehnung auf Archoplasma wie Kinoplasma unberechtigt zu sein. Ob der Begriff des Archoplasmas in der Zellenlehre überhaupt noch zu halten ist, erscheint sehr zweifelhaft, wenigstens wenn damit mehr als eine bloß topographische Anschauung verbunden sein soll. Aber selbst auch das Archoplasma im ursprünglichen Sinne BOVERI'S (1888) hat mit den ergastoplasmatischen Bildungen nichts gemein. Das Kinoplasma STRASBURGER'S aber, das sich in der Lehre von der tierischen Zelle nie recht eingebürgert hat, ist, wenigstens hier, bei dem stets fortschreitenden Siegeslauf der dynamischen Zellteilungslehre durchaus belanglos. Vollends die Ausdehnung auf die Myofibrillen — die Neurofibrillen lasse ich zunächst beiseite — also ein Zellprodukt, ist ja ganz und gar nicht angängig. Soll also das Ergastoplasma nicht nur ein bloßer Sammelbegriff für alles in der Zelle befindliche außer Kern und Cytoplasma sein, wogegen ja nichts einzuwenden wäre, als daß ein solcher Begriff überflüssig ist, so ist es einzig und allein auf die funktionellen Differenzierungsstrukturen zu beschränken, die wir jetzt als Chromidialapparat besprechen wollen.

e) Vergleich mit den Befunden bei *Ascaris*.

Was läßt sich nun von all den beschriebenen Zelldifferenzierungen mit unsern Befunden bei *Ascaris* vergleichen? Wir haben gesehen, daß alle stark funktionierenden Zellarten des *Ascaris*-Körpers mit Ausnahme der Ganglienzellen Differenzierungsstrukturen aufweisen können, die als der Ausdruck einer bestimmten Gesetzlichkeit erscheinen. In bestimmter Beziehung zum Funktionszustand der Zelle treten im Cytoplasma stark chromatische Fäden auf, die durch Anordnung und Struktur von andern Gebilden leicht zu trennen sind. Sie stehen in direkter Beziehung zum Zellkern, besonders dessen Chromatin, und es konnte wahrscheinlich gemacht werden, daß sie aus dem Kerne entstammenden Chromatinteilen hervorgehen. Sie verbrauchen sich mit der Zellfunktion, wie vor allem experimentell nachgewiesen werden konnte. Die Gesamtheit dieser im Cytoplasma liegenden Gebilde haben wir als Chromidialapparat bezeichnet.

Suchen wir demgegenüber nunmehr das Gemeinsame festzu-

stellen, was den eben besprochenen Strukturen der verschiedensten Zellarten zukommt, um zu erkennen, wieweit ein Vergleich möglich ist. Da ist denn vor allen Dingen hervorzuheben, daß alle die Mitochondrien, Pseudochromosomen usw. nur aus funktionstätigen Zellen beschrieben wurden. Ganz klar ist dies ja bei den Basalfilamenten, dem Ergastoplasma der secernierenden Zellen, wo die Beziehung zu der Zellfunktion auf der Hand liegt und ja auch der Verallgemeinerung in der Ergastoplasmalehre zugrunde liegt. Nicht anders ist es mit den Mitochondrien und Chondromiten, die auch nur aus funktionstätigen Zellen beschrieben wurden. Gerade die Samenzellen sind in hohem Maße hierher zu rechnen und werden für unsere weiteren Betrachtungen besonders interessant sein, da sie eine lebhafte Tätigkeit entwickeln, obwohl der kondensierte Vererbungskern für die eigentlichen Zellfunktionen ausgeschaltet ist. In BENDA'S Annahme der motorischen Funktion der Mitochondrien ist dies auch ausgesprochen. Die Pseudochromosomen und echten Dotterkerne der Eizelle lassen ebenfalls die Funktionsbeziehungen deutlich erkennen, zweifelt doch wohl niemand an ihrer Bedeutung für die Dotterbildung. Weiterhin sind sie ja besonders auch aus Knorpelzellen bekannt, aber auch hier nur aus jungen Zellen, die eben in lebhafter Knorpelbildung begriffen sind. Wenig deutlich sind vielleicht die Beziehungen zur Funktion bei BALLOWITZ' Centrophormien; dieser Forscher weist selbst darauf hin, daß die Zellen der DESCOMET'schen Membran wohl nur die *Elastica posterior* bilden und regenerieren, nach LEBER aber nichts mit der Ausscheidung des Kammerwassers zu tun haben. Dagegen ist wieder bei Trophospongien, d. h. den so bezeichneten Bildungen, die sicher nichts mit Trophospongien zu tun haben, wie oben erörtert wurde, die Beziehung zur Zellfunktion klar, wie von FUCHS z. B. dargelegt wurde. Das gleiche gilt schließlich auch für den am wenigsten in seiner Bedeutung erkannten Apparato reticolare GOLGI'S. Auch er ist nur aus funktionstätigen Zellen beschrieben worden, und neuerdings ist von MARENGHI ja auch direkt auf Beziehungen zur Funktion hingewiesen worden.

Stimmen alle diese Strukturen durch ihre Beziehungen zur Zellfunktion untereinander wie mit dem Chromidialapparat von *Ascaris* überein, weiterhin aber auch darin, daß die Struktur sich mit der Funktion ändern kann, daß sie neugebildet werden und wieder verschwinden kann, so liegt noch weiteres Gemeinsame in den Beziehungen all dieser Dinge zum Kern und dessen Chromatin.

Wir haben gesehen, daß die ergastoplasmatischen Bildungen direkt aus dem Kernchromatin hervorgehen sollen; für Pseudochromosomen und ähnliches liegen gleichlautende Angaben von MONTGOMERY vor. Von den Mitochondrien ist allerdings nichts derartiges bekannt, ich bezweifle aber nicht, daß dies festgestellt werden wird. Vom Dotterkern haben wir gesehen, daß er sich unter Umständen sogar direkt vom Kern abschnüren soll, in andern Fällen zu dessen Chromatin Beziehungen hat. Auch die hierher zu zählenden Trophosphongien liegen dem Kern dicht an, und der Apparato reticolare umgibt immer den Kern, tritt sogar nach GOLGI selbst direkt mit ihm in Verbindung.

Daß alle diese Strukturen trotz des vielen Gemeinsamen in morphologisch so verschiedener Weise auftreten, spricht durchaus nicht gegen ihre Identifizierung. Wir haben ja gesehen, wie verschiedenartig der Chromidialapparat sich in derselben Zellart zeigen kann, wir wissen, wie in den Samenzellen aus den Mitochondrien Körner, Fäden, Balken, Kugeln usw. hervorgehen können, wie in denselben Ganglienzellen bald Ringe, bald Fadenknäuel sich bilden, wie aus einzelnen Schleifen Fadenkörbe hervorgehen und wie alle diese Dinge in kurzer Zeit während der Funktion ihr Aussehen verändern. Wir wissen ja überhaupt, wie labil das Aussehen von Zellbestandteilen ist, man denke an die Chromosomen, so daß die morphologische Verschiedenheit in keiner Weise gegen die Identität ins Feld zu führen ist.

Auch berufe man sich nicht auf das färberische Verhalten, um diese Dinge auseinanderzuhalten. Es ist nicht im geringsten zu verwundern, wenn funktionelle Strukturen sich verschiedenartig färben, da ja dafür der betr. Funktionszustand verantwortlich ist. Und die sog. spezifischen Färbungen, gern als Reaktionen bezeichnet, sind, so wertvoll sie für das spezielle Studium oft sind, als Differentialdiagnosticum nicht zu brauchen. Man erinnere sich an die spezifischen Centrosomenmethoden und so vieles andere. Was nach allen morphologischen und funktionellen Gesichtspunkten zusammengehört, kann nicht nur aus tinktoriellen Gründen getrennt werden.

Wir zweifeln also nicht, daß alle diese vielfach miteinander verglichenen Strukturen eng zusammengehören und zusammen mit unserm Chromidialapparat der Ausdruck einer bestimmten Gesetzmäßigkeit sind. Wir sind überzeugt, daß es sich um Bildungen handelt, die nicht eine Besonderheit der betreffenden Zellarten darstellen, sondern ganz allgemein in der Zellorganisation begründet sind. Wir

glauben, daß das Auftreten dieser Strukturen nur eine Art des Ausdrucks dieser allgemeinen Gesetzlichkeit der Zelle ist, und werden weiterhin zu zeigen versuchen, daß auch unsere Kenntnisse auf andern Gebieten der Zellenlehre uns zu einer einheitlichen Auffassung all dieser Erscheinungen drängen. Und damit sind wir an dem Punkt angelangt, wo wir die Ergebnisse der Protozoenforschung der letzten Jahre heranziehen müssen, um von hier aus neue Einblicke in die Organisation der Zelle zu gewinnen.

f) Der Chromidialapparat der Protozoen.

R. HERTWIG (1899) fand bei *Actinosphaerium eichhorni* das Plasma von zahlreichen, oft in Strängen gelagerten chromatischen Körperchen durchsetzt, deren er im Jahre 1902 den Namen Chromidien gab. Sie nehmen bei übermäßiger Fütterung wie auch bei intensivem Hunger an Masse zu. Ihre Entstehung nehmen sie aus dem Chromatin der Kerne, was dadurch besonders bewiesen wird, daß diese sich unter gewissen Umständen ganz in Chromidien auflösen können. Nach neuen Untersuchungen desselben Forschers (1904) finden sie sich auch normalerweise immer und scheinen aus Chromatin und Nukleolarsubstanz zu bestehen. HERTWIG vergleicht sie mit den Chromatinpartikeln, die aus den Kernen von Metazooneizellen auswandern können, und spricht ihnen eine große Bedeutung im Zellenleben zu. An diese Strukturen schließt er nun eine Einrichtung an, die sich bei beschalteten Rhizopoden findet; im Plasma findet sich hier außer den Kernen ein chromatisches Netz, das er als Chromidialnetz bezeichnet. Aus diesem können sich unter Umständen Kerne neu bilden, was er an *Arcella* (1899 b) bewiesen hatte. Diesen Vorgang der Kernneubildung aus dem Chromidialnetz konnte dann SCHAUDINN (1903) für mehrere Rhizopoden nachweisen und kommt zu dem Schluß, daß diese Struktur nicht anderes ist als die verteilte Geschlechtskernsubstanz. Damit war allerdings der Begriff des Chromidiums ein doppelter geworden, je nachdem man ihn morphologisch oder physiologisch faßte. Dies betont auch neuerdings HERTWIG (1904): „Aber die physiologische Wertigkeit von Chromidien und Chromidialnetz ist nicht ganz die gleiche. Das Chromidialnetz der Thalamophoren ist nach meiner Auffassung der Hauptsitz der funktionellen Tätigkeit des Kernes; es kann daher auch der Ausgangspunkt für die Bildung neuer Kerne werden. Die Chromidien des *Actinosphaerium* dagegen scheinen mir vorwiegend überschüssige, aus dem Kern heraustretende und ohne weitere Funktion zugrunde

gehende Teile zu sein. desgleichen wohl auch die oben erwähnten Chromidien der Eizellen. Sie treten im Laufe des Stoffwechsels der Zellen auf.“ Ich glaube, daß daher auch eine vollständige Trennung der Begriffe notwendig ist. Die Durchführung gehört nicht hierher; sie erfordert aber, um den Begriff aus dem Rahmen der Protozoenforschung herauszuheben und für die gesamte Zellenlehre fruchtbar zu machen, daß wir das Chromidialnetz, soweit es Geschlechtskernsubstanz ist, ausschalten und den Begriff des Chromidiums ausschließlich auf ein somatisches Chromatin beschränken, das aus dem Kern stammend im Plasma sich findet und hier eine bestimmte Rolle spielt.¹⁾ Halten wir an diesem modifizierten Begriff des Chromidiums fest, so wird es sich als ein elementarer Bestandteil der Zellen erweisen und gerade durch die neuste Protozoenforschung zu einem Lichtträger für mannigfache Erscheinungen des Zellenlebens erhoben.

Die überaus merkwürdigen Ergebnisse, zu denen in neuester Zeit SCHAUDINN (1904), v. PROWAZEK (1904 a), LÉGER (1904) für Blutflagellaten und Gregarinen gekommen sind, lassen uns unter Zugrundelegung der Chromidienlehre und im Vergleich mit unzähligen unverstandenen Erscheinungen der Metazoenzelle eine allgemeine Gesetzmäßigkeit erkennen, die in allgemeinste Ausdrucksweise als die Doppelkernigkeit der tierischen Zelle zu bezeichnen wäre. Nach SCHAUDINN und v. PROWAZEK besteht der Kern eines ruhenden *Trypanosoma* oder *Herpetomonas* aus zwei ineinandergeschachtelten Kernen, die sich bei der Umbildung des Ookineten zum *Trypanosoma* voneinander trennen. Der eine wird zum Geschlechtskern, der andere zum Bewegungskern oder Blepharoplast. (Diese Bezeichnung ist wegen ihrer schwankenden Bedeutung in der Literatur besser zu vermeiden.) Jeder der Kerne hat die gleiche Chromosomenzahl, jeder wird bei den männlichen oder weiblichen Reifungsprozessen reduziert, jeder wird befruchtet. Die großen Komplikationen, die noch durch die Centrosomen und anderes bedingt werden, können wir hier übergehen, da für uns nur als Hauptresultat in Betracht kommt: die Trennung in zwei unter Umständen vereinigte Kerne, einen — wie ich mit den Terminis WEISMANN's weiterhin sagen möchte — propagatorischen und einen somatischen. Diese sind ohne weiteres mit dem Mikro- und Makronucleus der Infusorien zu vergleichen.

1) s. R. GOLDSCHMIDT, Die Chromidien der Protozoen, in: Arch. Protistenk., V. 5.

Prinzipiell das Gleiche ist auch aus den Untersuchungen LÉGER's (1904) zu schließen. Dieser fand bei *Stylorhynchus*, daß in den Cysten aus dem Kern der Gregarine während der zur Sporoblastenbildung führenden Teilungen zwei Arten von Kernen auftreten, die er als germinative und somatische bezeichnet. Erstere, die die Kerne der Geschlechtszellen liefern, vermehren sich durch regelmäßige Mitosen mit 4 schleifenförmigen Chromosomen, an deren Stelle in letztern zahlreiche kleine Chromatinbrocken treten. Diese somatischen Kerne degenerieren dann nach Ausbildung der Geschlechtsprodukte. LÉGER folgert aus diesen Feststellungen: „Ces faits qui méritent d'être comparés avec les intéressantes observations de BOVERI sur la différenciation précoce des cellules germinatives dans le développement de l'*Ascaris* (1887) nous portent à concevoir la Grégarine, au cours de la gamétogénèse, comme un organisme plus complexe, qu'on ne le pensait jusqu'ici. en quelque sorte presque un Métazoaire. puisqu'il comprendrait un soma nucléé comportant des cellules sexuelles“. In diesem Vergleich mit der Diminution von *Ascaris* liegen, wie wir sehen werden, für uns wesentliche Berührungspunkte. Es ist interessant, daß auch v. PROWAZEK (1904 b) denselben Vergleich zieht auf Grund seiner Untersuchungen an einem Flagellaten, *Bodo lacertae*, der auch zu bestimmten Zeiten seines Lebenszyklus die Trennung in zwei Kernarten aufweist.

Wenn wir nunmehr diese Tatsachen mit den Ergebnissen der Metazoencytologie vergleichen, werden wir dazu geführt, eine durchgehende Gesetzlichkeit im Bau der tierischen Zelle zu statuieren, die uns zahlreiche Tatsachen verständlich macht. Es ist erfreulich, daß SCHAUDINN von der Betrachtung der Protozoen aus zu prinzipiell gleichen Schlüssen kam, die in seiner vorläufigen Mitteilung (1903) zwar nur angedeutet sind, mir aber durch mündliche Mitteilung als in gleicher Richtung zielend bekannt sind.

SCHAUDINN sagt dort: „Die Aufgabe der weitem Forschung wird es nun sein, auch die Zellen der höhern Wesen auf das Vorhandensein dieser zwei bei gewissen Protozoen für verschiedene Zwecke ausgebildeten Kernbestandteile, der Stoffwechsel- und Geschlechtskernsubstanz zu untersuchen und ihr Verhalten zueinander festzustellen. Ich vermute, daß die Verhältnisse bei den meisten Zellen, die nur einkernig sind, ähnlich liegen werden, wie bei *Entamoeba coli* und *Actinosphaerium*, daß nämlich Geschlechts- und Stoffwechselkernsubstanz während des größten Teils des Zellenlebens in einem einzigen morphologisch differenzierten Zellkern vereinigt sind. . . .“ Wie

ich mir diese Voraussage SCHAUDINN'S erfüllt denke, sei nunmehr erörtert.

IV. Allgemeine Schlußfolgerungen.

Nachdem in dem zweiten Abschnitt dieser Arbeit gezeigt wurde, daß in den Zellen des *Ascaris*-Körpers neben dem Kern eine besondere chromatische Einrichtung in besonders schöner Ausprägung nachzuweisen ist, der Chromidialapparat, der die engsten Beziehungen zum Kern wie zur Intensität der Funktion aufweist; nachdem ferner in einem dritten Abschnitt gezeigt wurde, daß ähnliche Verhältnisse in allen funktionstätigen Zellen nachzuweisen sind, die sich ungezwungen alle unter einem einheitlichen Gesichtspunkt betrachten lassen, besonders wenn man sie mit den Einrichtungen der Protozoen vergleicht, können wir nunmehr aus dem vorhandenen Tatsachenmaterial einige Schlüsse allgemeinerer Natur ziehen. Die Schlüsse seien zunächst in Form von Thesen aufgestellt und dann im einzelnen besprochen, wobei denn auch Bemerkungen allgemeinerer Art über die mitgeteilten Tatsachen ihren Platz finden. Mir scheint also aus dem angeführten und noch zu besprechenden Tatsachenmaterial hervorzugehen:

1. Jede tierische Zelle ist ihrem Wesen nach doppelkernig: sie enthält einen somatischen und einen propagatorischen Kern. Ersterer steht den somatischen Funktionen, Stoffwechsel und Bewegung vor und kann vorherrschend Stoffwechselkern oder Bewegungskern sein. Der propagatorische Kern enthält vor allem die Vererbungssubstanzen, denen auch die Fähigkeit zukommt, einen neuen Stoffwechselkern zu erzeugen.

2. Die beiden Kernarten sind gewöhnlich in einem Kern, dem Amphinucleus, vereinigt. Die Trennung kann in mehr oder minder hohem Maße erfolgen; eine völlige Trennung ist selten, am häufigsten eine Trennung in einen vorwiegend propagatorischen, aber doch gemischten Kern, den Zellkern im gebräuchlichen Sinne, und die Hauptmasse des somatischen Kerns, den Chromidialapparat.

3. Die vollständige Trennung beider Kernarten dürfte nur in wenigen Fällen vorliegen, im Zusammenhang mit der Fortpflanzung bei den Protozoen, ferner in der Oogenese und Spermatogenese der Metazoen.

4. In Gewebezellen kann die Trennung gar nicht bemerkbar sein, wie in den meisten nicht lebhaft funktionierenden Zellen, auch fertig ausgebildeten Eizellen. Innerhalb des Kerns kann sie dann

besonders bei Eizellen bemerkbar werden in der Unterscheidung zweier Chromatinarten, des Idiochromatins und Trophochromatins. Deutlich wird dann die Trennung, wenn Teile des somatischen Kerns ins Plasma gelangen, hier Chromidien bildend. Bei Drüsenzellen besonders tritt dies in regelmäßigen Perioden ein, bei Eizellen während der Dotterbildung. Eine nahezu vollständige Trennung kann dann in Ganglienzellen und Muskelzellen verwirklicht sein. Der somatische Kern liegt als Chromidialapparat im Plasma, steht aber in engster Verbindung mit dem vorwiegend propagatorischen Kern, von dem aus er immer neu ersetzt wird.

5. Zellen mit nur propagatorischem Kern, der aber ja den somatischen neubilden kann, sind wohl nur in den Gameten der Protozoen und in gewissen Nährzellen des Ovariums gegeben, möglicherweise auch in manchen Spermatozoenarten.

6. Zellen mit nur somatischem Kern sind auch möglich; der Restkörper der Gregarinen, die diminuierten Zellen von *Ascaris*, gewisse Muskelzellen.

Es mag manchem zunächst befremdlich erscheinen, daß ich mit SCHAUDINN der Zelle eine primäre Doppelkernigkeit zuschreibe, die also nicht eine gelegentliche Besonderheit ist, wie man es sich bisher meist von den Infusorien vorstellte, sondern ein ursprüngliches Organisationsprinzip. (Man darf sich natürlich nicht an das Wort „doppelkernig“ stoßen; wie das zu verstehen, geht aus dem Folgenden ja hervor.) Und doch wird man sich diesem Schluß nicht entziehen können, wenn man die Fülle der eine ununterbrochene Kette bildenden Tatsachen durchmustert. Die neusten Forschungen zeigen uns bei so ziemlich allen Gruppen von Protozoen die Doppelkernigkeit in prinzipiell übereinstimmender Weise. Einfacher gebaute Formen, die Gregarinen, zeigen uns die Trennung für gewöhnlich nur in sehr geringem Maße. Neben dem gemischten Kern können noch dem Kern entstammende chromatische Körper im Plasma vorkommen, die Chromidien, (LÉGER 1904), die eben Teile des somatischen Kerns darstellen. Eine völlige Trennung beider Kernarten tritt aber nur während der Fortpflanzung ein; aus den Teilungen des Kerns entstehen somatische Kerne und propagatorische. Leider konnte LÉGER die erste Teilung nicht beobachten; es ist aber nach Analogie mit den Trypanosomen zu erwarten, daß sie durch eine Art von Heteropolie die Trennung der beiden Kernarten ausführt. Es ist bereits oben mitgeteilt, wie die somatischen Kerne nach wenigen Teilungen mit nichtregulären Chromosomen zugrunde gehen. Daß sie aber noch ihre somatischen

Fähigkeiten besitzen, geht aus der Beobachtung von BERNDT (1902) hervor, daß der Restkörper noch amöboide Bewegungen ausführt. Den gleichen Fall der Trennung beider Kerne zur Zeit der Fortpflanzung zeigt uns nach PROWAZEK'S (1904b) Untersuchungen ja auch ein Flagellat. Es erscheint mir interessant, daß dies hier vor einer Autogamie geschieht. Bei der typischen Autogamie des *Actinosphaerium* (HERTWIG 1898) gehen ja auch erst zahlreiche Kerne, die also wohl somatischer Natur sind, zugrunde, worauf PROWAZEK auch hinweist; man wird dadurch zu der Annahme verlockt, daß Befruchtung, Konjugation und Autogamie die Möglichkeit für den propagatorischen Kern herbeiführen, den verbrauchten somatischen wieder neuzubilden. Das, was für den Sonderfall der Infusorien denkbar war, scheint da nun eine weitgehende Gültigkeit zu haben.

Von einer gewissen Dauer scheint bei vielen Rhizopoden die Trennung beider Kernarten zu sein, wie wir aus HERTWIG'S (1899b) Untersuchungen an *Arcella* wissen. Durch SCHAUDINN (1903) wissen wir weiter, daß das, was HERTWIG dort Chromidialnetz nannte, die vom somatischen Kern getrennte Geschlechtskernsubstanz ist. Der Name Chromidialnetz ist also hier zu streichen, da den wirklichen Chromidien ja die somatischen Kerne entsprechen. Die besondere Art der Fortpflanzung ist es wohl, die es hier bedingte, daß die somatischen Kerne Kernform zeigen und die propagatorischen als chromatisches Netz auftreten, während im allgemeinen ja Neigung zum umgekehrten Verhältnis besteht.

Eine dauernde Trennung beider Kerne besteht bei den besonders in ihrem Bewegungsapparat höchst organisierten Formen, den Trypanosomen und Infusorien. Beide haben nur ein kurzes Stadium, das beide Kerne vereinigt zeigt, das ist gleich nach der Befruchtung. Bei beiden folgt ihr eine Teilung des befruchteten Kerns, die nichts anderes ist als die Zerlegung in propagatorischen und somatischen Teil. Aus SCHAUDINN'S Trypanosomenarbeit, deren Bedeutung für die Cytologie noch gar nicht zu ermessen ist, geht dies besonders schön hervor; er schildert, wie diese erste Teilung die zur Bildung des Bewegungskerns führt, eine heteropole ist und zwei verschiedenartige Kerne liefert. Möglicherweise wird sich dies auch einmal bei Infusorien feststellen lassen. Diese zeigen nun entsprechend ihrer hohen Differenzierung die vollständige Durchführung der Trennung beider Kerne. Der somatische Kern oder Makro-nucleus kann in der typischen Form des Chromidialapparats, also in Form verästelter Fäden auftreten, z. B. bei einem von CAULLERY

u. MESNIL (1903) beschriebenen parasitischen Infusor dauernd, bei *Cyrtostomum* (BÜTSCHLI 1876), *Opalinopsis* (FÖTTINGER 1881) und *Dileptus* (HERTWIG 1903 a, b) nur vor der Teilung. Nach allem, was wir wissen, treten die propagatorischen oder Nebenkerne erst zum Zwecke der Konjugation in Tätigkeit. Ein konjugierendes Infusor ist danach durchaus mit einer Gregarine in der Kopulationscyste zu vergleichen. Die Sporoblasten entsprechen den Nebenkernen, der Infusorienkörper mit dem degenerierenden Makronucleus dem Restkörper mit den degenerierenden somatischen Kernen. Im einen Fall bildet der aus der Befruchtung hervorgehende Kern die Kerne der Sporen, im andern löst er sich nicht als Gamet vom Mutterkörper los, sondern „regeneriert“ diesen wieder durch Bildung eines neuen Somakerns. Der Lebenszyklus eines Infusors entspricht also auch dem einer Gregarine, die gametoide Generation ist in das Infusor einbezogen worden.

Es ist gesagt worden, daß bei den Metazoenzellen die völlige Trennung beider Kernarten nur in wenigen Fällen eintritt. Ein solcher Fall scheint mir im Ovarium von *Dytiscus* nach den vielbesprochenen Untersuchungen GIARDINA'S (1901) vorzuliegen. Das wesentliche Ergebnis dieser Studien ist bekanntlich die Feststellung, daß bei der Differenzierung in Ei und Nährzellen der Spindel eine besondere aus dem Kern entstandene chromatische Masse aufliegt, die nur in die Eizelle übergeht und wieder in den Kern aufgenommen wird. Man hat dies in der verschiedensten Weise gedeutet. Besonders von BOVERI (1904) ist dies in seiner gedankenreichen Zusammenfassung ausführlich geschehen. Er vergleicht den Vorgang mit der Chromatindiminution von *Ascaris* und vermag durch ein einfaches Schema dies äußerst deutlich verständlich zu machen. Ich glaube allerdings, daß dieser Vergleich richtiger in anderer Weise durchgeführt werden muß, als es von BOVERI geschieht. BOVERI glaubt, daß die Nährzellen diminuierte somatische Zellen sind, also Zellen, denen bei der Teilung nur ein Teil des Chromatins zugewiesen wird, der nicht das Keimplasma enthält. Meiner Überzeugung nach stellt nun der chromatische Ring, der die Spindel umgibt, den somatischen Kern dar, der also während der Teilung von dem in Chromosomen umgebildeten propagatorischen geschieden ist. Die beiden Teilzellen erhalten jede ihren propagatorischen Kernteil, aber nur die eine zur Eizelle bestimmte erhält den somatischen Kern. Sie erhält ihn, weil sie zu bedeutenden somatischen Funktionen bestimmt ist, dem Anwachsen auf das Vieltausendfache ihres

Volumens durch Dotterbildung. Die Nährzellen haben ihn nicht nötig, weil sie sich nur weiter teilen, um dann verbraucht zu werden, weil sie keine somatischen, trophischen Funktionen zu erfüllen brauchen.

Diese völlige Trennung der beiden Kernarten läßt sich dann ohne weiteres mit den noch deutlicheren Verhältnissen der Samenzellen vergleichen. Hier tritt vielfach schon während der Reifeteilungen die Trennung auf, indem der somatische Kern in Form der bekannten Mitochondrien im Plasma zerstreut ist, also die Form eines Chromidialapparats hat. Während der Zellteilung zeigt er das gleiche Verhalten wie der ihm entsprechende chromatische Ring von *Dytiscus*, er hüllt mantelförmig die Spindel ein, wird aber dann auf beide Zellen verteilt, die ja beide die gleiche Bestimmung haben. Ist dann die Umwandlung in den Mitochondrienkörper oder Nebenkern in der Spermatide vollzogen, so ist auch die völlige Trennung beider Kerne, des propagatorischen als Spermienkopf und des somatischen als Nebenkernerderivat, erreicht. Das Spermatozoon ist auf diesem Stadium gebaut wie ein *Trypanosoma* oder Infusor. Warum tritt gerade hier die Sonderung der beiden Kerne so scharf ein? Der propagatorische Kern als reiner Vererbungsträger ist in dem Kopf kondensiert, gewissermaßen zur Ruhe gesetzt. Die motorischen und trophischen Funktionen — das oft außerordentlich langlebige Spermatozoon hat ja auch seinen Stoffwechsel — werden daher mit ihrem Centrum, dem somatischen Kern, gesondert. Die deutliche Zweikernigkeit des Spermatozoons ist somit genau wie bei dem Infusor oder Trypanosoma in der bei einer Metazoenzelle ungewöhnlichen Selbständigkeit und Höhe der Zellorganisation bedingt.

Als einen weiteren Fall der völligen Sonderung von somatischem und propagatorischem Kern betrachte ich das sogenannte „accessorische Chromosom“, das nach verschiedenen neuern Untersuchungen eine Rolle in der Insekten-Spermatogenese spielt. Es tritt als ein durch Größe, färberisches Verhalten und Struktur gesondertes Element in Spermatogonien oder Spermatoeyten auf und ist vor allem dadurch ausgezeichnet, daß es bei den Reifungsteilungen nur in eine Zelle gelangt, so daß die eine Hälfte der Spermien es besitzt, die andere nicht (HENKING 1891). Über seine Bedeutung sind verschiedene Hypothesen aufgestellt worden. Man hat es mit der Geschlechtsbestimmung in Verbindung gebracht, hat sogar die Sphäre daraus hervorgehen lassen. Mir erscheint für seine Deutung besonders wichtig, was durch SUTTON (1900, 1902) festgestellt wurde, daß es

nach der Teilung der Zelle eine Art von eigenem Kern bildet, der dem aus den übrigen Chromosomen gebildeten anliegt und im Gegensatz zu diesem ein typisches Reticulum bildet, woraus auf engere Beziehungen zum Plasma geschlossen wird. Ich bitte nun in der beistehenden Fig. Q die Bilder von GIARDINA, SUTTON, MEVES zu

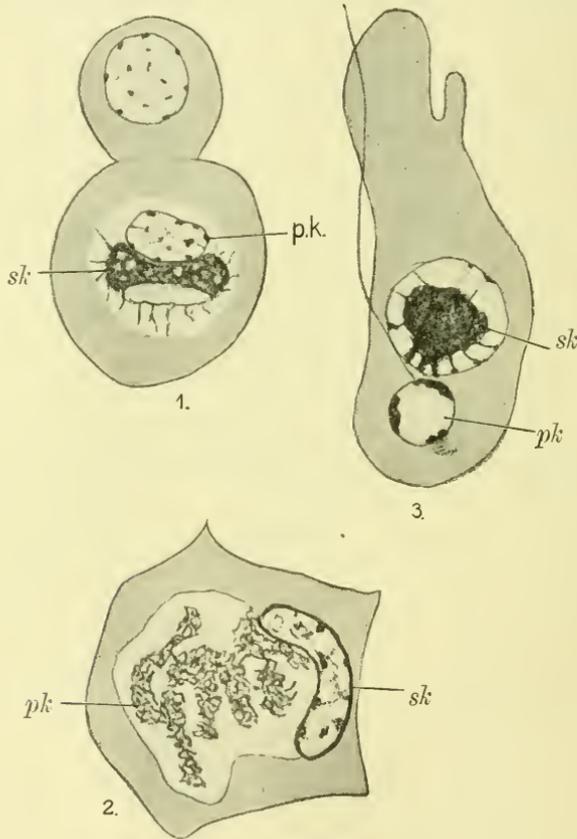


Fig. Q.

vergleichen. In 1 die Eizelle von *Dytiscus* nach der Teilung, in 2 eine Spermatogonie von *Brachystola magna*, in 3 eine Spermatide von *Pygaera bucephala*. Ich denke, daß die Ähnlichkeit dieser Bildungen auffallend ist. Um den Vergleich auf ganz sichere Basis stellen zu können, müßte man allerdings genau das Verhältnis vom accessorischen Chromosom zum Nebenkern kennen. Dies steht aber bis jetzt noch aus. Erweist sich meine Annahme als richtig, dann

unterscheiden sich die beiden Spermienarten durch verschiedene motorische und trophische Fähigkeit, doch ist es wertlos dies vorderhand weiter auszuführen.

Ich habe angeführt, daß bei den meisten Zellarten der Metazoen die Trennung der beiden Kernarten nicht eine vollständige ist. Bei Zellen, denen weiter keine besonders intensive Tätigkeit zukommt, also Stützzellen, Deckzellen u. dgl. wird sich wohl auch nie etwas derartiges nachweisen lassen. Auch im *Ascaris*-Körper, der alle diese Dinge so stark ausgeprägt zeigt, sind z. B. die riesengroßen Stützzellen des Vorderendes ganz frei von derartigem, ebenso die großen sog. Exkretionszellen, die aber wohl nur die Bildner der Exkretionskanäle sind. Ganz deutlich sahen wir es im Oesophagus vor uns, wo nur die muskulösen Flächenzellen einen Chromidialapparat besitzen, die stützenden Kantenzellen aber nicht. Bei allen Arten von funktionstätigen Zellen ist aber die Trennung dauernd oder zeitweilig zu erkennen.

Am schwersten ist dies, wenn die Sonderung innerhalb eines einheitlichen Kerns vorgeht, derart, daß die Existenz von zwei Arten von Chromatin erschlossen werden muß. In sehr glücklicher Weise hat dies neuerdings LUBOSCH (1902) durchgeführt, indem er die Begriffe des *Idiochromatins* und *Trophochromatins* aufstellte. Er wird dazu vor allen Dingen durch die Verhältnisse des Amphibienkeimbläschens geführt. Die Nucleolengenerationen, die hier, vor allem nach CARNOY'S bekannten Untersuchungen, während der Wachstumsperiode auftreten, sind eben der Ausdruck dieses Trophochromatins. Der somatische Kern funktioniert hier während der trophischen Periode der Zelle, ohne aber seine Lagerung innerhalb des Amphinnucleus aufzugeben. Der gleiche Fall dürfte auch vorliegen, wenn die trophischen Prozesse deutliche Beziehungen zu einem Nucleolus zeigen, wie z. B. in den Entodermzellen der *Nassa*-Embryonen nach R. W. HOFFMANN (1902). Der Nucleolus enthält dann hier das Trophochromatin.

Weitaus die häufigste Art, in der sich die Existenz der beiden Kernarten ausprägt, ist die eines zeitweiligen Auftretens der somatischen Kernsubstanz im Plasma. Es sind dies alle die hier beschriebenen und aus der Literatur angeführten Fälle der lebhaft funktionierenden Gewebezellen, die Fälle, in denen wir von einem Chromidialapparat im engern Sinne sprechen. Aber auch innerhalb der Ausbildung dieses Apparats treffen wir die verschiedenartigsten Stufen an. Die Verschiedenheit der Ausbildung der hierher zu

rechnenden Strukturen hat bisher von einer weitergehenden Vergleichung abgehalten. Aus der oben gegebenen Übersicht ist aber zu ersehen, wie alle diese Dinge leicht miteinander in Beziehung zu bringen sind. Des Gemeinsamen ist soviel, daß die Unterschiede, besonders die tinktoriellen, ziemlich bedeutungslos sind.

Eine einfache Art der Lebensäußerung des somatischen Kerns ist der zeitweilige Austritt von Chromatinteilen aus dem Kern ins Plasma. R. HERTWIG (1902) hat gerade hierfür den Begriff der Chromidien geschaffen; er beobachtete den Austritt sowohl bei Protozoen (*Actinosphaerium*) als auch bei Eizellen von Echinodermen und Medusen. Man hat solchen Austritt von Chromatinteilen bezweifelt, für Eizellen tat dies besonders neuerdings LUBOSCH (1902). Es stehen dem aber zahllose Angaben gegenüber, die solches für Eizellen und Drüsenzellen schildern. Es seien aus der Fülle der Literatur nur die Arbeiten von FOL (1883), LEYDIG (1888), LUKJANOW (1888), VER ECKE (1893), JORDAN (1893), FLODERUS (1896), VAN BAMBEKE (1897), VAN DER STRICHT (1898), MONTGOMERY (1899), SCHOCKAERT (1901, 1902), ROHDE (1903) aufgezählt. Die Auffassung dieses Vorganges ist eine verschiedenartige. Man hat angenommen, daß überschüssiges Chromatin entfernt werde, um sozusagen die Chromatinnenge zu regulieren, man hat den Vorgang als eine „karyogame Reduktion“ bezeichnet, und man hat ihn in Verbindung mit der Dotterbildung der Eizellen resp. Secretbildung der Drüsenzellen gebracht. Nach allem, was wir bisher wissen, ist die letztere Auffassung die richtige, vor allem da diese Erscheinung immer nur in Funktionsperioden eintritt. Ob, wie häufig angenommen wird (s. o.), die Chromatinteile sich direkt in Dottersubstanz oder Secretgranula umwandeln, ist uns zunächst gleichgültig; uns interessiert nur die zweifellose Feststellung der engen Beziehung zu einer besonders lebhaften somatischen Funktion, wodurch sich diese Chromidien als isolierte Teile des im übrigen mit dem propagatorischen vereinigten somatischen Kerns erweisen.

Noch wesentlich deutlicher wird die Daseinsäußerung des somatischen Kerns in den Zellen, die uns Bildungen von Chromidialfäden oder Chromidialkörpern zeigen, also den als Pseudochromosomen, Mitochondrien, Dotterkernen, Ergastoplasma bekannten Gebilden. Auch hier treten die bezeichneten chromatischen Gebilde nur in Funktionsperioden auf, bei Eizellen nur während der Dotterbildung, bei Drüsenzellen nur während der Funktion (Hylogenesis), bei Knorpelzellen nur zur Zeit der Ausscheidung der Knorpelsubstanz. Der

somatische Kern ist dann in dieser verteilten Form am Ort der höchsten somatischen Funktionen zugegen, er steht ihnen vor und verbraucht sich dabei selbst. In noch viel höherem Maße trifft dies natürlich in den Fällen zu, in denen der somatische Kern in Gestalt eines ausgebildeten Chromidialapparats im Plasma dauernd vorhanden ist, wie z. B. in den Muskelzellen von *Ascaris* oder dem Apparato reticolare. Aus meinen Befunden an *Ascaris* wie dem Vergleich mit andern Objekten schließe ich, daß in diesen Fällen der Chromidialapparat den größten Teil des somatischen Kerns repräsentiert, direkt mit einem verästelten Infusorien-Makronucleus zu vergleichen ist. Er ist im allgemeinen dauernd im Plasma vorhanden und wird fortgesetzt von dem im Kern befindlichen somatischen Chromatin aus ersetzt. Wir haben ja gesehen, daß er stets die innigsten Beziehungen zum Kern zeigt und daß auch aus dem Kern ausgetretene Chromatinteile zu seiner Bildung beitragen. Wie dies im einzelnen vor sich geht, ist schwer zu sagen, da es sich mehr oder minder der Beobachtung entzieht. Jedenfalls können wir aber mit Leichtigkeit uns ein Auswachsen aus Tröpfchen nach Art der Myelinfiguren vorstellen. Wer einmal gesehen hat, mit welcher Schnelligkeit hier die kompliziertesten Bildungen entstehen, oder wer die von FUNCKE (1900) dargestellten künstlichen Myelinbilder aus Heptylaminseifen kennt, wird in der Vorstellung vom Entstehen eines solchen Chromidialapparats keine Schwierigkeiten finden.

Wir haben gesehen, daß sich in der Ausbildung des Chromidialapparats eine vollständige Stufenleiter aufstellen läßt, die sich völlig mit der graduellen Zunahme der Funktionsintensität deckt. Dies wurde noch weiterhin durch das Experiment gestützt, das ergab, daß mit steigender Funktionsbeanspruchung auch zunächst eine Vermehrung des Chromidialapparats eintrat. Dies stimmt aber auf das Schönste mit den Erfahrungen R. HERTWIG's an *Actinosphaerium* überein, wo eine lebhaft Chromidienbildung sowohl durch Hunger wie durch starke Fütterung hervorgerufen wird. Die starke Fütterung, also bedeutende Verdauungstätigkeit, entspricht der starken Funktionstätigkeit der tetanisierten Muskelzelle, der Hunger aber auch, insofern in beiden Fällen eine Stoffwechselbeanspruchung ohne Ersatz stattfindet. Daß sich schließlich bei erschöpfender Inanspruchnahme der Zellfunktion ohne Ersatz der verbrauchten Stoffwechselprodukte der somatische Kernapparat selbst verbraucht, stimmt wieder sehr gut mit den besprochenen Erscheinungen von Drüsen- und Eizellen überein und bildet somit ein Charakteristikum

des somatischen Kerns: er verbraucht sich zum Teil während der Funktion und wird von seinem im Zellkern liegenden Teil aus neu ergänzt. Die Ergänzung geschieht andauernd während der Zellfunktion, so daß bei Zellen, die nicht periodenweise funktionieren wie Drüsenzellen, bei Ganglienzellen, Muskelzellen, der Chromidialapparat dauernd vorhanden sein kann und nur bei Erschöpfung zeitweise verschwindet.

R. HERTWIG (1902) sprach sich bekanntlich dahin aus, daß auch das Protoplasma Chromatin enthalte, das unter dem Einfluß des Kerns aktiviert werden könne. Er läßt sogar das Kernchromatin aus dem Chromatin des Plasmas sich vermehren. Zum Teil betrifft diese Annahme den als Idiochromatin bezeichneten Chromatinteil des Kerns, für den sie wohl auch sehr wahrscheinlich ist, z. B. in Anbetracht der Chromatinzunahme nach Teilung und Befruchtung. Andererseits stammen aber auch von HERTWIG selbst wichtige Angaben über Austritt von Chromatin aus dem Kern. Ich halte es sehr wohl für möglich, daß somatisches Chromatin entsprechend HERTWIG's Annahme im Plasma vorhanden ist und dann in den Fällen, in denen ein Chromidialapparat auftritt, durch dem Kern entstammende Chromatinteilchen dem somatischen Kernapparat assimiliert werden.

Noch eine Frage ist zu besprechen, die Beziehung des Chromidialapparats zur Kernplasmarelation. Mit diesem Terminus bezeichnet HERTWIG (1903) die Tatsache, daß Kern und Plasma immer in einem bestimmten Größenverhältnis zueinander stehen, das für das Leben der Zelle von größter Wichtigkeit ist. In gleichem Sinne lauten die von botanischer wie zoologischer Seite formulierten Gesetze über die Gleichartigkeit der Zellgröße im Organismus (s. BOVERI 1904). *Ascaris* scheint diese Gesetze zu durchbrechen, indem das Wachstum der meisten Organe durch ein Riesenwachstum ihrer Zellen vor sich geht, ein größeres Tier also im Gegensatz zu dem meisten Bekannten die gleiche Zahl größerer Zellen besitzt. Diese großen Zellen sind aber meist durch relativ sehr kleine Kerne ausgezeichnet, und so liegt es nahe, die Annahme zu machen, daß durch den stark ausgebildeten Chromidialapparat dieses Mißverhältnis kompensiert wird, da es sich ja bei der Kerngröße um die wirkende Oberfläche handelt. Einen Entscheid möchte ich darüber nicht fällen.

In den zu Eingang dieses Kapitels aufgestellten Thesen ist gesagt worden, daß auch Zellen mit rein propagatorischem Kern vorkommen können. Dahin sind Gameten von Protozoen zu rechnen,

bei deren Bildung sich der somatische Kern von dem propagatorischen trennte, wie die besprochenen Gameten der Gregarinen. Auch von Metazoen-Eizellen können wir uns vorstellen, daß sie während der Dotterbildung und in den sog. Vorstadien der Eireifung ihren somatischen Kernteil aufgebraucht haben und die zur Reifung bereite Eizelle einen rein propagatorischen Kern besitzt. Dies ist vielleicht bei den Eiern der Fall, deren Kern dann vollständig in die Reifungsspindelbildung eingeht. Bei denen jedoch, die einen chromatischen Nucleolus unabhängig von den Chromosomen zu dieser Zeit zeigen, z. B. *Myzostoma*, repräsentiert dieser eben den Rest des somatischen Kerns. So fände denn auch diese in der Frage der Chromosomenbildung viel diskutierte Bildung (HARTMANN 1902, GOLDSCHMIDT 1902, GÜNTHER 1903 u. a.) ihre Erklärung. Das gereifte Ei enthält dann jedenfalls einen rein propagatorischen Kern, der dann seinen somatischen Partner wieder neu bildet nach der Befruchtung, ebenso wie der konjugierte Infusorien-Mikronucleus seinen Makronucleus bildet. Auch in wenig beweglichen oder starren Spermien könnte der somatische Kern ganz fehlen, doch ist mir kein derartiges Beispiel bekannt.

Als Zellen mit rein somatischem Kern möchte ich zunächst nur die Restkörperzellen der Gregarinen bezeichnen, die sich zwar noch bewegen können, aber dann absterben. Vorwiegend somatischer Natur sind die diminuierten Zellen von *Ascaris*. Als Chromatindiminution bezeichnete bekanntlich BOVERI die auffallende Erscheinung, die er zuerst bei *Ascaris megalocephala* entdeckte, daß bei der Furchungsteilung des Eies die eine Teilzelle die Enden der Chromosomen abwirft und ihre Mittelteile in kleine Chromatinstückchen zerlegt, während in der andern Zelle die Chromosomen ihren Schleifencharakter behalten. Das gleiche findet bei jeder weitem Teilung dieser letztern Zelle statt, so daß schließlich zahlreiche Zellen mit „diminuierten“ Chromosomen entstehen, denen eine mit den 4 ursprünglichen schleifenförmigen Chromosomen gegenübersteht. Die letztere ist die Urgeschlechtszelle, und so ist durch die Chromatinanordnung eine Trennung in somatische und propagatorische Zellen gegeben. Im ersten Augenblick schien dies ein morphologischer Beweis für WEISMANN'S Ideen zu sein, es zeigte sich aber weiterhin, daß diese Diminution selbst innerhalb der Gruppe der Nematoden nur bei einigen Formen vorkommt. Eine so allgemeine Bedeutung konnte also der Erscheinung nicht zukommen. Es ist auch seitdem nur ein Fall bekannt geworden, der sich in gleicher

Weise deuten ließe. die erwähnten Untersuchungen GIARDINA's. Wir werden aber gleich sehen. daß dies in anderer Weise geschehen muß, als es BOVERI tut. Es ist nun mit Recht von BOVERI dargelegt worden. daß die abgeworfenen Schleifenenden die für die somatischen Zellen belanglosen Vererbungsteile enthalten. Bei der Kernrekonstruktion in den Urgeschlechtszellen zeigt sich ja auch. daß die Schleifenenden intakt bleiben. während die mittlern Teile. die allein den somatischen Zellen zukommen. ein Kernnetz mit feiner Chromatinverteilung bilden, wie es nach schon erwähnten Untersuchungen bei Stoffwechselbeziehungen zwischen Kern und Plasma auftritt. Neuerdings sucht BOVERI (1904) einen Zusammenhang zwischen der Diminutionserscheinung und besondern Bauverhältnissen der Spermatozoen der betreffenden Formen, scheint aber selbst dieser in einer Anmerkung gegebenen Deutung keinen großen Wert beizumessen. Mir scheinen die Diminutionserscheinungen gerade unter den hier von mir entwickelten Gesichtspunkten verständlicher zu werden. Die abgeworfenen Schleifenenden entsprechen dem propagatorischen Kern. die erhaltenen Mittelteile dem somatischen. Die Übereinstimmung mit den Gregarinen, die auch LÉGER betont, ist dann frappant. In beiden Fällen teilt sich der propagatorische resp. gemischte Kern mit 4 schleifenförmigen Chromosomen (zufällig stimmt auch die Zahl). der somatische dagegen mit zahlreichen kleinen Chromatinbrocken! Bei der Gregarine geht dann der somatische Kern nach einigen Teilungen zugrunde, er kann sich ja nicht mehr fortpflanzen (die somatischen Fähigkeiten erweist er noch in der Bewegungsfähigkeit des Restkörpers), und der sog. Restkörper ist als selbständiges Lebewesen — *sit venia verbo* — überflüssig. Was tut nun die somatische Zelle der *Ascaris*? Sie liefert durch weitere Teilungen das Soma. das dem mehrkernigen Restkörper der Gregarine also entspricht. Dies ist aber auch ohne propagatorischen Kern lebensfähig. weil es eben einen Teil eines Metazoenkörpers ausmacht. Das Fehlen des propagatorischen Kerns aber beschränkt die Teilungsfähigkeit der Zelle. sie erlischt nach einiger Zeit, und so kommt die Besonderheit zustande. daß der *Ascaris*-Körper durch Riesenwachstum seiner Zellen. nicht durch Zellteilung wächst. Die einfache logische Folge hieraus ist auch die mangelnde Regenerationsfähigkeit. die ja ebenfalls bekannt ist. Beide Erscheinungen haben also in der Chromatindiminution ihre Ursache. Zwei Gewebe des *Ascaris*-Körpers sind von dem Wachstum ohne Teilung ausgeschlossen. das ist Hypodermis und Mitteldarm. Erstere gibt eine weitere Be-

stätigung unserer Deutung, denn die Kernvermehrung in ihrer syncytialen Masse geht ausschließlich durch Amitose vor sich. Der Mitteldarm dagegen, der mitotisch weiter wächst, ist bisher noch ein wunder Punkt meiner Annahme. In den Arbeiten BOVERI's ist nichts darüber enthalten, ob sich die dieses Organ bildenden Zellen bezüglich der Diminution anders verhalten, ich zweifle aber nicht, daß eine erneute Untersuchung hier Unterschiede aufdecken wird.

Wie steht es nunmehr mit dem Vergleich der *Ascaris*-Diminution und *Dytiscus*? Nach BOVERI's Vergleichsschema (1904) würde der die Spindel umlagernde chromatische Körper, der nur den Geschlechtszellen zuerteilt wird, den Schleifenenden entsprechen, die Chromosomen, die in gleicher Weise auf Ei und Nährzellen verteilt werden, den Mittelstücken der *Ascaris*-Chromosomen. Aus obigem ergibt sich gerade das Umgekehrte; es wäre ja auch sehr verwunderlich, wenn gerade der idioplasmatische Kernteil in solcher Nebenkernform aufträte, die nach all dem hier Besprochenen immer der typische Ausdruck des Trophochromatins ist.

Als eine weitere Möglichkeit des ausschließlichen oder fast ausschließlichen Vorhandenseins des somatischen Kerns wurden gewisse Muskelzellen genannt. Ich dachte dabei an die Muskelzellen des Appendicularienschwanzes. In diesen Zellen verzweigen sich die Kerne nach SEELIGER's Untersuchungen (1900) mit zunehmendem Wachstum des Tieres, so daß sie schließlich als ein aus zarten Fäden zusammengesetztes Netz erscheinen und so der ganze Kern die Form eines Chromidialapparats angenommen hat. Ich bezweifle nicht, daß diese Zellen keinen propagatorischen Kernanteil mehr besitzen, ein Diminutionsvorgang in der Entwicklung dürfte aber sehr schwer festzustellen sein. Ohne Zweifel werden noch mancherlei Objekte, gerade solche mit reich verästelten Kernen, dieser Kategorie eingeordnet werden müssen.

Zum Schluß sei es mir gestattet, die hier entwickelten Anschauungen noch einmal an der Hand einiger einfacher Schemata vorzuführen. Zuvor nur noch eine Bemerkung über die angewandte Nomenclatur. Ich bezeichne im allgemeinen die beiden jeder Zelle zukommenden Kernarten oder Kernanteile, wenn man so lieber will, als somatischen und propagatorischen Kern. Sind sie vereinigt, so ist der Zellkern — dies ist die nichtsvindicierende Bezeichnung für sämtliche in Kernform auftretende Kombinationen — ein Amphinucleus. Ist innerhalb eines Amphinucleus die Existenz beider Kernarten durch ihr verschiedenartiges Chromatin nach-

zuweisen, so sprechen wir von Idiochromatin und Trophochromatin. Tritt der ganze oder meist nur Teile des somatischen Kerns in verteilter Form im Plasma auf, so sprechen wir von einem Chromidialapparat, der seinerseits in Form von Chromidien = Cytomikrosomen, Mitochondria etc., Chromidialfäden = Chondromiten, Pseudochromosomen, Archoplasmaschleifen etc., Chromidialkörpern = Dotterkern, Nebenkern, Chromidialnetzen = Apparato reticolare, Trophospongien (s. o.), Centrophormien erscheinen kann.

In sämtlichen schematischen Figuren der Tafel 8 ist der somatische Kern rot, der propagatorische blau gehalten. Die beigefügten Bezeichnungen sind die gewöhnlich für die betreffenden Dinge angewandten Termini. Die Figuren der ersten Reihe (45—51) illustrieren die Fälle der völligen Trennung beider Kernarten. Fig. 45 stellt die Kernverhältnisse eines Rhizopods dar, das den resp. die somatischen Kerne in Kernform, den resp. die propagatorischen in Form eines diffusen Netzes, das früher sogenannte Chromidialnetz (s. o.), zeigt (R. HERTWIG, SCHAUDINN). Fig. 46 zeigt die beiden Kerne eines Infusoriums. Fig. 47, die Trennung der beiden Kerne während der Teilung der *Dytiscus*-Ovocyten in Ei und Nährzelle (GIARDINA), Fig. 48 das Verhalten, das in einer Spermatide auftreten kann. Fig. 49 illustriert die heteropole Teilung des Kerns des Ookineten von *Trypanosoma*, die Zerlegung des Amphinucleus in seine beiden Bestandteile, Fig. 50 das Verhalten im ausgebildeten *Trypanosoma* (SCHAUDINN, PROWAZEK), Fig. 51 endlich gibt die Verhältnisse von einer Gregarine (*Stylorhynchus*) nach LÉGER wieder. Im untern der encystierten Tiere sind ruhende Kerne angenommen, im obern die Differenzen bei der Teilung der beiden Kernarten angedeutet.

Die zweite Reihe (Fig. 52—58) enthält Beispiele von gemischten Kernen mit mehr oder weniger deutlicher Manifestation der beiden Kernarten. Fig. 52 ist der Ookinet von *Trypanosoma* mit Amphinucleus, beide Bestandteile sind innerhalb dieses deutlich gesondert (SCHAUDINN). In der in Vorreife begriffenen Eizelle Fig. 53 ist die Sonderung innerhalb des gemischten Kerns durch Auftreten von Idiochromatin und Trophochromatin zu erkennen (LUBOSCH). Fig. 54 gibt eine ruhende Drüsenzelle wieder, in deren Amphinucleus die beiden Bestandteile morphologisch nicht mit Sicherheit nachweisbar sind. (Höchstens unzuverlässige tinktorielle Unterschiede.) Fig. 55 zeigt, wie bei einer Gregarine (*Stylorhynchus*) außer dem gemischten

Kern somatische Kernteile ins Plasma gelangen. Dasselbe zeigt Fig. 56 bei einer funktionierenden Drüsenzelle, deren somatischer Kern in verschiedener Form zum größern Teil im Plasma isoliert auftritt. Auch Fig. 57 gibt Entsprechendes von einer in Dotterbildung begriffenen Eizelle wieder, in der Teile des somatischen Kerns unter verschiedener Form im Plasma auftreten, und auch Fig. 58 zeigt das prinzipiell Gleiche bei einer Ganglienzelle, deren somatischer Kern zum größern Teil hier als Apparato reticolare dem Plasma eingelagert ist.

Die unterste Reihe erläutert sodann Zellen, die nur eine Kernart besitzt. Fig. 59 zwei Furchungszellen von *Ascaris*, deren untere den propagatorischen Kern durch Diminution verloren hat (BOVERI). Fig. 60 stellt eine Muskelzelle von *Ascaris* dar, deren somatischer Kern in der Doppelform von Kern und Chromidialapparat auftritt. Fig. 61 eine Muskelzelle des Appendicularschwanzes mit rein somatischem Kern in Form eines Chromidialnetzes, Fig. 62 endlich eine Eizelle in Reifungsteilung mit rein propagatorischem Kern.

Die vorausgegangenen Ausführungen sind vielleicht etwas kurz und aphoristisch ausgefallen. Es ließe sich ja in der Tat noch Vieles heranziehen, was im gleichen Zusammenhang beleuchtet werden kann; doch fürchten wir damit die Grenzen der durch die hier mitgeteilten Tatsachen gebotenen allgemeineren Überlegungen zu überschreiten. Weitere Forschungen werden, glaube ich, weiteres Material in der angedeuteten Richtung bringen, und es wird sich auch zeigen, daß die pflanzliche Zelle unter denselben Gesichtspunkten zu betrachten ist, wofür schon mancherlei Andeutungen vorliegen. Weitere Fragen werden sich auf Grund von SCHAUDINN'S Entdeckung der Übereinstimmung der Chromosomenzahl in Soma- und Geschlechtskern und der Doppelbefruchtung der Trypanosomen ergeben. Schon liegen Andeutungen von noch ungeahnten Komplikationen auch in der Metazoenzelle vor (PLATNER, BENDA), und ich glaube, daß wir in der Cytologie noch auf mancherlei Überraschungen vorbereitet sein dürfen.

München, Mai 1904.

Literaturverzeichnis.

- ANCEL, P. (1903), Histogénèse et structure de la glande hermaphrodite d'*Helix pomatia*, in: Arch. Biol., V. 19.
- APÁTHY, ST. (1893), Über die Muskelfasern von *Ascaris* etc., in: Z. wiss. Mikrosk., V. 10.
- (1894), Das leitende Element in den Muskelfasern von *Ascaris*, in: Arch. mikrosk. Anat., V. 43.
- (1897), Das leitende Element des Nervensystems usw., in: Mitt. Zool. Stat. Neapel, V. 12.
- BALLOWITZ, E. (1900 a), Über das Epithel der Membrana elastica posterior des Auges, seine Kerne und eine merkwürdige Struktur seiner großen Zellsphären, in: Arch. mikrosk. Anat., V. 56.
- (1900 b), Eine Bemerkung zu dem von GOLGI und seinen Schülern beschriebenen „Apparato reticolare interno“ der Ganglien- und Drüsenzellen, in: Anat. Anz., V. 18.
- BENDA, C. (1897), Neuere Mitteilungen über die Histogenese der Säugerspermatozoen, in: Verh. physiol. Ges. Berlin.
- (1898), Über die Spermatogenese der Vertebraten und höheren Evertibraten, *ibid.*
- (1903), Die Mitochondria, in: Ergebn. Anat. Entw., V. 12, 1902.
- BERNDT, A. (1902), Beitrag zur Kenntnis der im Darm der Larve von *Tenebrio molitor* lebenden Gregarinen, in: Arch. Protistenk., V. 1.
- BLOCHMANN, F. (1884), Über eine Metamorphose der Kerne in den Ovarialeiern und den Beginn der Blastodermbildung bei den Ameisen, in: Verh. naturh.-med. Ver. Heidelberg.
- BORN, G. (1894), Die Struktur des Keimbläschen im Ovarialei von *Triton taeniatus*, in: Arch. mikrosk. Anat., V. 43.

- BOUIN, M. et P. (1898), Sur la présence de filaments particuliers dans le protoplasme de la cellule-mère du sac embryonnaire des Liliacées, in: *Bibliogr. anat.*
- (1899), Développement de la cellule-mère du sac embryonnaire des Liliacées, in: *Arch. anat. microsc.*, V. 2.
- BOVERI, TH. (1888), *Zellenstudien*, Heft II, Jena.
- (1899), Die Entwicklung von *Ascaris megalcephala* mit besonderer Rücksicht auf die Kernverhältnisse, in: *Festschr. C. v. KUPFFER*, Jena.
- (1904), *Ergebnisse über die Konstitution der chromatischen Substanz des Zellkerns*. Jena.
- BROWICZ (1902), Meine Ansichten über den Bau der Leberzelle, in: *Arch. path. Anat.*, V. 168.
- BÜTSCHLI, O. (1871), Nähere Mitteilungen über die Entwicklung und den Bau der Samenfäden der Insekten, in: *Z. wiss. Zool.*, V. 21.
- (1874), Beiträge zur Kenntnis des Nervensystems der Nematoden, in: *Arch. mikrosk. Anat.*, V. 10.
- (1876), Studien über die ersten Entwicklungsvorgänge der Eizelle, die Zellteilung und die Conjugation der Infusorien, in: *Abh. Senckenberg. naturf. Ges. Frankfurt a. M.*, V. 10.
- (1892), Über den feinern Bau der contractilen Substanz der Muskelzellen von *Ascaris*, in: *Festschr. R. LEUCKART*, Leipzig.
- CALKINS, G. N. (1895), Observations on the yolk-nucleus in the egg of *Lumbricus*, in: *Trans. New-York Acad. Sc.*
- CARUS, V. (1850), Über die Entwicklung des Spinneneies, in: *Z. wiss. Zool.*, V. 2.
- CAULLERY et MESNIL (1903), Sur la structure nucléaire d'un Infusoire parasite des Actinies, in: *CR. Soc. Biol. Paris.*
- CRAMPTON, H. E. (1899), Studies upon the early history of the Ascidian egg, in: *Journ. Morphol.*, V. 15 (Suppl.).
- CRESI, G. V. (1903), Trophospongium e canalini di HOLMGREN nelle cellule luteiniche dei mammiferi, in: *Anat. Anz.*, V. 24.
- v. DAVIDOFF, M. (1890), Untersuchungen zur Entwicklungsgeschichte der *Distaplia magnilarva* DELLA VALLE, in: *Mitt. zool. Stat. Neapel*, V. 9.
- EBERTH u. MÜLLER (1892), Untersuchungen über das Pankreas, in: *Z. wiss. Zool.*, V. 53 (Suppl.).
- EHLERS, O. (1899), Zur Kenntnis der Anatomie und Biologie von *Oxyuris curvula*, in: *Arch. Naturgesch.*
- FLODERUS, M. (1896), Über die Bildung der Follikelhüllen bei den Ascidiën, in: *Z. wiss. Zool.*, V. 61.

- FOETTINGER, A. (1881), Recherches sur quelques Infusoires nouveaux, parasites des Céphalopodes, in: Arch. Biol., V. 2.
- FOL, H. (1883), Sur l'œuf et ses enveloppes chez les Tuniciers, in: Rec. zool. suisse, V. 1.
- (1896), Lehrbuch der vergleichenden mikroskopischen Anatomie. Leipzig.
- FRENZEL, E. (1891), Der Mechanismus der Secretion, in: Ctrbl. Physiol.
- FUCHS, H. (1902), Über das Epithel im Nebenhoden der Maus, in: Anat. Hefte, V. 17.
- FÜRST, M. C. (1902), Ringe, Ringreihen, Fäden und Knäuel in den Kopf- und Spinalganglienzellen beim Lachse, *ibid.*, V. 19.
- FUNCKE, R. (1900), Über das Verhalten der Heptylaminseifen gegen Wasser. Inaug.-Diss. Heidelberg.
- GALEOTTI, G. (1897), Beitrag zur Kenntnis der Secretionserscheinungen in den Epithelzellen der Schilddrüse, in: Arch. mikrosk. Anat., V. 48.
- GARNIER, CH. (1897), Les filaments basaux des cellules glandulaires, in: Bibliogr. anat.
- (1900), Contribution à l'étude de la structure et du fonctionnement des cellules glandulaires séreuses, in: Journ. Anat. Physiol.
- GAULE (1880), Über Würmchen, welche aus Froschblutkörperchen auswandern, in: Arch. Anat. Phys.
- (1881 a), Die Beziehungen der Cytozoen zu den Zellkernen, *ibid.*
- (1881 b), Kerne, Nebenkerne und Cytozoen, in: Ctrbl. med. Wiss.
- GIARDINA, A. (1901), Origine dell' oocite e delle cellule nutrice nel Dytiscus, in: Intern. Monatssch. Anat. Physiol.
- GILSON, G. et J. PANTEL (1894), Sur quelques cellules musculaires de l'Ascaris, in: Anat. Anz., V. 9.
- GOLDSCHMIDT, R. (1902), Untersuchungen über Eireifung, Befruchtung und Zellteilung bei *Polystomum integerrimum*, in: Z. wiss. Zool., V. 71.
- (1903), Histologische Untersuchungen an Nematoden, I, in: Zool. Jahrb., V. 18, Anat.
- (1904 a), Über die sogenannten radiärgesteiften Ganglienzellen von *Ascaris*, in: Biol. Ctrbl., V. 24.
- (1904 b), Der Chromidialapparat lebhaft funktionierender Gewebezellen, *ibid.*, V. 24.
- GOLGI, C. (1898), Appunti intorno alla struttura delle cellule nervose, in: Rendic. Ist. Lombard. Sc. Lett., V. 31.
- (1899), De nouveau sur la structure des cellules nerveuses des ganglions spinaux, in: Arch. ital. Biol., V. 31.

- GUENTHER, K. (1903), Über den Nucleolus im reifenden Echinodermenei und seine Bedeutung, in: Zool. Jahrb., V. 19, Anat.
- HAECKER, V. (1899), Praxis und Theorie der Zellen und Befruchtungslehre, Jena.
- HAMANN, O. (1895), Die Nematelminthen, Heft 2, Jena.
- HAMMAR, I. A. (1897), Über Secretionserscheinungen im Nebenhoden des Hundes, zugleich ein Beitrag zur Physiologie des Zellkerns, in: Arch. Anat. Physiol. (Anat.), 1897, Suppl.
- HARTMANN, M. (1902), Studien am thierischen Ei, I, in: Zool. Jahrb., V. 15, Anat.
- HEIDENHAIN, M. (1900), Über die Centralkapseln und Pseudochromosomen in den Samenzellen von Proteus sowie über ihr Verhältnis zu den Idiozomen, Chondromiten und Archiplasmaschleifen, in: Anat. Anz., V. 18.
- HEIDENHAIN, R. (1868), Beiträge zur Lehre von der Speichelabsonderung, in: Stud. physiol. Inst. Breslau, Heft 4.
- HENKING, H. (1891), Untersuchungen über die ersten Entwicklungsvorgänge in den Eiern der Insekten, II, in: Z. wiss. Zool., V. 51.
- HENNEGUY, F. (1896), Leçons sur la cellule, Paris.
- HENRY, A. (1900), Etude histologique de la fonction sécrétoire de l'épididyme chez les vertébrés supérieurs, in: Arch. anat. microsc., V. 3.
- HENSCHEN, F. (1903), Zur Struktur der Eizellen gewisser Crustaceen und Arthropoden, in: Anat. Anz., V. 24.
- HERMANN, F. (1891), Beitrag zur Lehre von der Entstehung der karyokinetischen Spindel, in: Arch. mikrosk. Anat., V. 37.
- (1897), Beiträge zur Kenntnis der Spermatogenese, *ibid.*, V. 50.
- HERRICK, C. L. u. G. E. COGHILL (1898), The somatic equilibrium and the nerve-endings in the skin, in: Journ. comp. Neurol., V. 8.
- HERTWIG, R. (1898), Über Kernteilung, Richtungskörperbildung und Befruchtung bei *Actinosphaerium eichhorni*, in: Abh. bayr. Akad. Wiss., V. 19.
- (1899 a), Was veranlaßt die Befruchtung bei Protozoen? in: SB. Ges. Morphol. Physiol. München, V. 15.
- (1899 b), Über Encystierung und Kernvermehrung bei *Arcella vulgaris*, in: Festschr. C. v. KUPFFER, Jena.
- (1902), Die Protozoen und die Zelltheorie, in: Arch. Protistenk., V. 1.
- (1903 a), Über Korrelation von Zell- und Kerngröße und ihre Beziehung, in: Zool. Jahrb. XXI. Abt. f. Anat.

- deutung für die geschlechtliche Differenzierung und die Teilung der Zelle, in: Biol. Ctrbl., V. 23.
- HERTWIG, R. (1903 b), Über das Wechselverhältnis von Kern und Protoplasma, München.
- (1904), Über physiologische Degeneration bei *Actinosphaerium eichhorni*, in: Festschr. E. HAECKEL, Jena.
- HESSE, R. (1892), Über das Nervensystem von *Ascaris megalocephala*, in: Z. wiss. Zool., V. 54.
- HOFFMANN, R. W. (1902), Über die Ernährung der Embryonen von *Nassa mutabilis*, *ibid.*, V. 72.
- HOLMGREN, E. (1900 a), Studien in der feinem Anatomie der Nervenzellen, I, in: Anat. Hefte, V. 15.
- (1900 b), Von den Ovocyten der Katze, in: Anat. Anz., V. 18.
- (1901), Beiträge zur Morphologie der Zelle, I. Nervenzellen, in: Anat. Hefte, V. 18.
- (1902), Neue Beiträge zur Morphologie der Zelle, in: *Ergebn. Anat. Entw.*, V. 11, 1901.
- (1903), Über die Trophospongien der Nebenhodenzellen und der Lebergangszellen von *Helix pomatia*, in: Anat. Anz., V. 22.
- HOLMGREN, N. (1902), Über die morphologische Bedeutung des Chitins bei den Insekten, *ibid.*, V. 21.
- HUIE, L. (1897), Changes in the cell-organs of *Drosera* produced by feeding with egg-albumen, in: *Quart. J. microsc. Sc.*, V. 39.
- JÄGERSKIÖLD, L. A. (1894), Beiträge zur Kenntnis der Nematoden, in: *Zool. Jahrb.*, V. 7, Anat.
- JORDAN, E. O. (1893), The habits and development of the newt (*Diemyctilus viridescens*), in: *Journ. Morphol.*, V. 8.
- KOPSCH, F. (1902), Die Darstellung des Binnennetzes in spinalen Ganglienzellen und andern Körperzellen mittels Osmiumsäure, in: *SB. Akad. Wiss. Berlin*, V. 40.
- KORSCHULT, E. (1889), Beiträge zur Morphologie und Physiologie des Zellkerns, in: *Zool. Jahrb.*, V. 4, Anat.
- (1896), Über die Struktur der Kerne in den Spinnndrüsen der Raupen, in: *Arch. mikrosk. Anat.*, V. 47.
- KORSCHULT und HEIDER (1902), *Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere. Allg. Teil I.*
- KÜHNE, W. u. SH. LEA (1876), Über die Absonderung des Pankreas, in: *Verh. naturh.-med. Ver. Heidelberg*.
- LAGUESSE, E. (1899), Corpuscules paranucléaires (parasomes), filaments basaux et zymogène dans les cellules sécrétantes, in: *Cinquant. Soc. Biol. Paris*.

- LAUNOY, L. (1903), Contribution à l'étude des phénomènes nucléaires de la sécrétion, in: *Ann. Sc. nat.*, V. 18.
- V. LA VALETTE ST. GEORGE (1867), Über die Genese der Samenkörper, in: *Arch. mikrosk. Anat.*, V. 3.
- LÉGER, L. (1904), La reproduction sexuée chez les *Stylorhynchus*, in: *Arch. Protistenk.*, V. 3.
- LEUCKART, R. (1873—76), *Die Parasiten des Menschen*, 1. Aufl.
- LEYDIG, F. (1885), *Die Zelle und die Gewebe*, Bonn.
- (1888), Beiträge zur Kenntnis des tierischen Eies im unbefruchteten Zustande, in: *Zool. Jahrb.*, V. 3, Anat.
- LOOSS, A. (1896), Über den Bau des Oesophagus bei einigen Ascariden, in: *Ctrbl. Bakt.*, V. 19.
- (1901), The Sclerostomidae of horses and donkeys in Egypt, in: *Rec. Egypt. Govern. School Med. Cairo*.
- LUBOSCH, W. (1902), Über die Eireifung der Metazoen etc., in: *Ergebn. Anat. Entw.*, V. 11, 1901.
- LUKJANOW, L. M. (1888), Über eine eigentümliche Form des Kernkörperchens, in: *Arch. mikrosk. Anat.*, V. 32.
- MARENGHI, G. (1903), Alcune particolarità di struttura e di innervazione della cute dell' *Ammocoetes branchialis*, in: *Z. wiss. Zool.*, V. 75.
- MARTINELLI (1899), Sur les altérations des cellules hépatiques dans le diabète expérimental, in: *Arch. ital. Biol.*, V. 31.
- MATHEWS, A. M. (1899), The changes in structure of the pancreas cell, in: *Journ. Morphol.*, V. 15, Suppl.
- METZNER, R. (1894), Beiträge zur Granulalehre, I, in: *Arch. Anat. Physiol. (Physiol.)*.
- MEVES, F. (1900), Über den von LA VALETTE ST. GEORGE entdeckten Nebenkern (Mitochondrienkörper) der Samenzellen, in: *Arch. mikrosk. Anat.*, V. 56.
- (1902 a), Struktur und Histogenese der Spermien, in: *Ergebn. Anat. Entw.*, V. 11, 1901.
- (1902 b), Über oligopyrene und apyrene Spermien und ihre Entstehung, in: *Arch. mikrosk. Anat.*, V. 61.
- MONTGOMERY, TH. H. (1899), Comparative cytological studies, with especial regard to the morphology of the nucleolus, in: *Journ. Morphol.*, V. 15.
- NEGRI (1899), Di una fine particolarità di struttura delle cellule di alcune ghiandole dei mammiferi, in: *Bull. Soc. med. chir. Pavia*.
- NUSSBAUM, M. (1877—79), Über den Bau und die Thätigkeit der Drüsen, 3. Mitt., in: *Arch. mikrosk. Anat.*, V. 13, 15, 16.

- OGATA, M. (1883), Die Veränderung der Pankreaszellen bei der Secretion, in: Arch. Anat. Physiol. (Phys.).
- PENSA (1899), Supra una fine particolarità di struttura di alcune cellule delle capsule suprarenali, in: Bull. Soc. med. chir. Pavia.
- (1901), Osservazioni sulla struttura delle cellule cartilaginee, *ibid.*
- PETER, K. (1898), Die Bedeutung der Nährzellen im Hoden, in: Arch. mikrosk. Anat., V. 53.
- PEWSNER-NEUFELD, R. (1903), Über die Saftkanälchen in den Ganglienzellen des Rückenmarks und ihre Beziehung zum pericellulären Saftlückensystem, in: Anat. Anz., V. 23.
- PLATNER, G. (1886), Über die Entstehung des Nebenkerns und seine Beziehung zur Kernteilung, in: Arch. mikrosk. Anat., V. 26.
- (1889), Beiträge zur Kenntnis der Zelle und ihrer Theilungserscheinungen, IV, *ibid.*, V. 33.
- PRENANT, A. (1899), Sur le protoplasma supérieur, in: Journ. Anat. Physiol.
- V. PROWAZEK, S. (1904 a), Die Entwicklung von Herpetomonas, in: Arb. Kais. Gesundheitsamt, V. 20.
- (1904 b), Untersuchungen über einige parasitische Flagellaten, *ibid.*, V. 21.
- REGAUD, C. (1902), Sur les variations de chromaticité des noyaux dans les cellules à fonction sécrétoire, in: CR. Soc. Biol. Paris.
- RETZIUS, G. (1901), Über Kanälchenbildungen in den Riesenzellen des Knochenmarks, in: Verh. Anat. Ges. 1901.
- ROHDE, E. (1892), Muskel und Nerv, I. Ascaris, in: Zool. Beitr., V. 3.
- (1903, 1904), Untersuchungen über den Bau der Zelle, I u. III, in: Z. wiss. Zool., V. 75, 76.
- SALENSKY, W. (1903), Etudes anatomiques sur les Appendiculaires, I, in: Mém. Acad. St. Pétersbourg, V. 13.
- SCHAUDINN, F. (1903), Untersuchungen über die Fortpflanzung einiger Rhizopoden, in: Arb. Kais. Gesundheitsamt, V. 19.
- (1904), Generations- und Wirtswechsel bei Trypanosoma und Spirochaete, *ibid.*, V. 20.
- SCHIMMELPFENNIG, G. (1903), Über Ascaris megalocephala. Beiträge zur Biologie und Physiologie derselben, in: Arch. wiss. prakt. Tierheilk., V. 29, 1903.
- SCHNEIDER, A. (1866), Monographie der Nematoden, Berlin.
- SCHNEIDER, K. C. (1902), Lehrbuch der vergleichenden Histologie der Tiere, Jena.
- SCHOCKAERT, R. (1901, 1902), L'ovogénèse chez le Thysanozoon Brocchi, in: Cellule, V. 18, 20.

- SCHUBERG, A. (1903), Untersuchungen über Zellverbindungen, I, in: Z. wiss. Zool., V. 74.
- SEELIGER, O. (1900), Einige Bemerkungen über den Bau des Ruderschwanzes der Appendicularien, *ibid.*, V. 67.
- SOLGER, B. (1896), Über den feinern Bau der Glandula submaxillaris des Menschen, in: Festschr. C. GEGENBAUR, Jena.
- STUDNICKA, F. K. (1899), Über Flimmer- und Cuticularzellen, in: SB. böhm. Ges. Wiss., V. 35.
- SUTTON, W. S. (1900), The spermatogonial divisions in *Brachystola magna*, in: Bull. Univ. Kansas, V. 1.
- (1902), On the morphology of the chromosome-group in *Brachystola magna*, in: Biol. Bull., V. 4.
- VAN BAMBEKE, CH. (1893), Contributions à l'histoire de la constitution de l'œuf, in: Arch. Biol., V. 13.
- (1897), Recherches sur l'oocyte de *Pholcus phalangoides*, *ibid.*, V. 15.
- VAN BÖMMEL, A. (1895), Über Cuticularbildungen bei einigen Nematoden, in: Arb. zool. Inst. Würzburg, V. 10.
- VAN DER STRICHT, O. (1898), La formation des globules polaires etc. chez *Thysanozoon Brocchi*, in: Arch. Biol., V. 15.
- (1902), Les „pseudochromosomes“ dans l'oocyte des *Chauvesouris*, in: CR. Assoc. Anat. 1902.
- VAN GEHUCHTEN, A. (1893), Contribution à l'étude du mécanisme de l'excrétion cellulaire, in: Cellule, V. 9.
- VEJDOVSKY, F. u. A. MRÁZEK (1903), Umbildung des Cytoplasma während der Befruchtung und Zellteilung, in: Arch. mikrosk. Anat., V. 62.
- VERATTI, E. (1902), Ricerche sulla fine struttura della fibra muscolare striata, in: Mem. Ist. Lombard., V. 19.
- VER ECKE (1893), Modifications de la cellule pancréatique pendant l'activité sécrétoire, in: Arch. Biol., V. 13.
- VIGNON, P. (1901), Recherches de cytologie générale sur les épithéliums, in: Arch. zool. exp. (3), V. 9.
- VOLTZENLOGEL, E. (1902), Untersuchungen über den anatomischen und histologischen Bau des Hinterendes von *Ascaris megalcephala* und *Ascaris lumbricoides*, in: Zool. Jahrb., V. 16, Anat.
- WALDEYER, W. (1901—1903), Die Geschlechtszellen, in: O. HERTWIG, Handb. d. vergl. exp. Entwicklgesch. Wirbelt.
- WARREN, E. (1903), On the anatomy and development of *Distomum cirrigerum* v. BAER, in: Quart. Journ. microsc. Sc., V. 47.
- WEINLAND, E. (1901), Über Kohlehydratzersetzung ohne Sauerstoff-

- aufnahme bei *Ascaris*, ein tierischer Gärungsprozeß, in: *Ztschr. Biol.*, V. 42.
- WILSON, E. B. (1900), *The cell in development and inheritance*, 2. edit.
- v. WINIWARTER, H. (1900), *Recherches sur l'ovogénèse et l'organogénèse de l'ovaire des Mammifères*, in: *Arch. Biol.*, V. 17.
- ZUR STRASSEN, O. L. (1904), *Anthraconema*, eine neue Gattung freilebender Nematoden, in: *Zool. Jahrb., Suppl.* 7 (Festschr. A. WEIS-MANN).
-

Erklärung der Abbildungen.

Sämtliche Figuren sind nach den Präparaten mit dem ABBE'schen Zeichenapparat auf halbe Objekttischhöhe entworfen. Die Farben der Abbildungen entsprechen nicht genau im Ton, aber in der Intensität denen des Präparats. Tubuslänge, wenn nicht anders bemerkt, 130 mm.

Tafel 3.

Fig. 1. *Ascaris lumbricoides*. Querschnitt durch den Oesophagus etwas schief geschnitten, so daß nur ein Flächenkern getroffen ist. Der Schnitt soll die Verteilung der Chromidialfäden im Organ demonstrieren. *dr* Dorsale Drüsenzelle. Hämatoxylin-chroms. Kali. LEITZ' Obj. 5. Oc. 2.

Fig. 2. *A. lumbr.* Stück eines Tangentialschnitts durch den Oesophagus, der das Verhältnis von kontraktile Substanz und Chromidialapparat zeigt. Die Muskelsäulen *sa* sind quer getroffen, in ihnen die schwarzen Querschnitte der Myofibrillen. Bei *a* Eintritt eines Chromidialstranges in eine Muskelsäule. Um den großen Kern die concentrisch geschichtete Plasmazone. *la* Lacune. APÁTHY's Nachvergoldung. ZEISS' Hom. Imm. $\frac{1}{18}$. Oc. 0.

Fig. 3. *A. lumbr.* Umgebung des Kerns einer Flächenzelle des Oesophagus. Der Kern liegt in einer dicht von verschlungenen Chromidialfäden erfüllten Plasmazone *n*. Links ein Muskelfibrillenbündel mit dicken Chromidialsträngen. Das markbeutelartige Vorspringen des kernhaltenden Plasma hat keine Bedeutung, wird durch eine Lacune hervorgerufen, in die jener Teil hineinhängt. Hämatoxylin-chroms. Kali. ZEISS' Hom. Imm. $\frac{1}{18}$. Oc. 2.

Fig. 4. *A. lumbr.* Kern einer Oesophagusflächenzelle mit umgebendem wabigen Plasma. Die ebenfalls wabige, concentrisch geschichtete Zone buchtet durch ein linsenförmiges Polster *li* den Kern ein. Hämatoxylin-chroms. Kali. ZEISS' Hom. Imm. $\frac{1}{18}$. Oc. 3.

Fig. 5. *A. megaloccephala*. Stück aus dem Oesophagus mit reichlicher

Ausbildung der Chromidialfäden um den Kern. Hämatoxylin-chroms. Kali. LEITZ' Apochr. Imm. 2 mm. Comp. Oc. 4.

Fig. 6. *A. lumbr.* Partie aus dem Plasma einer großen Muskelzelle des Vorderendes. Neubildung von Chromidialfäden durch eine Art von Knospung; *x*, *y*, *z* verschiedene Stadien hiervon. *a* Die das Plasma erfüllenden Stoffwechsellkörnchen, *k* die nur in der Nähe des Kerns befindlichen großen geschwärzten Kugeln. APÁTHY's Nachvergoldung. LEITZ' Apochr. Imm. 2 mm. Comp. Oc. 6.

Fig. 7. *A. lumbr.* Stück eines Querschnitts der Subcuticula. Neben einem Kern liegen die Querschnitte der schlauchförmigen Stütz fibrillen. Hämatoxylin-chroms. Kali. ZEISS' Hom. Imm. $\frac{1}{18}$. Oc. 1.

Fig. 8. *A. lumbr.* Verschiedenartiges Aussehen der Chromidialfäden in Oesophaguszellen. *a* Stark verschlungener mittelstarker Faden, *b* besonders zarte Faser, *c* Degenerationszustände, körniger Zerfall der Fäden, *d* Aufsplitterung eines dicken Stranges, *e* die häufig auftretende Doppelkeulenform, *f* Abgang eines zarten Fadens von einem dickern, der die vakuolierte Struktur erkennen läßt. Hämatoxylin-chroms. Kali. ZEISS' Hom. Imm. $\frac{1}{18}$. Oc. 1.

Fig. 9. *A. lumbr.* Teil einer Oesophaguszelle; die Verschlingungen starker Chromidialfäden zwischen den radiären Muskelbündeln. Hämatoxylin-chroms. Kali. LEITZ' Apochr. Imm. 2 mm. Comp. Oc. 6.

Fig. 10. *A. lumbr.* Eine Kantenzelle im Querschnitt, um die Stützfasersplatten zu zeigen. Hämatoxylin-chroms. Kali. ZEISS' Hom. Imm. $\frac{1}{18}$. Oc. 1.

Tafel 4.

Fig. 11. *A. lumbr.* Umgebung eines Flächenzellkerns mit dichten ungleich starken Chromidialfäden. Der Kern ist peripher getroffen, wo der Vorsprung der concentrischen Zone ihn einbuchtet. Hämatoxylin-chroms. Kali. ZEISS' Hom. Imm. $\frac{1}{18}$. Oc. 0.

Fig. 12. *A. lumbr.* Umgebung eines Oesophaguskernes mit besonders reichlichen, sehr zarten, wenig gebogenen Chromidialfäden. Besondere Form des Nucleolus. *la* Lacune. Iodgrün-Fuchsin n. ZIMMERMANN. ZEISS' Hom. Imm. $\frac{1}{18}$. Oc. 0.

Fig. 13 a u. b. *A. megaloc.* Zwei aufeinanderfolgende Schnitte durch die Umgebung eines Flächenkerns. Nur wenige und kurze Chromidialfäden, die sich nicht bis zwischen die Muskelbündel erstrecken. In *a* tritt bei 1 ein Faden dicht an die Kernmembran, auf der er eine Strecke weit verläuft. Oben in der Kernmembran eine Anzahl feiner chromatischer Kügelchen, wahrscheinlich im Begriff aus dem Kern auszuscheiden. Hämatoxylin-chroms. Kali. LEITZ' Apochr. Imm. 2 mm. Comp. Oc. 4.

Fig. 14. *A. megaloc.* Umgebung eines Oesophagusflächenkerns. Die wenig zahlreichen Chromidialfäden sämtlich in Zerfall begriffen. *nc* Nerven faser. Hämatoxylin-chroms. Kali. LEITZ' Apochr. Imm. 2 mm. Comp. Oc. 4.

Fig. 15 a u. b. *A. megaloc.* Zwei dieser Degenerationsbilder stärker vergrößert. In *a* unregelmäßiger Kontur des Stranges, diffuse Chromatinbröckchen. In *b* starke Vacuolisation, Zerfließen in das umgebende Plasma. Hämatoxylin-chroms. Kali. LEITZ' Apochr. Imm. 2 mm. Comp. Oc. 8.

Fig. 16. *A. lumbr.* Querschnitt durch einen Teil einer ventralen Muskelzelle des männlichen Hinterendes. Die kontraktile Rinde *R* ist nur angedeutet. Im Plasma in der Umgebung des Kerns die gewundenen Chromidialfäden, die zum Teil an die Kernmembran herantreten. Verd. DELAFIELD. Hämatoxylin. LEITZ' Apochr. Imm. 2 mm. Comp. Oc. 6.

Fig. 17 a u. b. *A. lumbr.* Desgl. von der hintersten Schwanzspitze. Die Chromidialfäden meist in der Längsrichtung verlaufend, daher im Querschnitt als Punkte erscheinend. Sie sind besonders dicht der Kernmembran aufgelagert. *b* zeigt den Kern in dem auf *a* folgenden Schnitt; der Kern nur bei tiefer Einstellung sichtbar, auf seiner Oberfläche die Schleifen der Chromidialfäden. Verd. DELAFIELD. Hämatoxylin. LEITZ' Apochr. Imm. 2 mm. Comp. Oc. 6.

Fig. 18. *A. lumbr.* Querschnitt durch den bandförmigen Exsertor des Spiculums auf der Höhe des Kerns. Chromidialfäden meist längs verlaufend, daher hauptsächlich quer getroffen. Verd. DELAFIELD. Hämatoxylin. LEITZ' Apochr. Imm. 2 mm. Comp. Oc. 6.

Tafel 5.

Fig. 19. *A. lumbr.* Stück eines Längsdurchschnitts durch einen Spicularetractor. Kontraktile Rinde *R* nur angedeutet. Im Kern eine traubige Chromatinmasse. Oben eine Chromatinkugel im Begriff auszutreten. In dem lamellosen Plasma finden sich ähnliche Kugeln *chr*. Bei *chr*¹ liegen drei solcher Kugeln durch einen chromatischen Strang miteinander verbunden. Die Chromidialfäden erfüllen das Plasma, liegen meist in Form einzelner Knäuel oder Inseln *i*. Einzelne Fäden *k* erscheinen gekörnt. DELAFIELD. Hämatoxylin-Eosin. LEITZ' Apochr. Imm. 2 mm. Comp. Oc. 6.

Fig. 20. *A. lumbr.* Teil eines Schnitts durch die Dilatatorzelle des Chylusdarms. Kern und Chromidialapparat sind bei starker Vergrößerung genau wiedergegeben. *a, b, c, d, e, f, g* verschiedene Ausbildungsformen der Stränge. Strang *g* tritt an die Kernmembran, an der gleichen Stelle setzt im Innern des Kerns ein Faden *st* an. *fi* Stützfibrillen. Hämatoxylin-chroms. Kali. ZEISS' Apochr. Imm. 2 mm. Comp. Oc. 8.

Fig. 21, 22. *A. lumbr.* Kerne von transversalen Bursalmuskelzellen, die keinen Chromidialapparat zeigten. Austritt chromatischer Körper ins Sarkoplasma. DELAFIELD. Hämatoxylin-Eosin. LEITZ' Apochr. Imm. 2 mm. Comp. Oc. 6.

Fig. 23. *A. lumbr.* Stück aus der verschmälerten ventralen Partie einer Dilatatorzelle mit excessiv entwickelten Chromidialfäden. Verd. DELAFIELD. Hämatoxylin. LEITZ' Apochr. Imm. 2 mm. Comp. Oc. 6.

Fig. 24. *A. lumbr.* Der Markbeutelteil einer Dilatorzelle mit dem Kern, einigen der kontraktile Fortsätze *a* und dem Chromidialapparat. Übersichtsbild. Hämatoxylin-chroms. Kali. LEITZ' Obj. 8, Oc. 2.

Fig. 25. *A. lumbr.* Partie um den Kern einer Dilatorzelle mit unregelmäßig konturierten, blasig aufgetriebenen Chromidialsträngen. Dazwischen große, blasser färbbare Brocken br. DELAFIELD. Hämatoxylin-Eosin. ZEISS' Hom. Imm. $\frac{1}{15}$. Oc. 1.

Fig. 26. *A. lumbr.* Stück des Chromidialstrangs *a* der Fig. 20 bei starker Vergrößerung. Reiche Vacuolisation; Einlagerung chromatischer Körner in eine Grundsubstanz. Hämatoxylin-chroms. Kali. ZEISS' Apochr. Imm. 1,5 mm. Comp. Oc. 12.

Fig. 27. *A. lumbr.* Degenerationsbild eines Chromidialstrangs aus einer Dilatorzelle. Das Chromatin zu einzelnen segmentartig hintereinander gereihten Brocken angesammelt, die einer blassen Grundsubstanz eingelagert sind. Hämatoxylin-chroms. Kali. ZEISS' Apochr. Imm. 1,5 mm. Comp. Oc. 12.

Fig. 28. *A. lumbr.* Übersichtsbild einer Muskelzelle des männlichen Hinterendes, Levator der Schwanzspitze, im Längsschnitt. Chromidialfäden vorwiegend in der Kontraktionsrichtung verlaufend. DELAFIELD. Hämatoxylin-Eosin. LEITZ' Obj. 8, Oc. 2.

Tafel 6.

Fig. 29. *A. lumbr.* Querschnitt durch einen Spicularetractor nach einstündigem Tetanisieren. Die Chromidialfäden in mächtiger Ausbildung, teilweise auch zwischen die kontraktile Rinde *R* eindringend. In letzterer Züge chromatischer Körnchen *cr*. Verd. DELAFIELD. Hämatoxylin. LEITZ' Apochr. Imm. 2 mm. Comp. Oc. 6.

Fig. 30. *A. lumbr.* *a, b, c, d* Verschiedene Zerfallzustände der Chromidialstränge aus verschiedenen Muskelzellen des männlichen Hinterendes nach erschöpfender 26stündiger Muskeltätigkeit infolge Alkoholreizung. Verd. DELAFIELD. Hämatoxylin. LEITZ' Apochr. Imm. 2 mm. Comp. Oc. 6.

Fig. 31. *A. lumbr.* Partie um den Kern der Dilatorzelle nach 1stündigem Tetanus. Vermehrung der dünnen Fäden; die stärkern zeigen die segmentierte Degenerationsform wie sie in Fig. 27 genauer dargestellt wurde. Verd. DELAFIELD. Hämatoxylin. LEITZ' Apochr. Imm. 2 mm. Comp. Oc. 4.

Fig. 32. *A. megaloc.* Darmepithelzellen; die großen stark gefärbten Brocken entsprechen wahrscheinlich den Chromidien. Hämatoxylin-chroms. Kali. LEITZ' Apochr. Imm. 2 mm. Comp. Oc. 4.

Fig. 33. *A. lumbr.* Darmepithel aus dem hintersten Abschnitt des Mitteldarms. Eine Zelle in mitotischer Teilung. In sämtlichen Zellen der Chromidialapparat in Form anastomosierender Fäden; keine Nahrungskörper. *erb* Zone der Basalfilamente, *erd* dem Lumen zugekehrte chro-

matische Zone. Hämatoxylin-chroms. Kali. ZEISS' Hom. Imm. $\frac{1}{18}$. Oc. 1.

Fig. 34. *A. lumbr.* Flächenabschnitt durch das Darmepithel, die teilweise wandständige Lage der Chromidialfäden zeigend. Verd. DELAFIELD. Hämatoxylin. LEITZ' Apochr. Imm. 2 mm. Comp. Oc. 8.

Fig. 35. *A. lumbr.* Wie 33 zeigt die vacuolisierte Struktur, der dem Lumen zugekehrten chromatischen Zone und ihre Verbindung mit dem Chromidialapparat. Hämatoxylin-chroms. Kali. LEITZ' Apochr. Imm. 2 mm. Comp. Oc. 6.

Fig. 36. *A. lumbr.* Querschnitt durch 2 ventrale Muskelzellen des männlichen Hinterendes nach 1stündigem Tetanus. Starke Vermehrung des Chromidialapparats. Verd. DELAFIELD. Hämatoxylin. LEITZ' Apochr. Imm. 2 mm. Comp. Oc. 4.

Fig. 37. *A. lumbr.* In Verdauung begriffenes Darmepithel aus dem vordersten Teil des Mitteldarms. Nur eine Zelle ausgeführt, die andern zeigen die gleiche Struktur. Die Chromidialfäden vorwiegend wandständig. DELAFIELD. Hämatoxylin-Eosin. ZEISS' Hom. Imm. $\frac{1}{18}$. Oc. 0.

Fig. 38. *A. lumbr.* Stück einer dorsalen Enddarmdrüsenzelle. Kern mit gleichmäßig feinkörnigem Inhalt und größeren Chromatinkugeln amöboid. Breite concentrisch geschichtete Zone. Hämatoxylin-chroms. Kali. LEITZ' Hom. Imm. $\frac{1}{12}$. Oc. 1.

Fig. 39. *A. lumbr.* Anschnitt einer lateralen Enddarmdrüsenzelle. Der Kern peripher getroffen. Im Zelleib dicke Chromidialstränge, die nach kurzem Verlauf durchschnitten sind. Die hellen Räume, in denen sie liegen, wohl durch Schrumpfung entstanden. Hämatoxylin-chroms. Kali. LEITZ' Apochr. Imm. 2 mm. Comp. Oc. 2. Tubusl. 170 mm.

Fig. 40. *A. lumbr.* Ein Chromidialstrang der gleichen Zelle stärker vergrößert. Hämatoxylin-chroms. Kali. LEITZ' Hom. Imm. $\frac{1}{12}$. Comp. Oc. 4.

Tafel 7.

Fig. 41. *Holothyrus sp.* Schnitt durch ein älteres Ei einer Acaride; Präparat des Herrn Dr. THON. In dem vollständig mit feinen Körnchen erfüllten Plasma liegen stark gewundene Fäden, die sich mit Congorot gefärbt haben. Eisenhämatoxylin-Congorot. LEITZ' Apochr. Imm. 2 mm. Comp. Oc. 2.

Fig. 42. *A. megaloc.* 4 Zellen einer Eiröhre von 180 μ Durchmesser. In der Nähe des Kerns, zum Teil diesem anliegend, stark gefärbte körnige Fäden zu Netzen vereinigt (Chondromiten, Chromidien). Hämatoxylin-chroms. Kali. LEITZ' Apochr. Imm. 2 mm. Comp. Oc. 8.

Fig. 43. *A. lumbr.* Stück einer ruhenden lateralen Enddarmdrüsenzelle. Kern mit Kernsaft, schmale perinucleäre Zone, grobschaumiges faseriges Plasma. Bei *a* eine Alveole mit körnigem Inhalt stärker vergrößert. Hämatoxylin-chroms. Kali. LEITZ' Hom. Imm. $\frac{1}{12}$. Oc. 1.

Fig. 44. *Holothyrus sp.* Die in Fig. 41 mit *a* und *b* bezeichneten Fäden stärker vergrößert. Eisenhämatoxylin-Congorot. LEITZ' Apochr. Imm. 2 mm. Comp. Oc. 6.

Tafel 8.

Fig. 45—62. Schematische Darstellung des Verhaltens von propagatorischem und somatischem Kern in verschiedenen Zellarten. Erklärung s. S. 124.

*Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.*

Über den Ursprung der Lungen.

Von

A. Goette.

Mit 6 Abbildungen im Text.

Die meisten der schon seit langer Zeit angestellten Untersuchungen über die verwandtschaftlichen Beziehungen der Lungen zu andern Organen betreffen ihre Homologie mit den Schwimmblasen. Schon CUVIER widersprach im Jahre 1823 einer solchen von anderer Seite verfochtenen Homologie (3, p. 527), und v. BAER beginnt seine Abhandlung über die Schwimmblase mit dem Satz: „Seit längerer Zeit schon neigte sich die Mehrzahl der deutschen Physiologen und Zootomen zu der Überzeugung, daß die Schwimmblase der Fische eine verkümmerte Lunge sei, allein einen vollständigen Beweis hat man noch nicht geben können“ (1, p. 38). Die Diskussion darüber hat bis in die allerneueste Zeit gedauert und ist noch nicht endgültig abgeschlossen, wie die ausführlichen Übersichten darüber von MOSER (10) und von SPENDEL (14) beweisen. GEGENBAUR blieb bis zuletzt zweifelhaft, ob nicht Lungen und Schwimmblasen getrennten Ursprungs und nur homoide Bildungen seien (4, p. 268), und WIEDERSHEIM hat neuerdings diesen zweifachen Ursprung nachzuweisen gesucht (16). Diesen Versuch hat SPENDEL jedoch in so überzeugender Weise als verfehlt erwiesen, daß von ihm weiterhin abgesehen werden kann.

Im übrigen führt eine Vergleichung aller jener luftführenden Organe der Wirbeltiere zu dem Ergebnis, daß sich unter ihnen zwei

Extreme der Form- und Lagebeziehungen feststellen lassen: 1. das einheitliche, über dem Darm gelegene und dorsal in den Vorderdarm mündende Organ, — die Schwimmblase der meisten Teleostomen, und 2. das paarige und ventral von demselben Darmteil ausgehende Organ, wie es bei *Polypterus* als Schwimmblase und bei allen Digitaten (Amphibien, Amnioten) als Lunge vorkommt. Zwischen diesen Extremen vermitteln die wechselreichen Formen, die alle Abstufungen und Kombinationen von dorsaler und ventraler Lage und Mündung, einfachen und verschieden geteilten Luftsäcken, endlich von echter Luftatmung und andern Funktionen derselben umfassen.

Angesichts dieser Tatsachen konnte eine allgemeine Homologie der Lungen und Schwimmblasen, wie sie etwa v. BAER vertreten zu haben scheint (1, p. 40), von den meisten Beobachtern nicht wohl bezweifelt werden, und es rückte vielmehr die Frage in den Vordergrund, in welcher besondern Weise der stammesgeschichtliche Zusammenhang jener beiden extremen Formen zu denken sei. Darüber liegen zwei entgegengesetzte Hypothesen vor. BOAS hielt die dorsal mündende einfache Schwimmblase für die Urform, die dadurch in die typische Lungenbildung übergang, daß sie sich der Länge nach bis zur Mündung spaltete und darauf jede Hälfte um den Darm herum bis zu dessen Ventralseite wanderte, wo beide Hälften sich wieder zu einem gemeinsamen Mündungsstück vereinigten (2). SAGEMEHL vertrat den entgegengesetzten Standpunkt, indem er die Urform in der doppelten ventralen Schwimmblase von *Polypterus* erblickte, die ohne wesentliche morphologische Veränderungen in die Lunge übergang, dagegen durch Lageveränderung und durch Rückbildung einer Hälfte zu den typischen Schwimmblasen hinüberführte (11).

Für die Ansicht von BOAS fand sich keine genügende Begründung, während die Hypothese von SAGEMEHL durch manche Überlegungen und spätere Beobachtungen an Wahrscheinlichkeit gewann. So konnte die Wanderung der ventralen Luftsäcke an die Dorsalseite des Darms dadurch motiviert werden, daß sie zu der ihnen ursprünglich fremden hydrostatischen Funktion übergangen; und andererseits wurde eine solche Wanderung am Luftsack von *Ceratodus* direkt beobachtet (13), worauf auch MOSER Lageveränderungen der einfachen Schwimmblase bei verschiedenen Knochenfischen nachwies (10). Dazu kommt die weitere Beobachtung MOSER's, daß während der Entwicklung von *Rhodeus* und *Cyprinus* sich eine kleine

Ausstülpung des Luftgangs zeigt, die ganz wohl im Sinne von SAGEMEHL als das Rudiment einer verschwundenen Schwimmblasenhälfte gedeutet werden kann.

War auf diese Weise mit großer Wahrscheinlichkeit festgestellt, daß die doppelten ventralen Luftsäcke von *Polypterus* die gemeinsame Ausgangsform für Lungen und Schwimmblasen repräsentierten, so blieb noch die weitere Untersuchung übrig, woher denn jene Luftsäcke oder, da sie morphologisch durchaus mit Lungen übereinstimmen¹⁾, woher diese direkt abstammten. Darüber habe ich mich, bis zum Erscheinen des genannten Aufsatzes von SPENGLER allein ausgesprochen, und zwar zuerst in meiner Entwicklungsgeschichte der Unke (1875), worin ich die Hypothese aufstellte, daß die Lungen der Amphibien Umbildungen von hintern Darmkiementaschen seien. In der Entwicklungsgeschichte des Flußneunauges (1890) wurde dieselbe Hypothese von einer andern Seite her erörtert, während in meinem Lehrbuch der Zoologie (1902) nur das Ergebnis jener Untersuchungen wiedergegeben ist. Diese meine Angaben sind aber bisher, mit einer gleich zu erwähnenden Ausnahme, vollständig übersehen worden. GEGENBAUR erklärte noch vor kurzem, daß Vorstufen der Lungenbildung nicht bekannt seien (4, p. 255), und MOSER wiederholt dies mit dem Zusatz, daß entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen, die darüber allein Auskunft geben könnten, „zurzeit noch vollständig fehlen“ — Behauptungen, die bei einiger Kenntnis der einschlägigen Literatur hätten vermeiden werden können.

Nur SPENGLER hat in seinem neuesten Aufsatz (14), ohne sich auf eigene Beobachtungen zu stützen, die von mir aufgestellte Hypothese wiederholt und dabei wenigstens die erwähnte Bemerkung in meinem Lehrbuch angeführt. „Eine von GOETTE gegebene Abbildung eines Frontaldurchschnitts durch die Vorderhälfte einer Amphibienlarve läßt eine derartige Entstehung der Lungen aus einem Paar von Visceraltaschen, die statt seitlich gegen die Haut hin, nach hinten gerichtet sind und hier Raum finden, auf Kosten der Leibeshöhle sich auszudehnen und auszuwachsen, sogar sehr plausibel erscheinen.“ Natürlich konnte darin allein keine genügende

1) Der physiologische Unterschied ist hier um so weniger zu beachten, als z. B. der Luftsack von *Ceratodus* während der Kiemenatmung arterielles Blut, während ihrer Sistierung aber direkt venöses Herzblut erhält, also bald als Schwimmblase, bald als Lunge wirkt.

Begründung der Hypothese gefunden werden, und so unternahm es SPENGLER, sie durch einige bekannte Tatsachen aus der Anatomie der Fische zu stützen.

Wenn die Lungen oder die lungenähnlichen Luftsäcke, wie sie *Polypterus* besitzt, aus hintern Kiementaschen hervorgegangen sind, so müssen die letztern nach dem Schwund der in ihnen enthaltenen Kiemen und nach dem Verschlüß ihrer äußern Öffnungen sich in zwei Säcke verwandelt haben, deren innere Öffnungen sich zu einer gemeinsamen Mündung in den Darm verbinden. Eine solche Metamorphose glaubt nun SPENGLER in den von SAGEMEHL beschriebenen Pharyngealtaschen der Scariden (12) wiederzuerkennen. Während die vier vordern Kiemen- oder Visceraltaschen dieser Tiere, „wie gewöhnlich bei den Knochenfischen Kiemen enthalten“, seien „die fünften¹⁾ zu zwei blindsackartigen sog. Pharyngealtaschen entwickelt“, die mit einer gemeinsamen Öffnung in den Darmkanal einmünden. In diesem Fall hätten wir also „die Luftsäcke in einem Zustande vor uns, der dem anatomischen Befunde bei den Crossopterygiern so genau entspricht, wie wir es nur irgend erwarten dürfen“ (14, p. 745).

Aus dieser Beschreibung der „Kiemen enthaltenden Visceraltaschen“ geht unzweideutig hervor, daß SPENGLER noch der alten Auffassung huldigt, wonach die Darmkiementaschen der Cyclostomen sich unmittelbar in die Kiemensäcke der Selachier, dagegen bei den Teleostomen, nach einer teilweisen Rückbildung der Scheidewände, in die außen vom Kiemendeckel überdeckten und nach innen bis zu den Kiemenspalten reichenden Interbranchialräume verwandelten, die noch immer „Kiementaschen“ heißen. Damit nun eine solche Kiementasche sich in einen dem Darm anhängenden glatten Blindsack verwandeln kann, gehört sich vor allem der Schwund der zugehörigen Kiemenblattreihen und dann ein Abschluß der Tasche nach außen. Dieser Abschluß wäre allerdings bei den Selachiern zu verstehen, wo die Ränder der die Interbranchialräume trennenden Septen oder die äußern Kiemenlöcher leicht verwachsen könnten. Bei den sämtlichen Teleostomen sind aber jene Septen nicht bloß verkleinert, wie es früher hieß, sondern fehlen, wie ich auf Grund eingehender Unter-

1) SPENGLER nennt sie nach der üblichen Bezeichnung das 5. Taschenpaar; sobald man aber alle Kiementaschen der Fische, also auch das rudimentäre vorderste Paar, nämlich die mehr oder weniger zurückgebildete Spritzlochtasche, mitzählt, ist jenes das 6. Paar.

suchungen angegeben habe (7), vollständig; und es ist daher bloß eine von den ältern Beobachtern überkommene Fiktion, daß die Teleostomen und namentlich die Knochenfische überhaupt irgendwelche Kiemen enthaltende „Taschen“ besäßen. Nach außen von den Kiemenbogen gibt es nur die mehr oder weniger weit, aber unmittelbar miteinander verwachsenen Kiemenreihen, nach deren Schwund die Interbranchialräume einfach zusammenfließen, so daß von diesen vermeintlichen Taschen nichts übrig bleibt als ihre Mündungen in den Darm, die Kiemenspalten. Von einem einfachen Abschluß der Interbranchialräume nach außen kann also bei den Teleostomen gar nicht die Rede sein.

Nun wäre es ja aber denkbar, daß diese Räume mit Hilfe irgendwelcher Neubildungen (Falten, Scheidewände u. ä.) in Blindsäcke verwandelt würden; und diese Möglichkeit ist um so mehr zu erwägen, als SPENGLER die Einzelheiten des ganzen Vorgangs gar nicht erörterte, sondern nur ganz allgemein von jener Umwandlung der letzten Interbranchialräume gesprochen hat. Aber auch mit dieser Annahme wäre für den ins Auge gefaßten Zweck nichts erreicht, nachdem ich in meiner schon citierten Abhandlung über die Kiemen der Fische (7) meines Erachtens überzeugend nachgewiesen habe, daß jene ältere Auffassung, wonach alle Kiemen enthaltenden Räume (Darmkiementaschen der Cyclostomen, Kiemensäcke der Selachier, Interbranchialräume der Teleostomen) einander homolog wären, ganz unhaltbar ist. Ich zeigte nämlich, daß nur die Cyclostomen durchweg echte entodermale oder Darmkiementaschen mit entodermalen oder Darmkiemen besitzen (Enterobranchier), die beiden Eulichthyes (Selachier, Ganoiden, Teleosteer, Dipnoer) bis auf dürftige Reste, nämlich die entodermale Auskleidung der Kiemenspalten verschwinden¹⁾; während zu ihrem Ersatz auf der Außenseite der Kiemenbogen ektodermale Hautkiemen unter ebenfalls ektodermalen Kiemendeckeln²⁾ erscheinen (Dermatobranchier). Es ist daher eine jede Homologie zwischen ektodermalen Interbranchialräumen, auch wenn sie sich irgendwie in Blindsäcke verwandelten, und ento-

1) Über die etwas abweichende Rückbildung der 1. Darmkiementasche, die für die gegenwärtige Untersuchung ohne Belang ist, gibt die genannte Abhandlung nähern Aufschluß.

2) Die von mir so genannten Kiemensäcke (nicht Kiementaschen) der Selachier sind aus verwachsenen Kiemendeckeln hervorgewachsen (7).

dermalen Darmaussackungen, als welche sich die Lungen und lungenähnlichen Luftsäcke darstellen, vollkommen ausgeschlossen.

Im übrigen erledigt sich die ganze Frage sehr einfach dadurch, daß, wie ich es durch eigne Untersuchung an einigen Scariden (*Pseudoscarus sumbavensis*, 3 weitere Spec. von *Pseudoscarus*, 1 Spec. *Scarus*¹⁾) feststellen konnte, die letzten Interbranchialräume der Scariden überhaupt nicht in Blindsäcke verwandelt sind, sondern je zwischen der letzten Kiemenreihe und der Hinterwand der allgemeinen Kiemenhöhle unverändert erhalten bleiben, während aller-

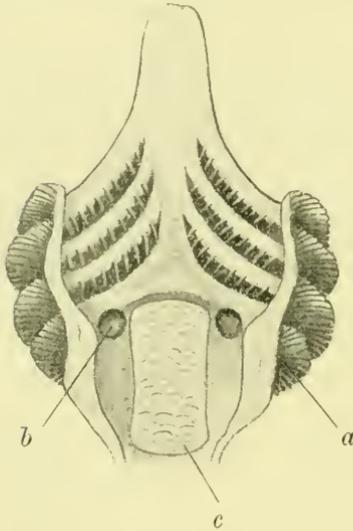


Fig. A.

Kiemenapparat von *Pseudoscarus sumbavensis* nach Entfernung der Decke.

a letzter Interbranchialraum, b Pharyngealtasche, c untere Schlundknochen, vor deren Vorderrand eine quere Rinne von einer Tasche zur andern zieht.

Mündung, wie bei den lungenähnlichen Luftsäcken verbunden. SAGEMEHL'S Zeichnung von *Scarus radians*, auf die SPENGLER offenbar seine Annahme stützt, mag ihn irregeführt haben, obgleich die getrennten Eingänge zu den Taschen als solche richtig bezeichnet

ding's die zugehörige, ursprünglich in den Darm führende Kiemenspalte geschwunden ist (Textfig. A). SAGEMEHL spricht auch nur davon, daß die Pharyngealtaschen der Scariden zweifellos aus den obliterierten letzten Kiemenspalten hervorgegangen seien (12, p. 199). Da nun die letztern ursprünglich in ihrer Auskleidung die letzten Reste echter Darmkiementaschen enthalten haben (s. o.), so wäre, SAGEMEHL'S Angabe als richtig vorausgesetzt, der von SPENGLER angestellte Vergleich mit der Abänderung zulässig, daß statt der „Kiemen enthaltenden Visceraltaschen“ die entodermalen Kiemenspalten genannt würden. Aber auch dann begegnet man verschiedenen Schwierigkeiten.

Erstens sind die Öffnungen der beiden Pharyngealtaschen der Scariden keineswegs, wie SPENGLER angibt, zu einer gemeinsamen

1) Die 4 letztgenannten Arten verdanke ich der Güte meines verehrten Kollegen KRÄPELIN in Hamburg.

sind. Nach meinen Befunden bei den größern Exemplaren von *Pseudoscarus sumbavensis* und *Scarus sp.* sind die Öffnungen beider Säcke scharf umrandet und durch die ganze Breite der Schlundknochen voneinander getrennt (Textfig. A); die zwischen ihnen quer hinziehende seichte Rinne als ihre gemeinsame Mündung zu bezeichnen, hieße den Tatsachen Gewalt antun. Ferner liegen die Säcke vollständig im Boden des Kiemendarms, ohne sich gegen die Leibeshöhle auszudehnen oder gar wie die Luftsäcke von *Polypterus* in sie hineinzuragen. Dies sind aber immerhin untergeordnete Punkte gegenüber der Hauptfrage, ob die Pharyngealtaschen wirklich Umbildungsprodukte der letzten Kiemenspalten sind.

Der Verschuß der letzten Kiemenspalten ist eine bei den Knochenfischen recht häufige Erscheinung (15, p. 214). Die Untersuchung solcher Tiere zeigt nirgends taschenförmige Reste der verschwundenen Spalten, wovon ich mich bei *Cyclopterus*, *Zeus*, *Scorpaena*, *Cottus* und den Labroiden (*Labrus*, *Crenilabrus*, *Coris*, *Cheilinus*) überzeugt habe. Überall ist die Schleimhaut an den Stellen, wo jene Spalten einst lagen, ganz glatt, nur gelegentlich (*Scorpaena*) der Vorderrand der Schlundknochen wie bei den Scariden von einer flachen Rinne umzogen. Unter diesen Umständen ist es undenkbar, daß die unmittelbaren Vorfahren der Scariden, dieser jüngsten und mit den Labroiden nächstverwandten Teleosteer-Gruppe, sich ganz anders verhalten und taschenförmige Überreste der letzten Kiemenspalten besessen hätten, die alsdann in die Pharyngealtaschen der recenten Scariden übergegangen wären. Es ist vielmehr als höchst wahrscheinlich anzunehmen, daß jene Kiemenspalten anfangs ebenso spurlos verschwunden waren wie bei so vielen andern Gattungen und namentlich den nächstverwandten Labroiden und daß erst in der Folge die glatte Schleimhaut sich dort jederseits aussackte, um den Überschuß der zwischen die Schlundkiefer gelangten Nahrung aufzunehmen. Daß dies gerade an der Stelle der verschwundenen Spalten geschah, ist hinlänglich dadurch motiviert, daß jene Stelle eben die einzige nachgiebige im ganzen Kiemendarmboden war. Für diese Ansicht spricht zudem der Umstand, daß bei den kleinen Exemplaren einiger *Pseudoscarus* von 5 und 6 cm Länge die Taschen sich erst als ganz flache Grübchen darstellen und daher als Bildungen der spätern Lebenszeit erscheinen. Eine solche sekundäre Bildung kann aber nicht als die Umwandlung einer einst dort befindlich gewesenen, aber völlig verschwundenen Darmkiementasche und somit als Homologon eines lungenähnlichen Luftsacks aufgefaßt

werden, sondern erscheint nur als Analogon ähulicher spezifischer Bildungen wie der Kropf der Vögel und die Backentaschen mancher Säuger.

Außer den Pharyngealtaschen der Scariden erwähnt SPENDEL zur Stütze seiner Auffassung noch die Säcke, die von der Hinterwand jeder Kiemenhöhle oder „der Hinterwand der ursprünglichen hintersten 4. Kiementasche“ von *Saccobranchus* sich rückwärts in die Seitenrumpfmuskel erstrecken (14, p. 748). Wegen dieser Lage in der Muskulatur statt im Cölon hält SPENDEL diese Säcke nicht für Homologa, sondern nur für Analoga von Lungensäcken, die jedoch beweisen, daß Aussackungen der Kiementaschen wirklich vorkommen, und ferner den Gedanken nahelegten, daß die Lunge vielleicht aus solchen Aussackungen hervorginge (p. 746, 748). Diese Argumentation steht und fällt aber ebenfalls mit der von mir bereits widerlegten ältern Auffassung der Interbranchialräume der Eulichthyes als modificierter Darmkiementaschen. Da sie nämlich, wie ich nachwies, ektodermale Bildungen sind, können auch ihre Aussackungen nicht für etwaige Aussackungen von Darmkiementaschen vorbildlich sein.

SPENDEL ist übrigens zu dieser Modifikation der ursprünglichen Hypothese, die an die ganzen Kiementaschen anknüpfte, durch den Umstand veranlaßt worden, daß die Lunge ihr Blut nirgends durch einen selbständigen Aortenbogen erhält, sondern bloß durch einen Ast des vorausgehenden Bogens, was eben den Gedanken nahelege, daß sie nur ein Teil, eine Aussackung der letzten Kiementasche, und nicht das Umwandlungsprodukt der ganzen Tasche sei. Dieser Erklärungsversuch geht also von der Voraussetzung aus, daß dieser Tasche stets ein eigener selbständiger Gefäßstamm zukomme, der bei ihrer Metamorphose in einen Luftsack füglich erhalten werden sollte, während eine Aussackung derselben Tasche als Neubildung naturgemäß auch neue Gefäße erhielt, besonders wenn gleichzeitig die Tasche selbst mit ihrem Gefäßstamm verschwand. Dies stimmt aber mit den tatsächlichen Verhältnissen der Kiemengefäße nicht überein.

Am letzten Interbranchialraum der Fische (Darmkiementaschen der Cyclostomen, Kiemensäcke der Selachier, Interbranchialräume der Teleostomen) kann allerdings ein zuführendes Gefäß, nämlich das in der Hinterwand verlaufende, ihm allein angehören, während die übrigen Kiemengefäßstämme je zwei benachbarten Interbranchialräumen zuzuzählen sind. Dies trifft aber nur dort zu, wo der letzte Interbranchialraum auch an seiner Hinterwand Kiemen trägt, wie

bei *Petromyzon* (Textfig. D—F). Die Euichthyes entbehren jedoch regelmäßig eine Kiemenreihe an der Hinterwand des letzten Interbranchialraums, bzw. am Hinterrand der letzten (6.) Kiemenpalte, und gleichzeitig die zugehörigen Gefäße im letzten Kiemenbogen (vgl. 7, tab. 43). Ursprünglich war beides zweifellos vorhanden, weil dieser letzte Interbranchialraum einst, als noch andere ihm folgten, mitten in der Reihe lag und daher von zwei Kiemenreihen begrenzt war. Mit der Rückbildung der hintern Kiemenreihe ging aber offenbar auch diejenige des letzten Kiemengefäßstammes Hand in Hand; und zwar beweisen die Selachier, daß diese Rückbildung ganz unabhängig von der Entwicklung von Luftsäcken erfolgte, also wohl auch bei den Teleostomen sich ebenso verhielt, wofür übrigens noch andere Belege vorhanden sind (s. u.). Daraus folgt, daß Lungen und Schwimmblasen auch als Umbildungsprodukte ganzer hinterer Kiementaschen keine selbständigen, den Kiemengefäßen oder Aortenbogen homologen Zufuhrgefäße erhalten konnten, sondern unter allen Umständen auf Äste anderer benachbarter Gefäßstämme, also in erster Linie des vorausgehenden Gefäßstammes angewiesen waren. Daher läßt sich daraus die Deutung der Luftsäcke als Aussackungen von Kiementaschen nicht ableiten.

Die besprochenen Befunde aus der Anatomie der Knochenfische sind demnach nicht geeignet, unsere Hypothese zu stützen¹⁾, und ich bin überhaupt der Ansicht, daß sich ein stichhaltiger direkter Beleg dafür aus der Anatomie der Teleostomen nicht wird beibringen lassen, weil die Rückbildung des ursprünglichen Darmkiemenapparats bei ihnen zu weit vorgeschritten ist. Man mache sich die Sachlage klar. Wenn die entodermalen Lungen und lungenähnlichen Luftsäcke aus Kiementaschen hervorgegangen sein sollen, so können die letzteren nur entodermale Bildungen, Darmkiementaschen, gewesen sein. Belege für eine solche Metamorphose kann man also füglich nur derart zu finden erwarten, wo Darmkiementaschen in einer kenntlichen Form vorliegen. Dies trifft aber für die Teleostomen nicht zu.²⁾ Denn seitdem ich nachgewiesen habe,

1) Anderes, wie z. B. die Verbindung der Luftsäcke mit Muskeln und Skeletteilen, die ursprünglich einem Kiemenbogen angehörten, ist für unsere Hypothese von sekundärer Bedeutung, da es doch nur die Lage der Luftsäcke unmittelbar hinter dem Kiemenapparat beweist, über ihren Ursprung aber direkt nichts aussagt.

2) Allenfalls könnten in der Entwicklungsgeschichte von *Polypterus* genügende Anhaltspunkte für jenen Vergleich gefunden werden.

daß bei diesen Fischen nur die Kiemenspalten die letzten dürftigen und unkenntlichen Reste der ursprünglichen Darmkiementaschen enthalten, deren einzige bisher bekannt gewordene Abänderung in ihrem Verschuß und vollständigem Schwund besteht, ist es so gut wie ausgeschlossen, daß bei diesen Dermatobranchiern die Verwandlung von Kiemenspalten in lungenähnliche Blindsäcke sich doch noch werde erkennen lassen. Vielmehr wird man die vermißten Belege bei jenen Tieren zu suchen haben, die unverkennbare Darmkiementaschen besitzen. Und dies sind dieselben Formen, an denen ich auf die fragliche Hypothese geführt wurde, die anuren Amphibien und die Neunaugen.

Da meine bezüglichen Untersuchungen unbeachtet geblieben sind, wird es nicht überflüssig sein, jetzt, wo das Problem von dem Ursprung der Lunge durch SPENGLER auf die Tagesordnung gesetzt und zur Prüfung empfohlen ist (14, p. 749), die Ergebnisse jener Untersuchungen zu wiederholen. SPENGLER hat freilich die darauf Bezug

nehmende Bemerkung in meinem Lehrbuch schon berücksichtigt. Aber so sehr es mich freut, wenigstens von seiner Seite anerkannt zu sehen, daß der Gedanke von der Entstehung der Lungen aus Darmkiementaschen zuerst von mir ausgesprochen ist und nach der bezüglichen Abbildung „sehr plausibel“ erscheine, möchte ich an dieser Stelle doch hervorheben, daß jener Gedanke mir weder erst „neuerdings“ gekommen, noch ohne eine weitere und überzeugendere Begründung als in meinem Lehrbuch geblieben ist. Jene Abbildung (Textfig. B) ist eine Wiederholung der fig. 308 in meiner

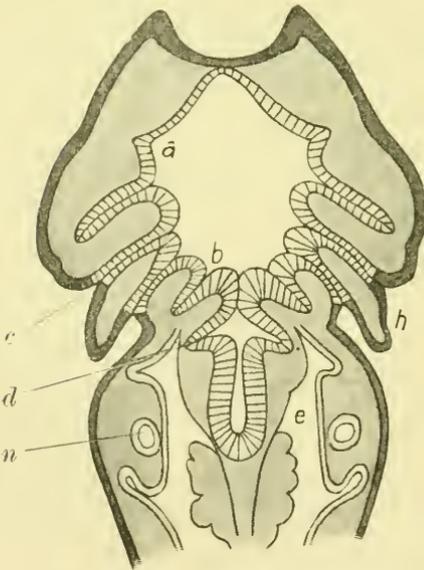


Fig. B.

Frontaldurchschnitt durch den Vorderkörper einer jungen Anurenlarve.

a erste Darmkiementasche, *b* letzte (5.) Darmkiementasche, *c* Kiemenspalte, *d* Lungenanlage, *e* Cöloin, *h* Hautkiemen, *n* Norniere.

Schon damals nahm ich an — wofür ich den Beweis erst später erbrachte (7) — daß nur die Cyclostomen echte Darmkiemen und Darmkiementaschen besäßen, die bei den übrigen Fischen durch ektodermale Hautkiemenapparate abgelöst würden und verkümmerten, daß sie aber, auf die Amphibien vererbt, dort teilweise wieder in neue Bildungen übergingen, wie die Paukenhöhle mit der Eustachischen Röhre und vermutlich auch die Lungen. Denn die Lungenanlagen der Anurenlarven glichen durchaus den vorausgehenden Schlundfalten oder den Anlagen der Darmkiementaschen, und daher erschienen die Lungen als Umbildungen solcher Taschen, die von der Leibeswand abgedrängt und vom Cölom umschlossen wurden (Textfig. B).

Diesem Vergleich vindicierte ich zunächst nur den Wert einer Hypothese, da er sich auf bloß angenommene Homologien und auf Ähnlichkeiten stützte. Durch den erwähnten Nachweis der grundsätzlichen Verschiedenheit der Kiemenapparate bei den Enterobranchiern und den Dermatobranchiern (7) gewann aber die Hypothese an Wahrscheinlichkeit. Erstens zeigte sich die Entwicklung der Darmkiementaschen der Neunaugen im wesentlichen übereinstimmend mit derjenigen der Anurenlarven; in beiden Fällen erweitern sich die seitlichen entodermalen Taschen des Kiemendarms zu weiten Höhlungen, die nach außen durchbrechen (Kiemenlöcher, -spalten) und deren Zusammenhang mit dem Darm sich bedeutend verengt, während an ihren Wänden bei den Neunaugen wirkliche, quer verlaufende Kiemen, bei den Anurenlarven wenigstens kiemenartige Querleisten entstehen (5, p. 677 f.), die selbst venöses Herzblut wie die Hautkiemen erhalten (9). Mögen also diese Höhlungen der Anurenlarven nur noch rudimentäre Kiemenapparate sein und selbst wesentlich andern Funktionen dienen (Filtrierapparate), so bleiben sie doch morphologisch ganz unverkennbare Homologa der einzigen uns bekannten vollkommenen Darmkiementaschen, nämlich derjenigen der Cyclostomen. Durch den gleichzeitigen Besitz von funktionierenden Hautkiemen und halbrudimentären Darmkiemen erweisen sich unsere Anurenlarven geradezu als klassische Zeugen für den von mir erörterten Übergang von den Enterobranchiern zu den Dermatobranchiern (7, p. 568 f.).

Es hat sich also bestätigt, daß die jungen Lungenanlagen der Anurenlarven wirklichen Darmkiementaschen, d. h. den ältesten Kiemenapparaten der Fische überhaupt, auffallend gleichen, und es bliebe nur noch der Nachweis zu führen, daß an der Stelle jener

Lungenanlagen einst wirklich Darmkientaschen gelegen und sich so umgebildet haben konnten, daß sie ins Cölom vorragende Blindsäcke des Darms wurden. In meiner Entwicklungsgeschichte der Neunaugen (1890) habe ich nun beschrieben und durch Abbildungen illustriert, daß bei ganz jungen Ammocoeten auf beiden Seiten eine Ausbuchtung der letzten (8.) Kientasche anfangs frei in das Cölom hineinragt und andererseits mit dem Anfang der Speiseröhre breit zusammenhängt, also durchaus mit der jungen Lungenanlage der Amphibien übereinstimmt und ihr im allgemeinen homolog erscheint (6, p. 88, 89). Allerdings gingen die beiderlei Befunde darin auseinander, daß im 1. Fall (Amphibien) eine 6. Darmkientasche, im andern Fall (Neunaugen) bloß eine Aussenkung der 8. Tasche als Vorläufer der Lunge erscheint. Deshalb unternahm ich jetzt eine erneute Untersuchung junger Ammocoeten, worauf sich jene Schwierigkeit in befriedigender Weise erledigte.

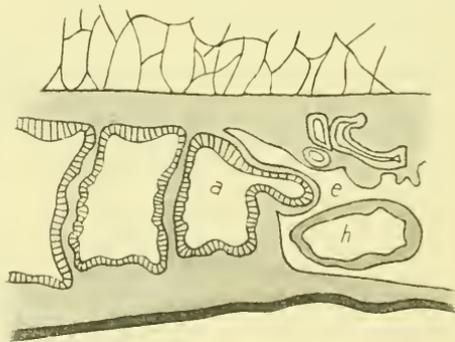


Fig. C.

Sagittaldurchschnitt durch die hintere Kiemengegend eines jungen Ammocoetes.

a letzte (8.) Kientasche mit scheinbarer hinterer Aussackung,
c Cölom, *h* Herz.

An Sagittaldurchschnitten zeigt sich freilich stets das Bild, das ich früher beschrieb, nämlich eine ins Cölom vorragende Aussackung der letzten Kientasche (Textfig. C). Aus den Frontaldurchschnitten gewinnt man aber eine andere Anschauung. Sobald die Speiseröhre von oben her eben angeschnitten ist, sieht man neben ihrem Eingang jederseits eine flache, kaum merklich zweiteilige Grube mit weiter nach vorn gerichteter Öffnung, also scheinbar eine Bestätigung

des sagittalen Bildes (Textfig. D). Dies ändert sich jedoch auf den folgenden Schnitten: die laterale Grenzleiste der Grube springt

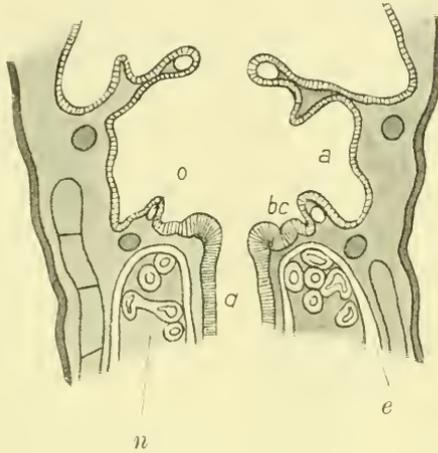


Fig. D.

Frontaldurchschnitt 1 durch die hintere Kiemengegend eines jungen Ammocoetes. *a* letzte (8.) Kiementasche, *bc* oberes Ende der rudimentären 9. und 10. Kiementasche, *d* Speiseröhre, *e* Cölon, *n* Vorniere, *o* letzter Kiemengefäßstamm.

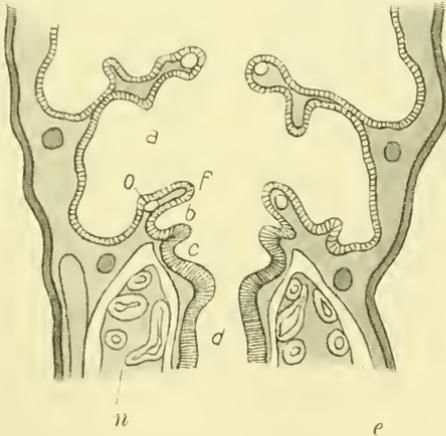


Fig. E.

Frontaldurchschnitt 2 durch die hintere Kiemengegend eines jungen Ammocoetes. *a* letzte (8.) Kiementasche, *bc* 9. und 10. Kiementasche. *d* Speiseröhre, *e* Cölon. *f* Scheidewand zwischen 8. und 9. Tasche, *n* Vorniere, *o* letzter Kiemengefäßstamm.

immer weiter nach innen vor und erweist sich als eine Scheidewand gleich den übrigen interbranchialen Scheidewänden oder Kiemen-

bogen, während die Grube sich immer deutlicher in zwei Taschen teilt, die sich mit ihren Mündungen medianwärts wenden und ganz offenbar nicht mit der durch die Scheidewand wohl abgesetzten 8. Kiementasche, sondern nur mit dem medianen Kiemendarm bzw. dessen Fortsetzung in die Speiseröhre communicieren (Textfig. E). Mit andern Worten: unsere Ammonoeten besitzen hinter der 8. Kiementasche noch zwei kleinere Darmtaschen, die aufwärts verstreichen und dabei eine Aussackung jener Tasche vortäuschen (Textfig. C, D), im übrigen aber sich als eine Fortsetzung der ganzen Kiementaschenreihe darstellen. Daß es keine schnell vergänglichen, bedeutungslosen Darmfaltungen sind, ergibt sich daraus,

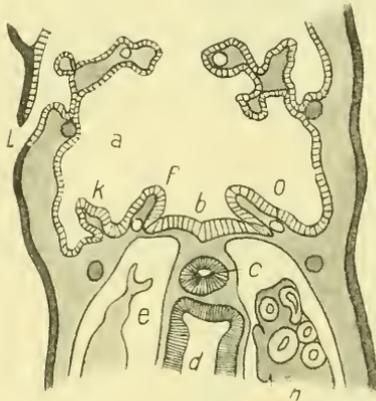


Fig. F.

Frontaldurchschnitt 3 durch die hintere Kiemengegend eines jungen Ammonoetes. *a* letzte (8.) Kiementasche, *b* vereinigte 9. Kiementaschen, *c* Anschnitt der vereinigten 10. Kiementaschen, *d* Speiseröhre, *e* Cöloin, *f* Scheidewand zwischen der 8. und 9. Tasche, *k* hintere Kieme der 8. Tasche, *l* Kiemenloch, *n* Vorniere, *o* letzter Kiemengefäßstamm.

Speiseröhre sichtbar, also von ihr einigermaßen abgesetzt, dafür aber mit ihrem Gegenstück verbunden ist (Textfig. F). Auch ragt sie seitlich noch nicht in das Cöloin vor, weil die 8. Tasche sich noch davor legt¹⁾; endlich ist noch hervorzuheben, daß sie dasselbe Epithel besitzt wie die Kiementaschen. Die hintere 10. Tasche ist

daß sie sich noch in ältern Ammonoeten von einigen cm Länge als nach hinten gerichtete Divertikel des Speiseröhreneingangs nachweisen lassen, wie ich es früher beschrieb (6, Textfig. p. 88). Wir haben es daher mit rudimentären Organen zu tun, die nach Form und Lage nur mit den vorausgehenden Darmkiementaschen zu vergleichen sind, wenn gleich sie infolge ihrer Rückbildung zu Blindsäcken abgeschlossen sind und die Oberhaut lange nicht mehr erreichen.

Die vordere dieser rudimentären Kiementaschen, in der ganzen Reihe die 9., reicht seitlich und abwärts weiter als die hintere 10. Tasche, so daß sie auf Frontaldurchschnitten noch unterhalb der

1) Dorsal zieht sich das Cöloin selbst über die 8. Kiementasche hin (Textfig. C).

nicht nur kleiner als die 9., sondern liegt schon ganz im Bereich des Cöloms, und ihr Epithel zeigt dieselben hohen Cylinderzellen wie die Speiseröhre. Es ist also nicht zu verkennen, daß die 9. Tasche sich noch nicht so weit von der Bildung und den Lagebeziehungen einer vollkommenen Kiementasche entfernt hat wie die 10., und daß folglich beide zusammen zwei Stufen der Rückbildung darstellen, woraus deren Verlauf konstruiert werden kann. Zuerst verliert eine solche hintere Darmkiementasche ihre Kiemen und die zugehörigen Kiemenbogengefäße; dann schließt sie sich blindsackförmig nach außen ab und bleibt im Wachstum zurück, so daß sie von der Oberhaut abrückt; in demselben Maße, als dies geschieht, drängt das Cölom zwischen Tasche und Haut vor, so daß der Blindsack, falls er später wieder auswachsen sollte, wie eine Lunge in das Cölom hineinragen würde.

Durch diese Ergänzung meiner frühern Beobachtungen an *Petromyzon* ist die Übereinstimmung der beiderseitigen Befunde, bei den Cyclostomen und den Amphibien, soweit es sich um die typische Bildung handelt, in ausreichender Weise vervollständigt, und es bliebe nur noch der formale Unterschied zu erörtern übrig, daß die Lungen der Amphibien einem 6. Kiementaschenpaar entsprechen (Textfig. B), wogegen die beschriebenen rudimentären Kiementaschen der Neunaugen, deren Übereinstimmung mit Lungenanlagen nicht zu verkennen ist, die 9. und 10. der ganzen Reihe sind (Textfig. E). Dieser Unterschied ist aber wenig belangreich. Denn da ich bei *Petromyzon* gerade eine successive Rückbildung von zwei Taschen nachwies und eine weitere Verminderung der aufeinanderfolgenden Abschnitte des Kiemenapparats von hinten her bei den Eulichthyes oder Dermatobranchiern, namentlich bei den Selachiern (s. u.), bekannt ist, so bereitet die Annahme keine Schwierigkeit, daß die beschriebene Rückbildung der Darmkiementaschen der Enterobranchier in der Folge sich in gleicher Weise auf weitere Taschen erstreckte, bis sie schließlich die 6. erreichte.

Die Ergebnisse meiner Untersuchung fasse ich in drei Punkte zusammen.

1. An den Ammocoeten ist eine solche fortschreitende Rück-

bildung der hintern Darmkiementaschen nachweisbar, daß sie sich in kleine kiemenlose Blindsäcke des Vorderdarms verwandeln, die von der Oberhaut abdrücken und allmählich in den Bereich des vordringenden Cöloms gelangen, wobei die Gegenstücke sich paarweise unter dem Darm verbinden. Diese Rückbildung schritt in der Folge offenbar so fort, daß jeweils die hintersten Taschen ganz verschwanden, so daß zuletzt das 6. Taschenpaar die geschilderte, mit den Lungenanlagen der Amphibien durchaus übereinstimmende Bildung erreicht haben mußte.

2. Bei den recenten Eulichthes oder Dermatobranchiern ist eine gleiche Rückbildung nirgends nachweisbar, weil alle Darmkiementaschen von der zweiten an sich in einfache Kiemenspalten verwandeln, deren einzige Veränderung darin besteht, daß sie durch einfachen Verschluß spurlos verschwinden.

3. Erst bei den Larven der anuren Amphibien finden sich wieder unverkennbare Darmkiementaschen und im unmittelbaren Anschluß an das letzte Paar die Lungenanlagen, die sich genau so darstellen wie die rudimentären hintern Darmkiementaschen der Neunaugen.

Durch die Ergebnisse 1 und 3 ist die von mir 1875 aufgestellte Hypothese in so bestimmter Weise begründet, daß ein noch mehr überzeugender Beweis kaum zu erwarten ist. Dabei kommt es nicht weiter in Betracht, daß die miteinander verglichenen Neunaugen und Amphibien im System durch die ganze Masse der Eulichthes getrennt sind. Denn jedenfalls stammen die Amphibien, deren Larven durch den gleichzeitigen Besitz von Haut- und Darmkiemenapparaten ausgezeichnet sind, nicht von solchen Fischen ab, die gleich den Eulichthes neben den Hautkiemen nur noch Kiemenspalten besaßen, sondern von solchen, deren Darmkiemenapparat demjenigen der heutigen Neunaugen entsprach. Mit andern Worten: Die ersten echten Lungen entstanden bei Enterobranchiern und zwar unmittelbar aus eigentümlich rückgebildeten Darmkiementaschen. Daß aber die Lungen der Amnioten nur Wiederholungen der Amphibienlungen sind, braucht hier wohl nicht näher erörtert zu werden.

Aus dem Gesagten folgt weiter, daß die Eulichthes bei der Untersuchung über den Ursprung jener Lungen ganz ausscheiden; und angesichts des negativen Ergebnisses 2 kann die Abstammung ihrer eignen lungenähnlichen Organe zunächst nur mit Hilfe jener andern Ergebnisse eruiert werden.

Die Luftsäcke von *Polypterus*, die man füglich für die Ausgangsform aller übrigen „Schwimmblasen“ ansehen darf (s. o.), müssen, wenn sie wirklich den Lungen der Digitaten homolog sein sollen, ebenfalls aus Darmkiementaschen hervorgegangen, also bei den schon erwähnten, den Cyclostomen nahverwandten Enterobranchiern entstanden sein. Auch über den Verlauf ihrer Entstehung kann uns nur das Eine Aufschluß geben, was wir von der Rückbildung der Darmkiementaschen der Neunaugen wissen. Bei den Vorfahren von *Polypterus* schritt also vermutlich eine ähnliche Rückbildung successive so weit fort, bis die für die Luftsäcke bestimmten Taschen erreicht waren.

Dabei ist jedoch folgendes zu beachten. *Polypterus* besitzt außer dem Kiefer- und Zungenbeinbogen jederseits nur 4 (statt 5) Kiemenbogen mit den darin eingelagerten 4 Kiemenbogenspangen¹⁾, und zwischen den sämtlichen 6 Visceralbogen 5 Abkömmlinge von Darmkiementaschen (1 Spritzlochtasche, 4 Kiemenpalten), so daß die Luftsäcke als weiteres Paar solcher Abkömmlinge die 6. Stelle einnehmen würden. Dies ist genau dieselbe Anordnung wie bei den Lungen der Amphibien, die ebenfalls hinter dem 6. Visceralbogen, bzw. dessen Skelettspange liegen; wogegen alle übrigen Teleostomen regelmäßig 5 Kiemenpalten und, wenn die letzte von ihnen verschlossen ist (s. o.), wenigstens 5 Kiemenbogenspangen, also eine mehr als *Polypterus*, aufweisen, so daß ihre jenen Luftsäcken homologen Schwimmblasen erst die 7. Stelle in der ganzen Reihe der verwandelten Darmkiementaschen einnahmen.

Eine Ausgleichung dieser Inkongruenz, die übrigens die allgemeine Homologie der genannten Organe nicht beeinträchtigt, kann in verschiedener Weise versucht werden. Die einfachste und natürlichste Erklärung ist die, daß bei *Polypterus* nicht nur die ursprünglich vorhanden gewesene 5. Kiemenpalte wie bei so vielen Teleosteen sich schloß, sondern zugleich auch die letzte Kiemenbogenspange verloren ging. Unter dieser Annahme würde also *Polypterus* in der Lage seiner Luftsäcke mit den übrigen Teleostomen vollständig korrespondieren, während die Lungen der Amphibien durch ihre Reihenzahl 6 von jenen Luftsäcken und Schwimmblasen immerhin

1) Die gemeinsame Bezeichnung „Kiemenbogen“ für die ganzen Zwischenwände zwischen Kiementaschen oder Kiemenpalten und zugleich für die darin eingelagerten Skeletteile ist als mißverständlich zu vermeiden. Die letztern habe ich daher schon früher „Kiemenbogenspangen“ genannt.

verschieden blieben. Ob dies aber eine auf den ersten Anfang zurückgehende Trennung der aus den Enterobranchiern hervorgegangenen Teleostomen und Amphibien bedeutet, entzieht sich zunächst jeder Vermutung. Dagegen läßt sich bei diesem Anlaß über die Beziehungen der Selachier zu den andern Fischen Bestimmteres aussagen.

Ebenso wie die Teleostomen und die Amphibien sind auch die Selachier zweifellos aus Enterobranchiern hervorgegangen, worauf schon die weniger stark zurückgebildete Darmkiementasche des Spritzlochs hinweist (7), während die Anlagen der übrigen Darmkiementaschen sich ebenfalls in (innere) Kiemenspalten verwandeln und ihre Hautkiemen in die ektodermalen Kiemensäcke eingeschlossen werden. Gerade bei den Selachiern ist ferner die successive Rückbildung der hintern Abschnitte des Kiemensapparats sehr deutlich, indem die 8 Abschnitte von *Heptanchys* (1 Spritzlochtasche, 7 Kiemensäcke) sich bei *Hexanchus* auf 7 und bei den übrigen Selachiern auf 6 vermindern; trotzdem ist von einer blindsackförmigen Umbildung der schwindenden innern Kiemenspalten, der letzten Reste der ursprünglichen Darmkiementaschen, nichts zu sehen, und es fehlt diesen Fischen überhaupt jede Spur von einst vorhanden gewesenen Luftsäcken irgendwelcher Art.¹⁾ Die Selachier werden also vermutlich ihren Ursprung von den Enterobranchiern genommen haben, bevor die bezeichnete Entwicklung von Luftsäcken begonnen hatte; erst danach folgte die Abzweigung derjenigen mit Luftsäcken versehenen Formen aus demselben Urstamm, die in die Teleostomen und die Amphibien ausliefen, so daß also diese zwei Gruppen ohne jeden Zusammenhang mit den Selachiern entstanden. Diese Vorstellung gewinnt aber erst dadurch eine bestimmtere Stütze, daß, wie ich gezeigt habe (7, p. 569—578), das Kiemengefäßsystem der Selachier einerseits und dasjenige der Teleostomen andererseits einen gemeinsamen Ursprung ausschließen: die Selachier behielten das Kiemengefäßsystem der Neunaugen, wogegen die Teleostomen mit der Entstehung der Hautkiemen auch ein neues Kiemengefäßsystem erhielten. Und nach MAURER schließen sich die Amphibien in diesem Punkt, nämlich in der Entwicklung ihrer Kiemengefäße, den Teleostomen an (9).

1) In neuerer Zeit vertrat nur noch GEGENBAUR die längst widerlegte Angabe MIKLUCHO-MACKLAY's, daß *Mustelus* ein Schwimmbblasenrudiment besäße.

So liefert die Untersuchung über den Ursprung der Lungen und lungenähnlichen Luftsäcke eine weitere Bestätigung der bedeutsamen Tatsache, daß die Selachier sich wohl zuerst von den Urfischen abzweigten, die Teleostomen und die Amphibien aber sich unabhängig von ihnen entwickelten.

Straßburg, Juni 1904.

Literaturverzeichnis.

1. v. BAER, Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte der Fische etc., 1835.
 2. BOAS, Ueber den Conus arteriosus und die Aortenbögen der Amphibien, in: *Morph. Jahrb.*, V. 7, 1881.
 3. CUVIER et VALENCIENNES, *Histoire naturelle des poissons*, V. 1. 1828.
 4. GEGENBAUR, *Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere*, V. 2, 1901.
 5. GOETTE, *Die Entwicklungsgeschichte der Unke*, 1875.
 6. —, *Entwicklungsgeschichte des Flußneunauges*, 1890.
 7. —, Ueber die Kiemen der Fische, in: *Z. wiss. Zool.*, V. 69, 1901.
 8. —, *Lehrbuch der Zoologie*, 1902.
 9. MAURER, Die Kiemen und ihre Gefäße bei anuren und urodelen Amphibien etc., in: *Morph. Jahrb.*, V. 14, 1889.
 10. MOSER, Beiträge zur vergleichenden Entwicklungsgeschichte der Schwimmblase, in: *Arch. mikrosk. Anat.*, V. 63, 1904.
 11. SAGEMEHL, Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Fische, III, in: *Morph. Jahrb.*, V. 10, 1885.
 12. —, Ueber die Pharyngealtaschen der Scarinen, *ibid.*, V. 10, 1885.
 13. SEMON, Normentafeln zur Entwicklungsgeschichte von *Ceratodus*, in: KEIBEL, Normentafeln zur Entwicklungsgeschichte der Wirbeltiere III.
 14. SPENGLER, Ueber Schwimmblasen, Lungen und Kiementaschen der Wirbeltiere, in: *Zool. Jahrb., Suppl.* 7, 1904.
 15. STANNIUS, *Handbuch der Anatomie der Wirbeltiere*, 2. Aufl., 1854.
 16. WIEDERSHEIM, Ueber das Vorkommen eines Kehlkopfs bei Ganoiden und Dipnoern, sowie über die Phylogenie der Lunge, in: *Zool. Jahrb., Suppl.* 7, 1904.
-

*Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.*

Untersuchungen über die Entwicklung der Stirn- augen von *Periplaneta orientalis* und Cloëon.

Von

Frhr. W. v. Reitzenstein.

(Aus dem Zoologischen Institut zu München.)

Mit Tafel 9–10 und 8 Abbildungen im Text.

Einleitung.

Unter den zahlreichen Arbeiten über die einfachen Augen (Ocellen) der Arthropoden sind nur wenige, die sich mit der Entwicklung derselben befassen. Aber auch diese wenigen stimmen in ihren Resultaten keineswegs überein. Was die Klasse der Insecten anbelangt, so wurde hier die Entwicklung nur bei der Ordnung der Hymenopteren eingehender untersucht und zwar durch REDIKORZEW bei *Apis mellifica* und kurz darauf durch ZAÛREL bei verschiedenen *Vespa*-Arten. Alle frühern Arbeiten behandelten die Entwicklung nur unzureichend und ohne Beigabe von genügenden Abbildungen, so daß man nicht imstande war, sich danach von einem so komplizierten Vorgang wie dem bei der Entwicklung der Insectenocellen eine genügende Vorstellung zu machen.

Nach den nur wenig differierenden Resultaten REDIKORZEW's und ZAÛREL's über die Entwicklung des Hymenopterenocellus allein jedoch ein für die Entwicklung der Ocellen einer so umfangreichen Klasse wie die der Insecten gültiges Schema aufzustellen, ist selbst-

verständlich unzulässig. So möchte auch ich auf Grund meiner auf zwei Ordnungen, nämlich die der Orthopteren und die der Pseudoneuropteren, sich erstreckenden Beobachtungen keineswegs behaupten, daß diese auch für alle andern Insecten maßgebend seien, sondern ich kann vorläufig nur aus verschiedenen dafür sprechenden Anzeichen schließen, daß dies der Fall ist. und hoffe, in nächster Zeit durch Untersuchungen bei Vertretern anderer Ordnungen die Beweise dafür erbringen zu können.

Ein frontaler Schnitt durch den Kopf von *Periplaneta orientalis*, der die klaren Bilder zweier großer Ocellen zeigte, ließ in mir den Gedanken aufkommen, daß vielleicht gerade dieses Insect sich besonders für die Untersuchung der Ocellenentwicklung eigne, worin ich auch nicht getäuscht wurde. Bei der Häufigkeit von *Periplaneta* konnte ich große Kulturen anlegen und hatte so stets frisch gehäutetes Material zur Verfügung, das mir ermöglichte, bis zu 7 μ dünne, lückenlose Schnittserien herzustellen. Die Tiere wurden sofort nach der Häutung decapitiert und die Köpfe in heißer PERENYI'scher Flüssigkeit konserviert, alsdann auf die gewöhnliche Weise in Paraffin gebracht, wozu ich noch bemerken möchte, daß ich die besten Resultate mit einer Mischung von $\frac{1}{3}$ überhitztem und $\frac{2}{3}$ weichem Paraffin (45°) erhielt, wogegen hartes Paraffin allein gar keine guten Dienste leistete. Wo nicht eigens angegeben, ist die Schnittrichtung eine frontale. Gefärbt wurde lediglich mit DELAFIELD'schem Hämatoxylin.

Da mir die Beobachtungen bei *Periplaneta orientalis* in manchen Punkten wegen des rückgebildeten Zustandes der Ocellen derselben noch nicht einwandfrei erschienen, so stellte ich noch Untersuchungen bei Ephemeriden an, da diese mir zu diesem Zwecke in gleichem Maße geeignet dünkten.

Hierzu verwandte ich hauptsächlich die im Wasser lebenden Larven von *Cloëron*. Die sehr feine Cuticula derselben erlaubte durchwegs, Schnittserien von 5 μ Dicke herzustellen. Allerdings bot die Konservierung einige Schwierigkeiten. Die Tiere wurden ebenfalls decapitiert und, da die Mundwerkzeuge die Konservierungsflüssigkeit nur schwer eindringen ließen, diese im Zusammenhang entfernt. PERENYI'sche Flüssigkeit, die bei *Periplaneta* so vorzügliche Dienste geleistet hatte, versagte hier vollständig. Ebenso ergaben 94 % und 70 % Alkohol, Sublimat-Eisessig, Sublimat-Formol, Pikrinessigsäure nur mittelmäßige Resultate. Endlich erhielt ich mit einem Gemisch von $\frac{1}{3}$ conc. Sublimat und $\frac{2}{3}$ abs. Alkohol die

klarsten Bilder. Von Färbungen wandte ich hier die von REDIKORZEW empfohlene Doppelfärbung Boraxkarmin-Bleu de Lyon an sowie die von MALHORI (in: Z. wiss. Mikrosk., V. 18, Heft 2. p. 175) angegebene dreifache Färbung, Säurefuchsin, Anilinblau, Orange, womit sich besonders die Stäbchen schön gelbbraun färbten und so stark vom lichtblau gefärbten Plasma abstachen.

Auch die Eisenalaun-Hämatoxylinmethode nach M. HEIDENHAIN ist zu empfehlen. Zum Entpigmentieren der aufgeklebten Schnitte wurde das Verfahren mit freiem Chlor nach PAUL MAYER benutzt (s. LEE u. MAYER, Grundz. d. mikrosk. Technik, p. 289). Die Abbildungen wurden bis auf Fig. 7 u. 8 der Übersichtlichkeit halber, trotzdem einige Präparate dazu nach MALHORI gefärbt waren, im Ton der Boraxkarmin-Bleu de Lyon Doppelfärbung wiedergegeben. Eine wesentliche Schematisierung derselben wurde durchwegs vermieden.

Alsdann möchte ich mir an dieser Stelle erlauben, meinem verehrten Lehrer Herrn Professor Dr. R. HERTWIG für die Anregung und das allezeit freundliche Interesse bei dieser Arbeit meinen aufrichtigsten Dank abzustatten.

Literarisch-historische Übersicht.

Bevor ich auf die Anschauungen der verschiedenen Autoren eingehe, möchte ich noch einen wichtigen Punkt erörtern.

Schon GRENACHER beobachtete bei den Arachnoiden einen Dimorphismus der Ocellen, doch erst BERTKAU und nach ihm HENTSCHEL traten für eine scharfe Trennung derselben in Haupt- und Nebenaugen ein. Bei den Beobachtungen dieser letztern stellte es sich nämlich heraus, daß die Haupt- und Nebenaugen sich nicht nur in ihrem Bau, sondern auch in ihrer Entwicklung wesentlich voneinander unterscheiden.

Ihrem Beispiel folgte auch REDIKORZEW, indem er für die Insectenocellen ebenfalls eine Trennung vorschlug, und zwar in Scheitel- oder Stirn- und in Seitenocellen, d. h. Ocellen, die bei Imagines und Larven, denen Facettenaugen fehlen, deren Stelle vertreten. Hierin stimme ich vollkommen mit REDIKORZEW überein, ja ich glaube sogar die Vermutung aussprechen zu können, daß Scheitelocellen der Insecten und Hauptaugen der Arachnoideen sich auf gleiche Weise entwickeln. Da ich mich nun mit den Seitenocellen der Insecten gar nicht befaßt habe, so möchte ich auch von der Literatur nur dasjenige hier eingehender berücksichtigen, was von den

Scheitelocellen der Insecten und den sogenannten Hauptaugen der Spinnen handelt.

Wie schon oben erwähnt, bringen die meisten ältern Arbeiten nur wenig über die Entwicklung der Ocellen; so teilt GRENACHER in seiner hervorragenden anatomischen Arbeit über das Sehorgan der Arthropoden nur mit, daß er die sämtlichen Weichteile der Ocellen für Modifikationen ein und derselben Zellenlage, nämlich der Hypodermis, halte. GRENACHER vermutet, daß die Entwicklung der Ocellen auf eine Einstülpung derselben zurückzuführen ist, deren Lumen durch das starke Wachstum der Zellen verschwindet. Die den Boden dieser Einstülpung bildenden Zellen läßt er sich zur Retina differenzieren.

Die hierauf folgende Arbeit WILLIAM PATTEN'S ergibt bei der Larve von *Acilins* eine Invagination, die jedoch nicht vollständig zum Abschluß kommt, sondern deren innerste Wand sich zur Retina differenziert, während aus den beiden äußern Zellenlagen Glaskörper und Linse hervorgehen. In einer spätern Arbeit über *Vespa* vertritt derselbe Autor die Auffassung, daß die zweischichtigen Ocellen dieser Hymenopteren durch Delamination aus einer einzigen Zellschicht hervorgehen.

Diesen Standpunkt vertritt auch CARRIÈRE in seinen Studien über die Entwicklung der Ocellen bei Chrysididen und Ichneumoniden. Allerdings läßt er noch auf der Außenseite der durch Delamination entstandenen Augenanlage eine taschenförmige, schräg nach unten gerichtete Einstülpung sich bilden, in welche beide Schichten in ihrer normalen Lage eingehen.

In jeder Beziehung eingehend behandeln jedoch erst REDIKORZEW und ZAÛREL die Entwicklung der Insectenocellen. Da beide, wie schon erwähnt, zu diesem Zwecke Hymenopterenmaterial benutzten, nämlich *Apis mellificia* und verschiedene Arten von *Vespa*, und dabei in der Hauptsache zu gleichen Resultaten gelangten, kann ich mich darauf beschränken, hier die Beobachtungen REDIKORZEW'S anzuführen. Nach ihm entwickelt sich der Ocellus aus einer lokalen Verdickung der Hypodermis, worauf ein Auseinanderrücken und die Differenzierung der Zellen dieser Verdickung in zwei übereinandergelegerte Schichten erfolgt. Jetzt findet eine oberflächliche Einstülpung statt, die sich allmählich vertieft, was dadurch bewirkt wird, daß die rasch sich vermehrenden Zellen in einer Ebene nicht mehr Platz haben und sich deshalb in nach innen gewölbten Schichten anordnen. Hierauf lösen die Ocellen sich von der Hypodermis ab

und werden durch die sich verkürzenden *Nervi optici* in das Innere des Kopfes hineingezogen. Sekundär folgt eine Wiederverwachsung mit der Hypodermis, worauf die Entwicklung der Ocellen durch die vollständige Differenzierung der einzelnen Elemente des Ocellus beendet wird.

Das Endresultat aller dieser Untersuchungen über die Entwicklung der Insectenocellen, sei es, daß dieselben durch Einstülpung (GRENACHER, CARRIÈRE), sei es, daß sie durch Delamination (PATTEN, REDIKORZEW, ZAÛREL) entstehen, ist also die Ansicht, daß die Ocellen der Insecten aufrechte zweischichtige Augen sind, deren distale Schicht sich zum Glaskörper, deren proximale sich zur Retina differenziert.

Nach meinen Untersuchungen an *Periplaneta* und *Cloëon* sehe ich mich genötigt, dieser Auffassung entgegenzutreten. Bei beiden Arten gelang es mir, einen durch Invagination entstandenen dreischichtigen Ocellus mit invertierter Retina festzustellen, was also den Verhältnissen, wie sie bei den Hauptaugen der Spinnen beobachtet wurden, entspricht. So entstehen nach HENTSCHEL die Hauptaugen der Spinnen durch eine taschenförmige Einstülpung. Die äußere Wand dieser Tasche verdickt sich und stellt die retinogene Schicht dar, während die innere sich verdünnt und die post-retinale Membran liefert. Zu denselben Resultaten gelangte vorher schon FRED. PURCELL bei den Phalangiden und faßte sie in dem Satz zusammen: „Die Augen der Phalangiden sind dreischichtig inverse Augen ektodermalen Ursprungs“.

Ja, PURCELL glaubt behaupten zu können, daß die vordern Mittelaugen der Spinnen, die Augen der Phalangiden sowie die Mittelaugen der Scorpione eine Reihe homologer Gebilde darstellen, was er damit begründet, daß alle diese durch eine invertierte Retina mit Retinulae oder wenigstens Rhabdomen charakterisiert sind.

Hiermit glaube ich, die Grundzüge der meisten für die Ocellenentwicklung in Betracht kommenden Anschauungen gegeben zu haben, und gehe daher zur Schilderung meiner eigenen Beobachtungen über.

Die Entwicklung der Ocellen bei *Periplaneta orientalis*.

Periplaneta orientalis wie auch *Blatta germanica* besitzen nur 2 Ocellen (Fig. A). Diese sind auf der Stirn etwas oberhalb der Insertion der Antennen nach innen zu gelegen und unter dem Namen „Fenster“ bekannt. Trotzdem *Periplaneta* so oft als Typus der Insecten-

anatomie verwendet wurde, so beschränken sich doch alle Angaben wie die PARKER u. HASSWELL'S, B. HATSCHEK'S, KÜKENTHAL'S etc. darauf, festzustellen, daß die Fenster wahrscheinlich rückgebildete Ocellen sind. HUXLEY dagegen zweifelt an der Ocellennatur dieser Gebilde. Von CARRIÈRE wurden die Ocellen zwar einer nähern Untersuchung unterzogen, doch gelangte auch er zu keinem wesentlichen Resultat, sondern konnte nur konstatieren, daß dieselben von auffallend großen Zellenmengen gebildet werden, in denen man 2 Schichten von Kernen und die an das ebene durchsichtige Chitin anstoßenden Stäbchen unterscheiden könne. Das Vorkommen von Stäbchen muß ich unbedingt bestreiten, da ich auf meinen außerordentlich zahlreichen Präparaten nirgends eine Spur von solchen entdecken konnte. Auch über die Funktion dieser Gebilde ist nichts Näheres bekannt, und ich werde daher am Ende der Entwicklung noch auf dieselbe zurückkommen.



Fig. A.

Kopf von *Periplaneta orientalis*, von vorn gesehen.

Um möglichst junge Stadien zu erhalten, wurden die abgelegten Cocons in feuchter Wärme aufbewahrt und so die in diesen eingeschlossenen Eier zum Ausschlüpfen gebracht. Dies gelang nur bei denen, die die Weibchen gleich nach dem Fangen ablegten; alle später abgelegten Cocons dagegen kamen nie zum Ausschlüpfen, was wohl eine Folge davon ist, daß die Tiere sich in der Gefangenschaft nicht mehr begatten. Bei den eben ausgeschlüpfen Tieren fand sich noch keine Spur einer Ocellenanlage. Erst nach zweimaliger Häutung derselben konnte ich eine ovale Verdickung in der Hypodermis beobachten, die sich bei stärkerer Vergrößerung bereits als deutliche Invagination erwies. Die Hypodermiszellen hatten sich stark vermehrt, was zur Folge hatte, daß die Hypodermis eine solide Einstülpung bildete, die wohl die Form einer Tasche besitzt, deren Lumen aber ausgefüllt ist. Die Einstülpung hat ihren Ausgangs-

punkt unten und außen (Fig. 1 und Textfig. B a). Wir erhalten also als erste Augenanlage drei infolge der Invagination übereinandergelegte Schichten (I, II und III im Schema).

Die Cuticula über der Invaginationsstelle ist durchsichtig, besitzt sonst aber die gleiche Dicke wie die ihrer Umgebung. Eine Verbindung der Ocellenanlage mit dem Gehirn ist noch nicht vorhanden. Nach der 4. Häutung macht sich eine weitere starke Vermehrung der Zellen bemerkbar, infolgedessen die Einstülpung noch

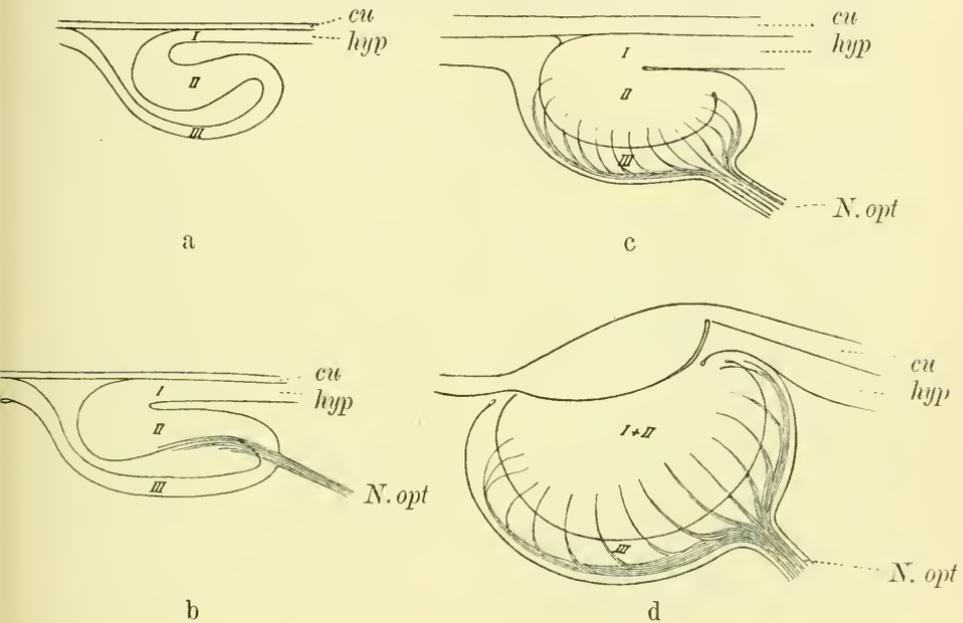


Fig. B.

Schema zur Entwicklung der Ocellen bei *Periplaneta orientalis*.

cu Cuticula, hyp Hypodermis, N. opt Nervus opticus.

zunimmt. Gleichzeitig findet sich dann auch eine Verbindung mit dem Gehirn. Die erste Anlage dieser geht vom Ocellus aus, indem man von demselben in der Richtung, die später der Nervus opticus einschlägt, Fibrillen verlaufen sieht, welche aber das Gehirn noch nicht erreichen. Der Nerv tritt dorsal und seitlich aus dem Ocellus aus und zwar aus der mittlern Schicht, welche dadurch als retinogene charakterisiert ist (Fig. 2 und Textfig. B b).

Nun tritt eine merkwürdige Entwicklungserscheinung auf, zu

deren leichterm Verständnis ich auf das Schema (S. 167) verweise, das mediane Frontalschnitte durch die 4 Hauptentwicklungsstadien darstellt. Die beiden äußern Schichten des Ocellus beginnen nämlich miteinander zu einer einzigen zu verschmelzen, so daß man nur noch aus der Orientierung der Kerne ihrer Zellen ersehen kann, daß diese aus 2 Schichten hervorgegangen ist (Textfig. B c und d). Die innerste Schicht differenziert sich mehr und mehr zu einer das Auge nach innen abschließenden Zellenlage, die ich, in Übereinstimmung mit der bei den Arachnoiden angewandten Terminologie, postretinale Membran nennen will.

Dieselbe ist eine Lage ziemlich flacher polygonaler Zellen, die bei den Ocellen anderer Insecten Pigment führen, wovon hier auch nicht die geringste Spur zu erkennen ist.

Auf dem geschilderten Stadium verläuft der Nervus opticus nicht mehr direkt zur retinogenen Schicht, sondern teilt sich beim Eintritt in den Ocellus in mehrere Bündel, die in der postretinalen Membran verlaufen, um von dort aus wieder kleinere Bündel äquatorial zur Retina zu entsenden (Fig. 3 und 4).

Beim ausgewachsenen Tier ist auch die letzte Spur von einer Zweischichtigkeit des äußern Teils des Ocellus verschwunden, indem die Zellen der beiden Schichten sich in der Richtung der Augenaxe anordnen, wodurch es den Anschein gewinnt, als ob der Ocellus in der Tat nur zweischichtig und die Einstülpung eine centrale sei (Textfig. B d). Erst auf diesem Entwicklungsstadium kann man von dem Vorhandensein einer Linse reden. Die Cuticula hat sich über dem Ocellus stark verdickt und eine biconvexe Form angenommen. Gleichzeitig zeigt die Retina eine Faltung (Fig. 6), deren Ursache ich jedoch nicht ergründen konnte. Zwischen den zur Retina verlaufenden Nervenbündeln befinden sich noch große polygonale Zellen, die mit der postretinalen Membran aus der dritten Schicht ihren Ursprung genommen haben und wahrscheinlich mit einem Tapetum identisch sind. An der Ursprungsstelle des Nervus opticus im Gehirn haben sich ziemlich zahlreich Ganglienzellen angesammelt, wobei es jedoch nicht mehr zur Bildung eines typischen Ganglion opticum kommt (Textfig. C).

Eine weitere Entwicklung erreicht der Ocellus bei *Periplaneta orientalis* nicht. Es kommt also weder zur vollständigen Differenzierung eines Glaskörpers und einer Retina mit Rhabdomen, noch zur Ausbildung von einem Tapetum und, was das Auffallendste ist, von Pigment. Hierdurch ist das Auge als ein außerordentlich ein-

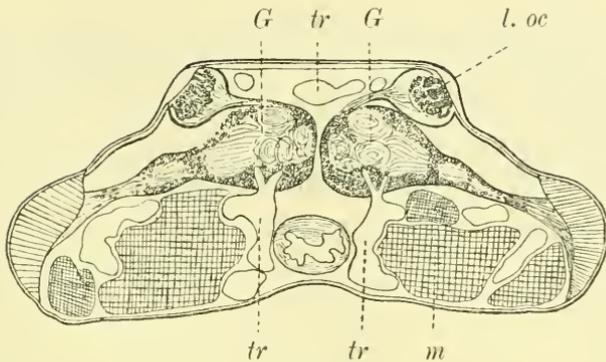


Fig. C.
Frontalschnitt durch den Kopf mit Ocellen einer ausgewachsenen *Periplaneta orientalis*.
l. oc lateraler Ocellus, *G* Gehirn, *tr* Trachee, *m* Muskel.

Fig. D.
Annähernd medianer Sagittalschnitt durch den Kopf von *Cloëon*.

L. l. oc Lage des lateralen Ocellus,
m. oc Medianocellus, *G* Gehirn,
ug. unt Schlundganglion, *tr* Trachee,
m Muskel, *hyp* Hypodermis.

Den lateralen Ocellus zeigt ein früherer Schnitt, doch ist derselbe der Vollständigkeit halber hier punktiert eingezeichnet.

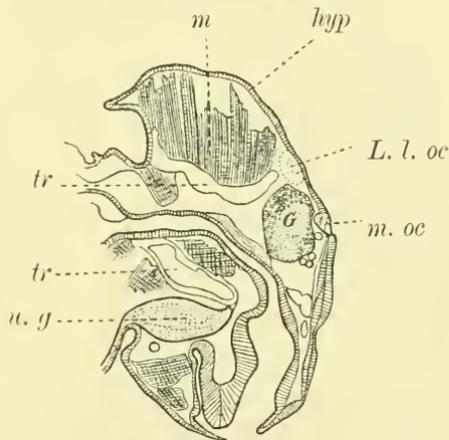


Fig. D.

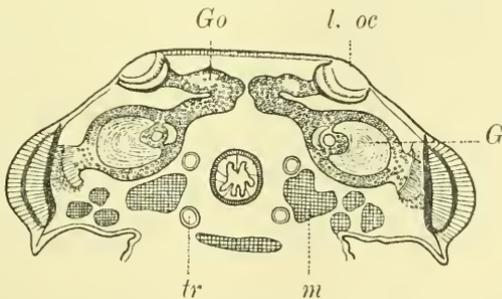


Fig. E.
Frontalschnitt durch den Kopf einer *Cloëon*-Larve.
l. oc lateraler Ocellus, *G. o* Ganglion opticum, *G* Gehirn, *tr* Trachee.

faches charakterisiert. Diese Rückbildung ist wohl auf den Aufenthalt der Tiere im Dunkeln zurückzuführen und könnte zu der Annahme verleiten, man hätte es hier nicht mit lichtrecipierenden, sondern mit Leuchtorganen zu tun. Das ist aber nicht der Fall, denn ich habe die Tiere mehrfach im Dunkeln unter dem Mikroskop untersucht und nicht das geringste Leuchten bemerkt.

Die Ocellen bei *Cloëon*.

a) Anatomie.

Die Larven ebenso wie die Imagines von *Cloëon* besitzen 3 Stirnocellen. Bei der Larve liegen die beiden lateralen etwa zwischen Facettenaugen und Insertion der Antennen etwas nach der Mitte des Kopfes zu verschoben, der Medianocellus etwas tiefer am vordersten Stirnrande. Zu meinen Untersuchungen benutzte ich hauptsächlich die lateralen Ocellen, da sie viel größer und angenehmer zu orientieren sind als der Medianocellus (Textfig. D).

Schon HESSE gab in seinen „Untersuchungen über die Organe der Lichtempfindung bei niedern Tieren“ eine Beschreibung vom Bau des *Cloëon*-Auges. Auf Grund meiner anatomischen wie entwicklungsgeschichtlichen Untersuchung dieses Auges kann ich jedoch mich in mehreren Punkten nicht mit seiner Auffassung einverstanden erklären.

Der Ocellus von *Cloëon* besteht aus 3 Zellenschichten und ist nach außen von einer durchsichtigen, uhrglasförmig vorgewölbten Chitinschicht überzogen. Die äußere, dicht unter dem Chitin gelegene Schicht ist unzweifelhaft eine Linse, wie sie schon HESSE beschrieben hat und ich bestätigen kann. Dieselbe besteht aus dichten, fest aneinanderschließenden polygonalen Zellen mit sehr hellem, sich kaum färbendem Plasma und großen stark farbeannehmenden ovalen Kernen. Wie wir in der Entwicklung sehen werden, entsteht diese Linse aus der bei andern Ocellen zum Glaskörper werdenden Schicht, ist also nichts weiter als ein dem Glaskörper homologes Gebilde, das hier in Ermanglung einer cuticularen Linse deren Form angenommen hat und dadurch diese wie den Glaskörper ersetzt.

Den Übergang der Hypodermiszellen in diesen Linsenglaskörper konnte ich nämlich genau beobachten, was auch den Vermutungen HESSE's entspricht. Er beobachtete nämlich, daß die Linse an einem

Punkt ihrer distalen Oberfläche mit der Hypodermis zusammenhängt, die Hypodermiszellen sich an dieser Stelle verlängern und ihre basalen Enden der Linsenoberfläche auflegen, wobei sie seitlich auseinanderweichen. Dieses Bild habe auch ich oft erhalten und mich davon überzeugt, daß es lediglich auf ungeeignete Schnittrichtung zurückzuführen ist, wogegen bei richtiger Orientierung die Hypodermis nicht über die Linse wegzugehen scheint, sondern direkt in dieselbe übergeht (Fig. 12).

Hinter dieser zelligen Linse folgt eine Lage hexagonaler, prismenförmiger Zellen. Diese sind nach außen abgerundet, in ihrem proximalen, durch die Einstülpung dem Lichte zugewandten Teile liegt der große ovale Kern. Am entgegengesetzten, durch die Einstülpung vom Lichte abgewandten Ende haben sie die Stäbchen ausgebildet. Diese Zellschicht, die HESSE als Glaskörper schildert, muß die Retina sein, denn ich habe ja gezeigt, daß die celluläre Linse bereits einem Glaskörper entspricht. Allerdings trennt HESSE bei dieser Benennung den stäbchenführenden Teil dieser Zellen von denselben und rechnet ihn zu der inneren Schicht des Auges. Dies ist aber unzutreffend, wie ich mich auf jungen Stadien überzeugte (Fig. 7), wo noch eine scharfe Grenze zwischen dem stäbchenführenden Teil der Retina und der innersten Schicht vorhanden war und auch die Zellen der letztern noch nicht zahlreich genug waren, um die vorhandenen Stäbchen ausgebildet haben zu können. Oft fand ich auch bei ältern Stadien einen infolge der Konservierung oder beim Schneiden entstandenen Spalt zwischen jenen beiden Schichten. Durch das starke Wachstum der Zellen der innersten Schicht, die, wie wir später sehen werden, ein Tapetum darstellen, wurde nun die Retina vom Augengrunde vorgedrängt, wodurch auch die außerordentliche Verlängerung der zutretenden Nervenfasern erklärlich wird.

Was nun die Stäbchen selbst anbelangt, so besitzen sie eine ganz eigentümliche Anordnung. Betrachtet man einen senkrecht zur Augenachse durch die Stäbchenregion geführten Schnitt (Fig. 8), so sieht man zwischen den genau sechseckigen Retinazellen, also da, wo jeweils 2 Zellen aneinandergrenzen, eine cuticulare Substanz, die wahrscheinlich von beiden Zellen gemeinsam ausgeschieden wird und sich auf die ganze Breite der Berührungsfläche erstreckt. Dadurch entsteht auf dem oben erwähnten Schnitt das Bild eines aus Sechsecken zusammengesetzten Netzwerkes. Diese Sechsecke stellen die Stäbchen dar, die untereinander verschmolzen sind. Auf einem durch die Augenachse geführten Schnitt erscheinen diese Gebilde als

Verdickungen der Zellgrenzen. Sie erstrecken sich jedoch nur auf den innersten Teil derselben und besitzen ein Fünftel bis ein Drittel der Länge der zugehörigen Zellen. Nach innen und außen schneiden sie scharf ab.

Durch diese sonderbare Anordnung und Struktur wird allerdings der stäbchenartige Charakter dieser Gebilde einigermaßen in Zweifel gestellt. Es wäre ja die Möglichkeit vorhanden, daß es sich um Kittsubstanz handelt, doch ist es wenig wahrscheinlich, da sonst dieselbe sich auf die ganze Berührungslinie der Zellen erstrecken und nicht so scharf abschneiden würde. Da es nun auch das einzige Gebilde im Ocellus ist, welches das Aussehen und die Lage von Stäbchen besitzt, so bin ich zu der Ansicht gekommen, daß es sich hier wirklich um Stäbchen handelt. Hierin wurde ich auch noch dadurch bestärkt, daß REDIKORZEW bei *Syrphus* und andern Dipteren ganz ähnliche Gebilde beobachtete, die er auch als Stäbchen bezeichnen zu können glaubte. Soweit die Stäbchen reichen, ist das Plasma der Retinazellen homogen und färbt sich mit Bleu de Lyon kornblumenblau, im übrigen Teile aber ist es stark granuliert.

Die Substanz der Stäbchen wird in den Retinazellen ausgeschieden, bleibt in Tröpfchen im Protoplasma suspendiert und wandert dann an die Peripherie der Zellen. Diesen Vorgang konnte ich aus mehreren Präparaten erschließen, indem ich in dem innern Teil der Retinazellen kleine homogene Kügelchen fand, die bei Färbung vollständig die gleiche Farbe angenommen hatten wie die Stäbchen.

Nach einwärts von letztern folgt nun eine dicke Zellenlage, die sich aus Pigmentzellen, Tapetum und Nervenfasern zusammensetzt.

Die Pigmentzellen bilden eine das Auge nach innen dicht abschließende Hülle, die sich sowohl bis unter die angrenzende Hypodermis als auch auf den Nervus opticus bis zum Ganglion opticum erstreckt. Sie sind flache, polygonale Zellen und führen ein feinkörniges, tiefbraunes Pigment. An diese postretinale Membran in engem Sinne schließt sich noch ein Tapetum, das bisher noch bei keinem andern Insect beobachtet worden ist.

Betrachtet man das lebende Tier unter dem Mikroskop bei auffallendem Licht, so überrascht einen sofort der starke silberne Reflex der Ocellen. Dieser wird durch das Tapetum hervorgerufen, eine Zellschicht, die nach innen an die Retina anschließt und den Raum zwischen den zutretenden Nervenfasern dicht ausfüllt.

Die Zellen desselben sind langoval bis spindelförmig, besitzen

einen großen, runden Kern, der ziemlich in der Mitte gelegen ist, und schließen, wie ich mich auf einem in physiologischer Kochsalzlösung zerzupften Präparate überzeugen zu können glaubte, stäbchenförmige Kristalle ein, die eben der Ausgangspunkt des Leuchtens sind.

Zwischen diesen Zellen treten die Nervenfasern hindurch und verbinden sich mit dem stäbchenführenden Ende der Retinazellen. Es macht den Eindruck, als ob die schlauchförmige Nervenfaser die Zelle umspünne und nur ein axialer Faden in diese selbst eindringe. So beobachtete ich bei Querschnitten durch die Gegend der Verbindung des Nerven mit der Retinazelle in der Achse der letztern eine heller gefärbte, runde Stelle, die vermutlich den querdurchschnittenen Achsenfaden des Nerven vorstellt. Mit Sicherheit konnte ich jedoch den Eintritt des Nerven nicht feststellen, da einerseits sich die Nerven auf Schnitten sehr schlecht färben, andererseits mir eine Isolierung derselben durch Maceration nicht gelang. Den Nervus opticus sieht man in den Augenbulbus etwas seitlich eintreten und sich alsdann in 5 Bündel teilen, die auf jüngern Stadien nach dem Augenäquator verlaufen (Fig. 9), während sie auf ältern direkt durch das Tapetum ihre Fasern an die Retinazellen treten lassen. Diese Fasern sind zuerst außerordentlich fein, wachsen aber dann schlauchförmig an, so daß ich vermute, daß sie von einer Scheide umgeben sind. In dem Verlauf des Nervus opticus vom Ganglion bis zum Auge sehen wir viele große, runde Kerne, die offenbar Ganglienzellen angehören, deren Zellgrenzen man nicht deutlich unterscheiden kann. In den Retinazellen wie zwischen den einzelnen Nervenbündeln des Nervus opticus sehen wir keine Spur von Pigment, was auch für erstere schon HESSE festgestellt hat.

Endlich möchte ich noch die beim Eintritt des Nerven in den Augenbulbus liegenden, kleinen, birnförmigen Zellen erwähnen, über deren Natur ich mir keine Klarheit verschaffen konnte. Ähnliche Zellen wurden auch von GRABER und MARK in Spinnenaugen gefunden und für zwischen Retinazellen und Nervenfasern vermittelnde bipolare Ganglienzellen gehalten. Die von REDIKORZEW bei *Cimbex*-Raupen beobachteten Zwischenzellen halte ich nicht für dieselben Gebilde und vermute, daß sie den bei *Periplaneta* zwischen den Nervenfasern gefundenen identisch sind.

In der Deutung dieses innersten Teiles des Auges sind HESSE und ich zu ganz verschiedenen Resultaten gelangt. HESSE hält die von mir Nervenfasern genannten Gebilde für Retinazellen und bildet am distalen Ende dieser die Stäbchen ab. Sein Irrtum ist jedoch

leicht erklärlich, da er die Entwicklung des Ocellus nicht kannte und außerdem die Ocellen der Imago untersuchte, die ein sehr schwer verständliches Bild zeigen, indem die Grenze zwischen Retina und postretinaler Membran bei ihnen stark verwischt ist.

Einen Kern, wie HESSE angibt, konnte ich in diesen Fasern nirgends finden, denn die von HESSE in Betracht gezogenen Kerne gehören einesteils den Tapetumzellen, andernteils jenen birnförmigen Zellen am Augengrunde an, über deren Funktion ich noch im Zweifel bin. Diese letztern sind es offenbar, die HESSE zu der irrigen Annahme verleitet haben. Die Beweise für meine Auffassung ergibt am besten die Entwicklung selbst.

b) Entwicklung.

Leider bin ich nicht in der Lage, die allererste Anlage des Ocellus wie bei *Periplaneta* zu geben, da ich wegen der ungünstigen Jahreszeit nicht imstande war, mir Eier und somit ganz junge Larven zu verschaffen. Die jüngsten Stadien (ungefähr 2 mm groß) zeigten bereits eine fortgeschrittenere Entwicklung. Jedoch kann auch hier kein Zweifel bestehen, daß es sich um eine Invagination handelt, an der wir 3 Schichten zu unterscheiden haben, die äußerste, die sich später zur cellulären Linse entwickelt, die mittlere oder retinogene und die innerste Schicht, aus der Pigmenthülle, Tapetum und Nervenfasern hervorgehen (Fig. 7). Die einzelnen Schichten des Ocellus bleiben nämlich während des Larvenlebens dauernd mit der Hypodermis in Verbindung und lassen so die Reste der Invagination deutlich erkennen. Ob dies auch noch bei der Imago der Fall ist, konnte ich bis jetzt noch nicht definitiv feststellen.

Auf meinem jüngsten Stadium (Fig. 7) liegt direkt unter der Cuticula eine Schicht, die außerordentlich dünn ist. Ihre Zellen sind lang ausgezogen und liegen der Cuticula flach an. Aus ihr sehen wir später die celluläre Linse entstehen. Von dieser Zellenlage geht von der nach außen gewandten Seite eine Einstülpung aus, welche, wie bereits gesagt, auch auf spätern Stadien mit der Hypodermis durch einen Stiel in Verbindung bleibt. Dieser Invaginationsstiel geht in 2 Zellenlagen über, die der zweiten und der dritten Lage des fertigen Auges entsprechen. Die zweite, die mittlere des ganzen Ocellus, ist die stärkste. Sie ist nach meiner Auffassung die retinogene Schicht. Ihre Zellen sind ziemlich parallel zur Augennachse angeordnet und führen bereits auf diesem Stadium an ihrem ursprünglich dem Lichte zugewandten, infolge der Invagination nun-

mehr abgewandten Ende die Stäbchen. Die die postretinale Membran darstellende innerste Schicht hat sich schon in zwei Zellenlagen gesondert, das Tapetum und die Pigmentschicht. Die Tapetumzellen sind aber noch in ziemlich geringer Zahl vorhanden und zeigen keine regelmäßige Anordnung, so daß sie, wie bereits erwähnt, schon ihrer Zahl nach nicht genügen würden, um die vorhandenen Stäbchen ausgebildet zu haben, was ebenfalls die Zugehörigkeit letzterer zur mittlern Schicht beweist. Zwischen diesen Tapetumzellen verlaufen hier noch keine Nervenfasern an die Retinazellen. Dagegen umgeben die Pigmentzellen den Ocellus schon als eine dichte Hülle. Die Cuticula ist über dem Ocellus durchsichtig, zeigt aber noch keine Verdickung. Auf diesem Stadium ist eine Verbindung mit dem Gehirn schon vorhanden; die Nervenbündel, die von außerordentlicher Feinheit sind, verlaufen aber im Innern des Auges noch äquatorial in der Pigmentschicht, wovon man sich leicht auf entpigmentierten Präparaten überzeugen kann (Fig. 9).

Auf einem spätern Stadium (Fig. 10) beginnt die äußerste Schicht an Dicke zuzunehmen, durchsichtig zu werden und eine linsenförmige Wölbung anzunehmen. Es findet also keineswegs eine Einwanderung mesodermaler Zellen statt, die die celluläre Linse bilden, sondern diese geht direkt aus der äußersten Schicht des Ocellus hervor, ist also der Glaskörperschicht anderer Ocellen homolog. An der Retinaschicht (Fig. 10 und 11) macht sich auf diesen spätern Stadien nur ein geringes Größenwachstum der Zellen bemerkbar. Dagegen vermehren sich die Tapetumzellen stark, und man sieht zwischen denselben die Nervenfasern hindurehtreten. Den Übergang zwischen diesem und dem vorhergehenden Stadium konnte ich genau verfolgen, da einige Präparate Bilder zeigten, wo auf der einen Seite des Auges bereits die Nervenfasern durch das Tapetum hindurch an die Retinazellen traten, während die andere Seite noch frei davon war, indem die Nervenfasern noch äquatorial in der Pigmentschicht verliefen. Die Pigmenthülle erstreckt sich jetzt auch auf den Nervus opticus bis zum Gehirn.

Beim Ocellus der zum Ausschlüpfen reifen Larve hat die Linse ihre volle Entwicklung erreicht (Fig. 12). Die Kerne ihrer Zellen sind ganz distal gerückt und liegen mit wenigen Ausnahmen direkt unter der Cuticula. Die Retina zeigt gegen das vorige Stadium keine Veränderung. Die Nervenfasern haben sich verdickt und machen einen schlauchartigen Eindruck.

Fassen wir nun die Entwicklung der an die Retinazellen tretenden

den Nervenfasern nochmals kurz zusammen, so sahen wir sie aus außerordentlich feinen Nervenfasern hervorgehen, die noch äquatorial in der Pigmentschicht zur Retina verliefen, während diese selbst gegen das Tapetum scharf abgegrenzt war. Allmählich trat mit dem Dickenwachstum der Nervenfasern eine Verkürzung und infolgedessen auch eine Verlagerung derselben ein, aus ihrem äquatorialen Verlauf gingen sie zu dem direkt an die Retinazellen führenden über, so daß auf Übergangsstadien teils noch äquatorial verlaufende, teils schon direkt durch das Tapetum hindurchtretende Nervenfasern sichtbar waren. Zuletzt fanden wir, daß alle Nervenfasern durch das Tapetum hindurchtraten und von schlauchartiger Beschaffenheit waren. Dieser Verlauf derselben ist also nicht der ursprüngliche, sondern hat sich erst sekundär so gestaltet.

Das Tapetum füllt jetzt vollständig die zwischen den Nervenfasern liegenden Zwischenräume aus. An der Eintrittsstelle des Nervus opticus in den Bulbus machen sich noch einige kleine Zellen bemerkbar, über deren Ursprung ich mir nicht im klaren bin. Im Verlauf des Nervus opticus hat sich ein Ganglion opticum gebildet (Textfig. E).

Schluß.

Die Entwicklung des Ocellus bei *Cloëon* zeigt also im wesentlichen dasselbe Bild wie bei *Periplaneta*, nur kommt es hier zu einer weit höhern Entwicklung und der damit zusammenhängenden weitgehenden Differenzierung der einzelnen Schichten. Das Resultat der Entwicklung der Stirnangen bei beiden ist also ein durch Invagination der Hypodermis entstandenes dreischichtiges Auge, aus dessen mittlerer Schicht sich die inverse Retina differenziert.

Was nun die dieser Auffassung widersprechenden Resultate REDIKORZEW'S und ZAÛREL'S betrifft, so glaube ich nach einer Reihe von Präparaten, die ich von *Vespa* herstellte, mich dahin aussprechen zu können, daß bei Hymenopteren die Ocellen auf die gleiche Weise entstehen, es aber außerordentlich schwierig ist, diesen Vorgang zu beobachten, da er sich offenbar auf einem sehr frühen Stadium des Larvenlebens abspielt und sehr rasch abläuft.

Durch Mitteilungen über die erste Augenanlage bei der *Cloëon*-Larve und Untersuchungen, die ich in nächster Zeit über die Entwicklung der Stirnocellen bei andern Ordnungen der Insecten anstellen werde, hoffe ich noch weitere Beweise für meine Auffassung erbringen zu können.

Literaturverzeichnis.

1886. BERTKAU, PH., Beiträge zur Kenntnis der Sinnesorgane der Arthropoden. I. Die Augen der Spinnen, in: Arch. mikrosk. Anat., V. 27.
1885. CARRIÈRE, J., Die Sehorgane der Tiere, München.
1886. —, Kurze Mitteilungen aus fortgesetzten Untersuchungen über die Sehorgane: Die Entwicklung und die verschiedenen Arten der Ocellen, in: Zool. Anz., V. 9.
1890. —, Bau und Entwicklung des Auges bei zehnfüßigen Crustaceen und Arachnoideen, in: Biol. Ctrbl., V. 9.
1880. GRABER, V., Ueber das unicomneale Tracheaten- und speziell Arachnoiden- und Myriapodenaugen, in: Arch. mikrosk. Anat., V. 17.
1879. GRENACHER, H., Untersuchungen über das Sehorgan der Arthropoden. Göttingen 1879.
1880. —, Ueber die Augen einiger Myriapoden, in: Arch. mikrosk. Anat., V. 18.
1899. HENTSCHEL, E., Beiträge zur Kenntnis der Spinnenaugen, in: Zool. Jahrb., V. 12, Anat.
1901. HESSE, R., Untersuchungen über die Organe der Lichtempfindung bei niederen Tieren: Von den Arthropoden-Augen, in: Z. wiss. Zool., V. 70.
1901. HEYMONS, R., Die Entwicklungsgeschichte des Skolopender, in: Zoologica, V. 13, Heft 33.
1893. KORSCHULT, E. und K. HEIDER, Lehrb. d. Entwicklungsgesch. d. wirbellosen Tiere.
1883. LANKESTER, RAY and BOURNE, The minute structure of the lateral and the central eyes of Scorpion and Limulus, in: Quart. Journ. microsc. Sc. (N. S.), V. 23.
1864. LEYDIG, F., Das Auge der Gliedertiere. Tübingen 1864.

1886. LOCY, W. A., Observations of the development of *Agelena naevia*, in: Bull. Mus. comp. Zool. Harvard Coll., V. 12.
1887. MARK, C. L., Simple eyes in Arthropods, *ibid.*, V. 12.
1887. PANKRATH, O., Das Auge der Raupen und Phryganidenlarven, in: Z. wiss. Zool., V. 49.
1887. PARKER, G. H., The eyes in Scorpions, in: Bull. Mus. comp. Zool. Harvard Coll., V. 13.
1896. —, Pigment migration in the eyes of *Palaemonetes*, in: Zool. Anz., V. 19, No. 506.
1897. —, Photomechanical changes in the retinal pigment cells of *Palaemonetes*, and their relation to the central nervous system, in: Bull. Mus. comp. Zool. Harvard Coll., V. 30.
1899. —, The photomechanical changes in the retinal pigment of *Gammarus*, *ibid.*, V. 35.
1886. PATTEN, W., Eyes of Molluscs and Arthropods, in: Mitth. zool. Stat. Neapel, V. 6.
1887. —, a) Eyes of Molluscs and Arthropods, in: J. Morphol., V. 1.
1887. —, b) Studies on the eyes of Arthropods. I. Development of the eyes of *Vespa*, with observation on the ocelli of some Insects, *ibid.*, V. 1.
1887. —, c) Studies on the eyes of Arthropods. II. Eyes of *Acilius*, *ibid.*, V. 1.
1887. —, d) Segmental-sense-organs of Arthropods, *ibid.*, V. 2.
1891. —, Is the Ommatidium a Hair-bearing Sense bud?, in: Anat. Anz., V. 5.
1893. —, On the morphology and physiology of the brain and sense-organs of *Limulus*, in: Quart. J. microsc. Sc., V. 35.
1894. PURCELL, F., Ueber den Bau der Phalangiden-Augen, in: Z. wiss. Zool., V. 58.
1900. REDIKORZEW, W., Untersuchungen über den Bau der Ocellen der Insekten, *ibid.*, V. 68.
1896. ROSENSTADT, B., Zur morphologischen Beurteilung der Augen von *Scutigera*, in: Zool. Anz., V. 19.
1902. ZAÛREL, J., Untersuchungen über die Entwicklung der Stirn- (Stemmata) von *Vespa*, in: SB. böhm. Ges. Wiss., Prag 1902.
-

Erklärung der Abbildungen.

Allgemeine Bezeichnungen.

<p><i>cu</i> Cuticula <i>hyp</i> Hypodermis <i>Li</i> Linse <i>rt</i> Retina <i>St</i> Stäbchen <i>tap</i> Tapetum <i>Zwz</i> Zwischenzellen <i>n. opt</i> Nervus opticus <i>g. o</i> Ganglion opticum</p>	<p><i>Piz</i> Pigmentzellen <i>G</i> Gehirn <i>v. g. Sch</i> vitreogene Schicht <i>postr. M</i> postretinale Membran <i>Nf</i> Nervenfasern <i>Nb</i> Nervenbündel <i>Z. u. F</i> Zellen unbekannter Funktion <i>st. b. S</i> stäbchenbildende Substanz <i>rtg. S</i> retinogene Schicht</p>
--	--

Tafel 9.

Periplaneta orientalis.

Fig. 1. Frontalschnitt durch den linken Seitenocellus. Erste Anlage. 372 : 1.

Fig. 2. Frontalschnitt durch den rechten Seitenocellus. Bildung der Verbindung mit dem Gehirn. 96 : 1.

Fig. 3. Frontalschnitt. Verbindung mit dem Gehirn vollständig (Combination aus 3 Schnitten). 96 : 1.

Fig. 4. Frontalschnitt. Älteres Stadium. 96 : 1.

Fig. 5. Sagittalschnitt. Besonders deutlich die zur Retina tretenden Nerven. 96 : 1.

Fig. 6. Frontalschnitt durch das ausgebildete Auge. 96 : 1.

Tafel 10.

Cloëon-Larve.

Fig. 7. Frontalschnitt. Eisenalaunhämatoxylinfärbung. Linse noch unausgebildet. (Tier 2 mm.) 333 : 1.

Fig. 8. Querschnitt durch die Stäbchenregion des Medianocellus. 1000 : 1.

Fig. 9. Frontalschnitt. Entpigmentiert. Die Nervenbündel verlaufen äquatorial. 333 : 1.

Fig. 10. Schnitt um 45° zur Sagittalebene geneigt. Linse in Ausbildung. Rest der Invagination. 333 : 1.

Fig. 11. Schnitt parallel zur Stirn. Entpigmentiert. Teilung des Nervus opticus in 5 Bündel. 333 : 1.

Fig. 12. Frontalschnitt durch den linken Ocellus einer zum Ausschlüpfen reifen Larve. Invaginationsstelle. Kombiniert aus 5 Schnitten. Etwas schematisiert. 333 : 1.

*Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.*

Some Notes on *Alcippe lampas* (Hanc.) and its Occurrence on the American Atlantic Shore.

By

Karl Wilhelm Genthe, Ph. D., Trinity College, Hartford, Conn.

With plate 11-12.

While working at the Marine Biological Laboratory at Woods Holl, Mass., July and Aug. 1901, I came across *Alcippe*. The season was then already advanced and I collected as much material as possible to work it up later. It appeared that for about fifty years almost nothing had been done on this animal except that AURIVILLIUS in his "Studien über Cirripedien" had given some valuable contributions esp. to the anatomy of the male. The original papers by HANCOCK (1849) and DARWIN (1851), though excellent in themselves, on account of their early dates of publication made a reexamination with modern methods desirable. For over a year, however, I found myself unable to take up this matter. I had planned a somewhat full and detailed study beginning with the anatomy. taking the embryology next and go on if possible. Last October when I was almost about to finish the first part of my studies, I received BERNDT's paper in the Ztschr. f. wiss. Zool. published in June 1903. The publication of his careful researches renders most of what I had to offer superfluous, for I see no object in duplicating anatomical statements.

On the other hand, I feel that I have given too much time to

the subject to withdraw altogether. My notes will thus necessarily appear incomplete and fragmentary.

Alcippe lampas HANC.

So far *Alcippe* has been described from the N.E. and S.E. shore of England, the W. shore of Sweden, from the island of Sylt and from the so-called "Rinne" near Heligoland. The animal has been found in cavities in the shells of marine snails, esp. *Buccinum undatum*, inhabited by hermit crabs.

At Woods Holl, Mass., *Alcippe* is found in great quantities boring in shells of *Natica* (*Lunatia*) *heros* ADAMS and *Neverita* (*Natica*) *duplicata* STIMP. which are inhabited by hermit crabs and usually covered with hydractinians. Just as in the European specimens the animals are always found in the last whorl, sometimes a few only, sometimes a great many, and especially in the spindle. They are often so crowded together that only paper-thin partitions are left standing between the cavities (Fig. 3) and the animals not having room enough to spread and develop symmetrically become twisted and quite irregular in shape, but thin as the partitions may become, they always seem to keep the cavities separate.

Shells which have been occupied by the crab apparently only a short time, to judge from the fresh appearance, and which show no, or only a slight, growth of the hydractinians shelter usually only a few and, moreover, only small specimens of *Alcippe*. But other shells are very interesting in so much as they form little worlds of their own and harbour little life-communities. The outside is covered with barnacles and a dense growth of hydractinians often to such an extent that except where the shell touches the ground and is dragged along, there is not a bit unoccupied. In the shell we find besides the hermit-crab a polyclad, *Stylochus zebra*, gliding smoothly and rapidly along on the walls, especially when disturbed, but keeping, by daylight at least, usually near the columella in the upper whorls. An annelid, *Lepidonotus squamatus*, is found in the same positions. Attached to the inner surface of the shell we often see *Crepidula* and almost always annelids living in their winding tubes, others tunnelling the substance of the shell itself. *Alcippe*, often in large numbers, make their cavities and boring sponges (*Vioa*?) spread their dense meshwork through the substance of the shell.

Leaving the others aside, I am inclined to take *Alcippe* as a regular messmate of the hermit-crab. As AURIVILLIUS points out, the animals are found only in shells inhabited by the crabs and they cannot be kept alive very long after the crab has been removed. The matter in the intestine of *Alcippe* is always extremely finely divided and while there is often a good deal of it which stains very readily esp. with haematoxyline, I have had no more luck in determining the nature of the food from my serial sections than BERNDT had with his. The animal evidently feeds on very finely distributed organic matter, be that fine particles which pass into the water when the crab cuts and prepares its food, be that faecal matter. The relation of *Alcippe* to the crab cannot be called parasitism, for it does not seem to rob the crab of its food or in any way of its energy, not even "Raumparasitismus", for *Alcippe* does not occupy space which otherwise would be occupied by the crab. It is not in its way and even a strong increase in its number will hardly make the shell so brittle that the crab would have to seek a new one on that account. The weight which the crab has to move about is not increased either, on the contrary, the animal is lighter than the mass of calcareous substance which it replaces.

Symbiosis, the name given by AURIVILLIUS to the peculiar companionship of crab and *Alcippe*, is as BERNDT rightly points out not applicable as long as the advantage to the crab cannot be demonstrated; nor would mutualism do for similar reasons. Commensalism seems to be the only term which fits the case. Of course, in itself this is a matter of no importance. What leads me to discuss it is not the satisfaction of putting a thing in a pigeon-hole and sticking a label to it, but rather the desire to call attention once more to one of those very interesting cases where one animal finds the conditions for its existence in the neighbourhood of another and apparently only there. We cannot always express these conditions by a simple formula such as parasitism, symbiosis and commensalism, they are evidently more complicated than we can, at present, demonstrate. In cases where we have a clean shell inhabited by a crab and *Alcippe*, the relation seems simple. But these cases are rare. In such shells we find no or only very small specimens of *Alcippe*. More and more other guests establish themselves, until the whole forms a little world of its own. I am inclined to believe that each member in this little world fills its place, has adapted its life to the peculiar conditions and thrives best under

those conditions, although it may occur in many other places. Whether the relations may justly be called mutualistic, so that each member of the community would have chiefly one function such as defense, locomotion, procuring food, scavenging, etc., only future careful study can reveal. As I have already said, I should regard the whole little world rather as a life-community, a biocoenosis, than as a group of parasites, symbiontes or messmates on and with the hermit-crab.

Name of the American species.

My specimens from the American Atlantic shore not only agree with the descriptions of *Alcippe lampas* HANC., as given by HANCOCK, DARWIN and AURIVILLIUS, but the study of the details and especially of the sections and the comparison with BERNDT'S paper and drawings has shown the full identity of the species.

The animal in situ.

The peculiar slits on the inside of the shell which lead into the borings of the animal have been described and figured by the various authors who have written on *Alcippe*. The largest ones are about 3 mm in length, rounded on one end, tapering into a point on the other. The edge of the slit has a small dull whitish seam standing out against the light bluish and pearly shell which forms the sharp edge of the actual slit. This seam is filled in calcareous matter (Fig. 1 *c*). About 2/3 of the slit are occupied by the two lips of the mantle whose rows of pointed chitinous teeth (Fig. 7) rest against it. In the living animal these lips (Fig. 1 *a*) are pink, while the area between their tapering ends (*b*) appears dark brownish-red. The pointed end of the slit which is usually slightly curved (*d*), is again filled in and consists of fine sand granules and detritus held together by a secretion (?). It is somewhat variable in colour and often appears banded as in the figure where a light yellowish band runs across a dark brownish area. The pinkish "fan-shaped spot" (*e*), the area where the disk of the animal shines through, has been too often described to need further mention. It can be seen usually only in the older and larger specimens and even there it is often quite indistinct. The whitish striae are often indistinct or absent. It is hardly necessary to mention here once more that these striae and the white dots or holes (the dots being holes filled in with calcareous matter) are not due to burrowing

annelids as was supposed by DARWIN. AURIVILLIUS' explanation of the striae and holes as marks of the teeth of the mantle in the growing animal seems perfectly satisfactory. The slit and the "fan-shaped spot" are sometimes straight, but more commonly curved.

The position of the animal in its burrow can be seen in Fig. 2.

The animal taken out.

By dissolving the shell in acid the animal can be freed. It consists of a body doubled up ventrally so as to bring the tail end opposite the mouth and of a surrounding sac-like mantle which opens anteriorly by a slit. The dorsal part of the mantle is developed into a disk and only here the body and the mantle are connected. The body consists of a head and a thorax. It is a difficult and unsatisfactory problem to make out the number of segments which have entered into the formation of the body. While the internal organisation and the study of sections does not help us much, certain lines which can be taken as marks for the segmentation appear regularly and can be made out even in cases where at first they seemed to be wholly absent, if the animal be treated and studied in a number of different ways *e. g.* first in glycerine, then in balsam, first unstained in transmitted and reflected light, then stained etc. The dark-ground illumination I have found especially useful in working out a good many details.

The head proper which consists of a hood-like projection ("Kopfzapfen") and the region of the mouth and mouthparts is not subdivided, that is to say the segments, how many there may have been, have fused completely.

A difficult point is to determine the line between the head and the first thoracic segment. At some distance caudad from the mouthparts we find a distinct line separating off as it seems a segment. This segment consists of a median and two bulging lateral portions. The latter contain what we have to consider as kidneys. Attached to this segment is a pair of biramous appendages, the so-called "mouth-cirri" or oral cirri (Fig. 8c and 12). As BERNDT points out these cannot very well be looked upon as maxillary palps. They are too far from the mouth for that, too independent. They must be regarded as the first pair of thoracic appendages and the above mentioned distinct line of separation I am inclined to take as the line between the head and the first thoracic segment (*I* in Fig. 8).

On the dorsal side I find a line a little caudad from the two

rows of bristles which adorn the sides of the head. This line extends ventrad some distance and can be traced to a spur-like chitinous thickening projecting inward at the base of the oral cirri. Something like this line is given in BERNDT'S fig. 1, but the whole region appears so unlike what I see in my preparations that the identification sometimes becomes difficult. This portion of the animal looks, of course, different in different preparations according as the muscles which connect the body with the disk are more or less contracted. With the state of the muscles the animal changes its position within the mantle. Therefore its angle with and distance from the lips of the latter and from the region of the projecting knob-like point of attachment of the disk; the two tooth-like projections ventrad from this knob, and the region of attachment of the body to the disk, they all present entirely different aspects. Fig. 8 which shows the line in question well (as do many others of my preparations) represents an animal which was carefully freed from the mantle and mounted in glycerine. In this one (as in others) another trace of segmentation appears just where the muscles pass from the disk etc. into the body of the animal. This segmentation, however, I admit is not so distinct and, moreover, can be made out only occasionally, for in most cases this region is more contracted and the strong muscles hide everything underneath.

I should like to take the two marks of segmentation as the lines of the first thoracic segment (Fig. 8 *I*) limiting it to this narrow region and, if that seem gone too far, call certainly the more distinct cranial one the separation of head and thorax. The mantle then would appear rather as an evagination from the thorax than from the head. If this view be acceptable the disk at once cannot be regarded any more as homologous with the stalk of the *Lepadidae* as AURIVILLIUS thinks it. My view agrees to an extent with BERNDT'S who says the disk has to be considered as an evagination of the carinal (dorsal) portion of the mantle and by no means as an elongation of the head portion like the peduncle of the *Lepadidae*. The larval antennae, if they were preserved in *Alcippe*, would be found not on the distal portion of the disk nor in the centre of it but near the dorsal end of the lips of the mantle where the body connects with the mantle. This problem can be solved only when the right stage of development will have been found.

In the following portion of the thorax the segmentation is very

indistinct as far as the body is attached to the disk. This may be all the second thoracic segment or may be a number of them (Fig. 8 *II*).

Two portions follow which are fairly marked off and constant in this. In order not to imply a statement as to the actual number of thoracic segments I should like to call the first of these free segments the first post-discal segment (Fig. 8 *1*) the other the second post-discal segment (*2*).

The 3d and 4th post-discal segments are still not very distinct but can usually be made out with sufficient clearness. The 5th and 6th are always distinct and very well marked off. All these segments have no appendages (Fig. 8 *3-6*).

The last segments of the body were first determined by DARWIN and then fully worked out by BERNDT. I find in accordance with these two authors that in the adult the second pair of cirri (*c2*) is placed on a little elevation which would be post-discal segment 7. This segment contains two little chitinous plates (shaded at 7 in Fig. 8) or one base plate for each cirrus. Crowded in dorsad from the second cirri but not less distinct are four a little larger base plates for the 3d pair of cirri, two lateral and two ventral ones. (Fig. 8 *8*, the right lateral and the right ventral one is shown.) They represent segment 8. Finally dorsad from these are two small ones (the right one only is shown at *9*) and on these the last cirri (*c4*) are articulated: they represent the 9th post-discal segment. These pairs of plates can be made out distinctly in many cases. They take certain stains: they come out with carmine sometimes, esp. paracarmine, and show well with gentian violet.

The two pairs *c2* and *c3* bear the often described "cushions" on the distal ends of their second joints. What these are for, only further study can reveal. The theories about them seem not convincing. BERNDT's fig. 3 and 4 make the reproduction of my sketch of them unnecessary, but it shows me as well as his drawings that the "cushions" cannot be the reduced interior rami of these cirri. The peculiar arrangement of the bristles on these cirri comes out in the sketch of them in Fig. 8. Special care was given to bring out the distribution of the different kinds of bristles and hooked hairs. At the distal end of the last joint I find distinctly (even in the adult) three claw-like hooks.

The mantle and the disk.

The lips of the mantle with their peculiar armature are shown in Fig. 7. They are separated to a small extent only on the ventral side. On the dorsal side they are thin coming to a long sharp edge. These dorsal edges and the anterior (cranial) circumference of the lips are beset with strong chitinous spines. The anterior (cranial) face is otherwise smooth (except in the most ventral region), while the lateral faces bear the fine scattered spines first mentioned and pictured by DARWIN. The inner (medial) surface bears the peculiar S-shaped row of fine spines (mentioned and pictured by DARWIN) which together look like a rasp (in Fig. 7 the beginning of one row is seen at *s*). Besides these there are a great many fine long hairs.

A peculiar sculpture (Fig. 9) is found all over the first or oral cirri, the head, and the "palps". Very fine it is, indeed, but it may well be that it forms a kind of grater against which certain particles that pass in through the lips of the mantle are rubbed and thus more finely divided. The S-shape of the above mentioned row of spines may perhaps be accounted for in this way that when the head presses against the lips the tip of the hood-like projection will rub against the upper part of the S and the rest against the lower.

The stiff bristles which are found in one row on each side of the head are not respiratory in function as was supposed by HANCOCK, but they certainly act as a weel (as mentioned first by AURIVILLIUS). They interlock with the hairs on the medial surface of the lips, as can be seen in sections, and thus form such a perfect strainer as one might wish. Moreover the hairs on these lips which point outward will by the incoming current be bent backward and caught by the fine projections of the above mentioned sculpture of the head and thus add to the efficiency of the strainer. The outgoing current will loosen them again.

The stiff bristles of the two lateral rows cannot be respiratory in function, because they are quite chitinous and have no blood lacunae. They contain a furrow (Fig. 10) so that their cross section forms an open ring. This furrow bends at the base and continues as a fine canal for some little distance in the cuticle (Fig. 11 *b*). Sooner or later the canal is lost sight of and seems to lead nowhere. The bristles are perhaps sensory organs, but I have failed to trace any protoplasmic connection through the cuticle into them nor in

fact to find anything in their neighbourhood that could be considered a sensory epithelium.

The mantle itself, its form in young and adult animals, its armature etc. has been sufficiently described by the various authors and its homology with the mantle of the *Lepadidae* and *Balanidae* has been discussed. So has the disk.

To the description of the histology of the mantle I have to offer a little addition. An area of peculiar cells is seen at the base of the gill lamella (Fig. 17) where it joins the mantle. It is on the surface towards the animal's body and continues for some distance into the adjoining portion of the mantle itself. Here we find all the subcuticular cells elongated and grouped together into tapering, tent-like masses. The end adjoining the cuticle is lighter, coarsely granular, sometimes with a vesicular network. The nucleus is large, oval, with a nucleolus and a distinct chromatin network. It lies in the lower half of the cell. Away from the base each cell tapers and its protoplasm gets finely granular and stains very dark, esp. with haematoxyline. Finally each cell ends into a fine, dark, thread-like structure. These threads pass in bundles through the rest of the tissue of the lamella, spread again and attach themselves to the cuticle of the opposite side right among the subcuticular epithelial cells of the outside in the mantle, of the side away from the animal's body in the gill. Towards the ends of the area (in the gill and in the mantle) the cells are lower, but they still form the tent-like groups and stain very deeply. The common epithelium then begins all at once. In the centre of the area, that is to say just where the gill joins the mantle, the cells seem to be densest and highest. These cells evidently take the place of the groups of thread-like supporting fibres present everywhere in the mantle and gill and described and figured by BERNDT. But whether they are really or only supporting in nature, or whether they have another function I am unable to say. They stand out distinctly in all my sections through the region, but show especially well in those stained in EHRLICH's haematoxyline after fixation in $HgCl_2$. A slide of the same series was after staining with EHRLICH's haematoxyline treated with xylol containing picric acid. Here while all the muscle fibres of the mantle are bright yellow, the "supporting" fibres of the gill and mantle and the fibres just described are dark blue. In the cells themselves of our area the karyotheca, chromatin and nucleolus

are dark blue, the karyolymph and the protoplasm a kind of dirty purple.

The systems of longitudinal and transverse muscle fibers in the mantle are shown in Fig. 4, 5, and 6. They stop at some distance from the edge of the lips, so that the lips themselves do not contain muscle fibers. Along the mid-ventral line of the mantle (carinal side) shows a streak which in sections proves to be a blood lacuna.

The muscle systems of the body.

The muscle systems of the body I have tried to bring out in Fig. 8 and 16. Fig. 8 is a glycerine mount which showed the muscles quite well esp. in dark-ground illumination. Only occasionally other preparations esp. stained balsam mounts had to give supplementary aid. Fig. 16 was drawn from an animal cut sagittally with a razor, stained in paracarmine and mounted in balsam. It had to be compared and combined with other like preparations and with total mounts and thus to be made a little diagrammatic in some portions. The muscles which start from the disk and form the above described systems of the mantle are omitted, they can be sufficiently seen in Fig. 4—6. Fibres of the transverse system converge towards the knob of attachment as seen in Fig. 6.

There are seven main muscles which connect the body with the disk, five of these insert near the horny knob of the disk, the point of attachment of the animal to the shell, two farther caudad.

The region just dorsad of the lips and as far as the attachment knob is difficult to work out but evidently the most important one for the mechanism of the animal's movements.

As mentioned before, the animal is firmly attached to the shell in the region of the horny knob and only there. Sometimes the attachment takes in a certain portion of the disk caudad from the knob. The whole disk is often tightly pressed against the roof of the cavity. By carefully breaking the shell you can easily free the ventral side of the animal and usually most of the disk, but near the knob the animal will invariably tear. Here it can be freed only by dissolving the calcareous shell in acid. Between the knob and the dorsal edge of the lips (Fig. 7 and 8) there are two tooth-like projections, one on each side, covered with the same spicules which over the entire mantle. Between these is a strong brownish

(chitinized) curved band (see Fig. 8) which evidently acts as a spring and by its elasticity counterbalances the muscles which insert on it. These muscles one on each side of the animal, originate from the strong spur-like chitinous thickening projecting inward at the base of the oral cirri mentioned above. They act as protrusores of the head. When they contract, the chitinous spring and with it the region between the knob and the lip edges (which for convenience's sake I may be allowed to call "neck") will be pulled in and thus the tip of the head and the oral cirri will be protruded from the lips. When it relaxes, the elasticity of the band will resume its shape, push the neck out and withdraw the head. The stage of contraction of these muscles then causes the varying aspect presented by the neck region in different preparations. When the muscles are torn the chitinous band is found more or less stretched out.

A strong contraction of these muscles will finally cause the oral cirri to beat ventrad, a movement described fully by AURIVILLIUS.

The remaining six pairs of muscles have to be taken together in two groups. The first are the protrusors of the body (*p 1-3*). The first of these (*p 1*) takes its origin from the wall of the dorsal half of the body in that region which I called above the first thoracic segment, passes obliquely caudad and dorsad and inserts just a little caudad of the knob.

The second one takes its origin from an arcuate chitinous thickening in the body wall which is connected with the above mentioned spur at the base of the oral cirri, passes obliquely caudad and dorsad, partly crossing the fibres of *p 1* and inserts in the disk farther caudad than *p 1*. The third protrusor finally takes its origin in the ventral half of the last thoracic segments and is made up of a number of slips. The strongest of these takes its origin in the ventral half of the fifth and sixth post-discal segments, passes in a curve near the median line ventrad of the stomach (the muscles of the two sides lying close together), then separating from its mate it reaches the lateral side of the body wall, passes in a curve obliquely dorsad around the stomach, enters the disk just where the first post-discal segment becomes free, intersects with its mate and crosses over to the opposite side and finally inserts in the disk near its centre.

This most important slip is joined where it leaves the body by other slips which partly take their origin more laterally in the last

cylindrical segments and pass laterad between the stomach and body wall. Many fibres spring from the lateral body wall of post-discal segment 2 and converge to form a slip. The slips passing around post-discal segment 1 and converging dorsad are arranged somewhat like the meridians in a hemisphere. In the spaces between them the stomach has rows of pits (Fig. 16) and evaginations as will be described later.

These three muscles which have at least for some distance a parallel course act as protrusores of the body, esp. of the terminal portion with the cirri and produce its rhythmical movements which will be referred to later. In contracting the first one pulls the head towards the attached knob and depresses it slightly; the second one depresses it more. Thus a kind of rotation is started which withdraws the cranial portion of the body from the mantle lips. It is completed by the action of the third muscle which, at the same time, will tend to stretch out the bent in cylindrical portion of the last segments and the cirri resulting in a protrusion of the cirri through the mantle lips.

As antagonists to these protrusors we find a set of three retractors (*r1-3*). The fibres of the first one (*r1*) take their origin over a large area on the sides of the body, converge and pass to their insertion just in the knob of attachment.

The second (*r2*) is a slender but strong longitudinal muscle which passes along near the dorsal median line. It inserts ventrad and caudad from the knob just where the disk is attached to the body. As to its origin it matters not whether we trace it all the way from the fifth and sixth post-discal segments, or whether we place it at the little notch where the first post-discal segment joins the disk and consider the other dorsal muscles which pass from segment to segment and finally curve around the bulging first post-discal segment as separate.

The third retractor (*r3*) finally passes directly from the lateral and dorsal portions of the post-discal segments over into the disk.

A contraction of the first of these muscles pulls the region marked *II* in Fig. 8 towards the knob of attachment, thus counteracting the rotation mentioned above. The others withdraw the caudal portion of the body from the mantle lips.

These muscles are evidently supported by fibres which pass from the dorsal side of the second post-discal segment ventrad to the succeeding segments. Thus all these muscles act as retractors of the body and the cirri from the mantle lips. Taking turns in

contraction with the group of protrusors the antagonistic retractors bring about the rhythmical play which we observe.

The third group of muscles are those of the body itself: the *Dilatatores* and *Constrictores oesophagi*, the muscles of the mouthparts, of the different regions of the stomach and body wall, of the oral cirri and finally those which pass into and those which are within the terminal cirri. With the exception of the cirri muscles an attempt was made to show in Fig. 8, 16, and 12 as many as could be worked out. They can be understood by a glance at the diagrams. The oesophageal muscles have, moreover, been described and figured by BERNDT.

There seem to be present two kinds of muscles, those with a very fine, sometimes hardly visible striation, and those with very distinct and coarse markings. To the former type belong those which connect the body and the disk and those which are found in the caudal portion of the animal, while the muscles around the oesophagus and stomach belong to the second type.

The digestive apparatus.

The mouthparts have been described and figured by several authors. Since I find a number of differences from HANCOCK'S and DARWIN'S drawings as well as from AURIVILLIUS', it was thought advisable to publish my sketches. Some future author may find them useful, esp. if he wants to compare again the European and the American form.

There is no labrum present (Fig. 12). The upper edge of the mouth serves as upper lip.

On each side of the mouth projects a little soft flap or lobe, the "palp" of AURIVILLIUS. In Fig. 13 the position of this palp with reference to the entrance into the oesophagus is seen, while Fig. 12 and 14 bring out the two palps and their relation to the other mouthparts.

The mandible is the largest and strongest of the mouthparts. Its form is that of a somewhat bent flat plate terminating into a strong tooth. It differs in my specimens a little from the drawings of the authors. The flat surface is placed sagittally to a certain extent, so that in a side view of the mouth the mandible appears almost fully (Fig. 13 and 14), while in the ventral view of the mouth (Fig. 12) its sharp cutting edge is seen projecting and the

mandible itself appears narrow and peculiarly twisted or wharped. It is supported by an „apodeme“ which consists of two pieces, a long thin, needle-like proximal one and a distal one which flattens out distad (Fig. 13 and 14).

Without being directly jointed or connected with it these apodemes rest on a chitinous thickening projecting inward like a spur from the base of the oral cirri. Muscles are attached to these spurs.

The first maxilla I find again slightly different from DARWIN'S and AURIVILLIUS' drawings. The „curious membranous swelling“ described by DARWIN but not mentioned by HANCOCK nor AURIVILLIUS was not found. In some total preparations something that looked like it in his drawings was noticed but proved to be a little swelling of the sides of the mouth containing muscles. The maxilla (Fig. 11 *c* and *d*) has the shape of a shield curved in such a way that in a ventral view the medial half is seen distinctly, while the lateral half with the large tooth has a more sagittal position and is about parallel with the flat surface of the mandible. The apodeme the connection of which with the maxilla is seen in Fig. 11, *c* and *d* is pretty long and rests against the above mentioned spur-like chitinous thickening (Fig. 13, 14, 8, 16). In sections these apodemes appear to have a sheath of epithelium which suggests that they are shed in moulting.

The second maxilla is a simple lobe with some short bristles at its distal portion (Fig. 11 *e*).

The oesophagus (Fig. 16) with its three sets of muscles has been fully described by BERNDT. It leads into the stomach.

The stomach is one of the most remarkable structures, it is practically omnipresent. It is best described as a complicated sac with some large and many small evaginations. As already noticed by DARWIN there is no anus. The sac-stomach is stomach and intestine at the same time. The whole structure is very irregular, the two sides not being alike. There is, moreover, an individual difference so that I doubt whether two animals can be found that are alike. Yet so much can be said: the stomach consists of three main divisions (Fig. 8, 15, 16). The proximal portion is a sac with subdivisions which fill the cranial portion of the thorax, extend under and between the kidneys etc. From this part a sac always branches off towards the disk and into it near the knob of attachment.

It sometimes reaches almost to the surface of the disk. In Fig. 15 we look down ventrad into this first portion with its many folds, subdivisions and pits. The second portion is the middle portion extending as a wide cylinder down the dorsal side of the body parallel with the disk we may say. It is simple, giving off small lobes and pits only here and there. It is difficult here to determine the body wall proper. The stomach bulges into the disk and this whole region is actually imbedded in the disk. The third portion extends from the second almost at right angles. It begins in the first post-discal segment, having here about the form of a hollow hemisphere. In its wall we have the slips of the third protrusor and second retractor muscles as described above. Between the muscle bands the stomach has rows of pits, evaginations which extend almost to the very surface of the body.

Between the first and second post-discal segments the stomach is always distinctly constricted. Beyond this it extends into the second and third post-discal segments as a wide sac gradually tapering and finally sending two small lobes way into segments 4 and 5. The ventral wall of this third portion of the stomach extends so far as to leave only a narrow shelf-like partition between it and the extension of the first portion. This shelf is seen in cross section in Fig. 15, in sagittal section in Fig. 16. It is filled by muscles, especially the strong third protrusor which goes to the last segments lies here. The ventral wall of the stomach-sac in post-discal segments 2 and 3 is smooth, but the dorsal wall has again many evaginations and pit-like depressions which extend almost to the surface of the body wall.

This very peculiar arrangement of the digestive tract simplifies the circulation greatly, at least inside the body proper. The stomach is practically everywhere and sends its projections right among the muscles and organs. The pouch-like evagination mentioned above which extends out of the body into the disk and is always present seems to be for the benefit of the strong muscles which attach the body to the disk.

Another peculiarity which excited my greatest interest when I studied my serial sections, is the differentiation of certain cells here and there among the epithelial cells. These large cells which we may justly call liver-cells are pretty evenly distributed all over the epithelium of the stomach, a little more crowded perhaps in the pits, so that digestion can go on everywhere. But since BERNDT

has given full particulars as to the histology, I need not dwell longer on this subject. In some of my sections I got a nice differentiation of these liver cells. The sections were treated with BENDA'S Iron Haematoxyline. The cells of the stomach epithelium appear pale gray, while the liver cells alone are stained: light blue, droplets (secretion) black.

There are present fine muscle fibres everywhere between the wall of the stomach and the body wall which have to be regarded as muscles of the body wall (Fig. 16). The violent rhythmical movements of the body must keep the stomach well shaken all the time.

As to the other organs and their histology I have scarcely anything to add to the careful descriptions and drawings of BERNDT'S.

Circulation.

There are no special organs for circulation. The blood is red and the pink colour of the animal is caused by it. When injured the red blood flows very freely and the animal turns visibly pale and finally whitish. Blood lacunae are found everywhere among the tissues but especially in the mantle and the "ovigerous frenae" of DARWIN, the two longitudinal folds which hang down from the mantle in the mantle cavity. These are the gills, but as pointed out by BERNDT, respiration goes certainly on not only in these but all over the mantle (except the disk). The mantle is thin and contains always much blood in its numerous lacunae.

The contractions of the mantle and its "boring" movements as described by AURIVILLIUS and on the other hand the constant rhythmical protrusions and retractions of the body, undoubtedly keep the flow of blood a-going. Water is constantly drawn into the mantle cavity, churned and expelled again. Thus the great surface of the mantle which is still enlarged by the curtain-like flaps of the gills offers enough opportunity for the exchange of gases.

A few words remain to be said about the appearance and behaviour of the living animal in and outside of its boring.

The living animal as mentioned before has a pink colour. The muscles of the mantle are seen distinctly as darker striae. Parts of the stomach appear greenish through the mantle. The ovaries seen through the mantle are orange or brownish red and single mature eggs lying in the mantle cavity are whitish yellow or cream colour. That the pink colour is due to the red blood was mentioned above, it disappears as soon as the blood flows out.

The animal performs rhythmical movements. The caudal end with the cirri is protruded and withdrawn. The cirri force the free edge of the mantle lips out and open a little and project between them, then they withdraw and the mantle lips close. Seen from above the cirri appear at the rounded side of the lips (ventrad), push along the slit dorsad, draw back and disappear. This rhythmical movement which is very much like that in the barnacles and goose barnacles is repeated from about 50 to 54 times a minute but often with short irregular pauses. The latter last about as long as one movement would be. I counted such pauses for instance after the 7th, 37th, 43d and 52d protrusion and noticed that each time the lips contracted and withdrew a little from the slit.

To a light touch the animal usually, but by no means always, responds by ceasing the rhythmical movements and often contracting the mantle lips besides. A stronger stimulus causes cessation of the movements and contracting and withdrawal of the lips for a longer time. Sometimes the lips are retracted and extended repeatedly and are pushed a little to the right and to the left.

The rhythmical movements, of course, produce an ingoing and outgoing current of water. Fine particles are seen under the microscope to be drawn in and others pushed out often to a considerable distance, particles loosely attached near the slit are rhythmically attracted and repulsed. In this way the animal procures its food and water for respiration.

On carefully breaking the shell so as to leave the disk attached and uninjured but expose the rest of the body, the animal will often perform wave-like proceeding violent contractions of the mantle and extrude mature eggs or nauplii through the mantle lips.

After the animal has become quiet again, it shows irregular slow contractions of the mantle proceeding wave-like from the lips towards the disk as other animals show from the beginning. These movements have been described and as BERNDT thinks, they aid in boring by pressing the armature of the mantle against the wall of the cavity.

The boring movements and the movements of the head and cirri have been discussed by AURIVILLIUS and BERNDT. I have at present nothing to add.

The rhythmical movements in animals freed from the shell as described go on for a long time and the observations on such animals confirm those made on specimens in situ. Contrary to

BERNDT's observations, I have usually seen the tips of the cirri protruded out of the lips as described above in animals in situ as well as in those taken out.

Some more observations seem necessary to make out more definitely the significance of the movements of the oral cirri and their beating against the cushions of the terminal cirri. With all due respect to the careful work of AURIVILLIUS and BERNDT I cannot help thinking that their explanations are somewhat theoretical and unsatisfactory, although I am myself not in a position to offer anything better.

The list of literature on *Alcippe* is not very long and has been given only recently by BERNDT. It seems unnecessary to repeat it.

Explanation of the Plates.

Plate 11.

Fig. 1. Animal in situ in the mollusk shell.

a Lips of mantle. *b* dark brown area. *c* calcareous filling, dull white. *d* banded filling in the end of the slit. *e* "fan-shaped" spot.

Fig. 2. Animal in situ. The shell was broken away so as to offer a side view of the animal in its boring.

Fig. 3. A group of six animals crowded together, in situ.

The ventral portions of the cavities were broken away, the animals are still attached to the roofs of their respective borings.

Fig. 4—6. The same animal in ventral, dorsal, and lateral view. ZEISS a* 10, tube drawn in (136 mm), oc. 2 achr. ABBÉ camera.

The details of the musculature were mostly worked out with darkground illumination, though not drawn so. The specimen had been killed and preserved in formalin. Measurements: Greatest width 3.5 mm; length 5 mm; thickness taken at maximum of bulging out disk 2 mm; length of mantle lips 1.5 mm.

Fig. 7. The lips of the mantle.

s the beginning of the rasp-like S-shaped row of fine spines.

Fig. 8. Total drawing of the body of an animal the mantle of which had been carefully removed. Glycerine mount. ZEISS a* 10, oc. 2 achr. tube 200 mm. ABBÉ camera.

The muscles, oesophagus, mouthparts, bristles and their arrangement etc. were carefully worked out and drawn, the stomach was put in in diagrammatic outline. The oral cirri were given transparent and their muscles omitted, the muscles in the other cirri were likewise omitted.—The dorsal line of the body is also somewhat diagrammatic, this portion is actually imbedded in the mass of the disk.

The animal is given transparent, but the muscles etc. of the left side are omitted.

The outline of the mantle, lips, neck, knob, and disk and of the ovaries were added diagrammatically. The disk which is at right angles to the plane of the body was pressed a trifle towards one side so as to show the insertions of the muscles from the body. All details of the mantle and the disk were omitted in order not to complicate the drawing.

I First thoracic segment. *II* Unsegmented portion of the thorax which may correspond to one or several segments. *1—6* Post-discal segments. *7—9* Base-plates for the cirri, representing the remnants of the last three thoracic (?) segments.

c 1 oral cirri. *c* 2—4 terminal cirri.

p 1—3 protrusor muscles. *r* 1—3 retractor muscles.

ov Ovary.

Fig. 9. Sculpture of the tip of the head. ZEISS apochr. 4 mm. tube 160, comp. oc. 18.

Fig. 10. One of the bristles of the side of the head.

a) A piece as found in one of the serial sections. ZEISS 3 mm, comp. oc. 12.

b) Longitudinal section showing canal continued in the cuticle. Hom. imm. $\frac{1}{12}$ achr. oc. 4.

Plate 12.

Fig. 11. The mouthparts.

a, b, c, e ZEISS apochr. 4 mm, comp. oc. 12. d apochr. 8 mm oc. 8.

a Palp. b Mandible. c 1st maxilla. e 2nd maxilla. d The first and second maxillae and the apodemes seen from above. (The apodemes are about $\frac{1}{3}$ too short in proportion.)

Fig. 12. Ventral view of head and oral cirri, combined from a number of preparations. ZEISS apochr. 16 mm, comp. oc. 6.

The two cirri were pressed a little downward and to the sides. The stiff bristles, dilatatores oesophagi, mouth and mouthparts are shown. The mandibles are seen edgewise.

Fig. 13. Head in side view.

The oral cirrus, palp, mandible and first and second maxilla of the right side and the oesophagus are shown. The two "apodemes" extend towards the spur-like chitinous process. The mandible is seen as it appears in side view, the large tooth lies downward in the frontal plane and does not show. All the parts are in their natural position.

Fig. 14. Head in oblique view.

Both palps and all the mouthparts are shown. The four "apodemes" extend towards the chitinous spur. The preparation from which this sketch was made was evidently a trifle distorted thus bringing all the parts at once into good view.

Fig. 15. Frontal section of the body.

The body of an animal was taken and with a razor was cut into four frontal sections. The section here given shows in outline the head and oral cirri. We look down on the mouthparts from behind. The upper division of the stomach is shown with its folds and pits and we look down into it. The lower portion of the stomach was cut so as to leave only a ring in our section.

Fig. 16. Sagittal section of the body.

The body of an animal was halved with a razor, stained with paracarmine and mounted in balsam. The drawing had to be combined from several preparations and to be made somewhat diagrammatic. The whole digestive tract is shown. The muscles except those around the digestive tract and the second and third retractor are mostly omitted.

k Kidney.

Fig. 17. Section of the mantle at the junction of the gill and mantle. Hom. oil imm. $\frac{1}{12}$. Comp. oc. 4.

*Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.*

On the habits and structure of *Cotylaspis insignis* Leidy,
from Lake Chautauqua, New York, U. S. A.

By

Henry Leslie Osborn in Saint Paul, Minnesota.

With Plates 13—15 and 1 figure in the text.

Table of Contents.

- a) Introduction.
- b) Distribution.
- c) Habits.
- d) External anatomy.
- e) The Cuticle.
- f) The Musculature.
- g) The Parenchyma.
- h) The Alimentary System.
- i) The Excretory System.
- k) The Nervous System.
- l) The Marginal Organs.
- m) The Reproductive System.
 - I) general statement.
 - II) the male organs.
 - III) the female organs.
- n) Anatomy of very young individual.
- o) Summary.

Note. The present article is a revision and considerable extension of one submitted to the American Journal of Morphology, and accepted for publication. It did not however appear in that journal as the journal was discontinued before reaching this article. As there seemed no prospect of immediate activity on the part of the Journal of Morphology this article has been published in its present form.

a) **Introduction.**

The genus *Cotylaspis* was founded by LEIDY (1857) for the reception of a trematode found in the *Unionidae* of the Schulykill River. His account deals merely with taxonomic features. POIRIER (1884) described a form now known to be closely allied, from *Tetra-thyra*, a chelonian from the Senegal river in Africa, designating it *Aspidogaster lenoiri*. His account does not give minute structural details to any extent. MONTICELLI (1892) in revising the *Aspidobothridae* instituted the genus *Platyaspis* for POIRIER's species. The present writer (1898) found *Cotylaspis insignis* in Lake Chautauqua and erroneously referred it to *Platyaspis* from its resemblance to the African animal and through ignorance of the genus *Cotylaspis*. KOFOID (1899) corrected this error and showed the identity of my species with that of LEIDY, retaining the genus *Platyaspis*, instituted by MONTICELLI for the African form. NICKERSON (1902) discarded the genus *Platyaspis* on account of its extremely close relation with *Cotylaspis* and placed POIRIER's form with *C. insignis* as *C. lenoiri*. I accept NICKERSON's reasons for this as valid and shall refer to the African species in this paper as *C. lenoiri*. The *Aspidobothridae* is a family of great interest to students of trematode morphology so that an account of the structure of one of its hitherto little known members is justifiable. We are already well acquainted with the structure of *Aspidogaster*, thanks to HUXLEY, VOELTZKOW and STAFFORD, with *Stichocotyle* (juv.) through NICKERSON, and with *Cotylogaster* through MONTICELLI and NICKERSON. Of *Mucraspis* very little is on record.

My material was obtained at Lake Chautauqua, New York, where unfortunately it was possible for me to be located only in July and early August, and not through the year, rendering it impossible to have material for study at all seasons. *C. insignis* is small enough to study alive under compression and most of the points have been recognized in this way. Compressed specimens killed (HgCl_2) and mounted whole after staining in borax carmine are very servicable for the general anatomy. Material for sectioning was killed and fixed in various reagents: HERMANN's, FLEMMING's and PERENYI's fluids, MAYER's picro-nitric, and saturated aqueous solution of corrosive sublimate were tried. The corrosive sublimate followed by iron-haematoxylin staining was found in general the most effective. Methylene-blue intra vitam, was tried

and gave good results for the muscles, but I did not succeed in demonstrating the nerves with it, during the experiments I was able to make.

b) Distribution.

Lake Chautauqua is one of the long and narrow "glacial Lakes", it is about twenty-five miles long and from one to two miles wide. It is at the head of a small river which is one of the tributaries of the Allegheny river, and is thus one of the head waters of the Mississippi River system. It is however only nine miles from Lake Erie of the St. Lawrence River system. There are a number of summer resorts on the shore of this lake greatest among them The Chautauqua Assembly, near the head of the lake, with a temporary population of from fifteen to thirty thousand people. The city of Jamestown is located at the foot of the lake. Material was collected at different points in the lake and from various kinds of bottom, but only close to the shore in shallow water. Several species of *Unionidae* are found in the lake: off the Assembly grounds we find *Anodonta plana* LEA and less often *A. grandis*, *Unio luteolus* LAM. is the commonest species of *Unio*, while *U. edentulus* SAY is very common, and *U. ventricosus*, *U. phaseolus* HILD. and *U. gibbosus* BAR. are found more rarely. I examined a great many individuals of all of these species during the years of 1895, 1896, 1897 and 1898, chiefly from the shore at Chautauqua Assembly, and as a general result can say that *Cotylaspis* occurs in all parts of the lake and that it is almost totally confined to *Anodonta*, being found in *Unio* only in two instances (in *U. luteolus*). For the sake of a record I will state here that my specimens were obtained at the following points on the lake: near the head of the lake at Point Chautauqua and Chautauqua Assembly, in the middle of the lake at Long Point and Bemus Point, and at the foot of the lake at Celoron. I also collected at the beginning of the "outlet", and in the river at Jamestown.

The preference of the fluke for *Anodonta* is surprising, since *U. luteolus* is equally abundant and *U. edentulus* also is very frequent. At one time I thought that it might be attributed to the fact that in *Anodonta* the kidney is directly accessible from the branchial chamber, while in *Unio luteolus* it is not, since the inner gills coalesce with the adjacent surface of the visceral mass. But the same communication as in *Anodonta* exists in *U. edentulus*, so that

the kidney is equally accessible there, yet *Cotylaspis* has not been found in Chautauqua Lake in *U. edentulus*.

Moreover in other localities this discrimination is not made by the fluke. Thus KELLEY (1899) reports observations made in Pennsylvania, Illinois, and Iowa, in all of which States he found *Cotylaspis* present in several different species of *Unio*, though he reports *Anodonta* as being most frequented.

KELLEY also reports a much greater number of parasites per host than is found in the mussels of Lake Chautauqua. The maximum number which I found was twenty-four, and this is far in excess of the average number, while the maximum found by KELLEY is thirty-eight, and he cites a case of *Anodonta corpulenta* in which KOFOID found ninety-two *Cotylaspis* in a single mussel. This far exceeds the numbers for the Chautauqua *Anodonta*, where however nearly every one is parasitized in some degree. In only two cases were the flukes entirely absent. In a few instances I found only one or two, but the number commonly ranges from four to eight or ten, though it varies somewhat with the kind of bottom inhabited by the host.

A count made in three different situations gave the following results:

Bottom of clean, hard sand	} 32 <i>Anodontas</i> , 113 flukes, av. of 3.5 per host
Bottom of stones, weeds and mud	
Bottom of very soft, thick oozy mud	
	} 11 <i>Anodontas</i> . 96 flukes, av. of 8.7 per host.

The last situation was especially interesting, being at the mouth of a drain, where the mud was very soft and oozy and very fine grained, and the hosts of unusually large size. The epidermis of the host was gone and the shell externally white and pearly. There is apparently in this case a close correlation between the soft oozy mud bottom due to organic matter brought down by the drain and great number of the flukes, which throws light on the food of the fluke. The age of the host is not closely correlated with the number of *Cotylaspis*, if at all. To test this point fifty *Anodontas* from a stony, weedy bottom were taken and the length of the shell in millimetres taken, and the number of *Cotylaspis* counted. The results of this enumeration were as follows:

Shell in mm	No. of <i>Cotylaspis</i>						
34	2	60	7	70	5	80	7
		60	7	70	4	82	9
42	1	63	4	71	6	83	11
45	4	63	7	73	2	87	6
47	4	64	6	73	3	86	9
47	6	66	4	73	4	89	10
		66	6	74	2		
51	2	66	14	74	4		
53	3	66	5	74	8		
56	6	66	3	75	4		
57	3	67	3	75	5		
58	6	68	1	77	5		
59	4	68	1	77	7		
		68	3	77	13		
		68	4	78	5		
		69	1	79	4		
				79	7		
				79	9		
Total	11	42	16	76	18	97	6
Average		3.8		4.7		5.4	
						6	8.7

These figures may be accepted as showing that, while the age of the host has some influence in accounting for the number of *Cotylaspis* present, it cannot be a determining factor, as is shown clearly by the fact that we find fourteen parasites in a host 66 mm long and only one in another 69 mm long.

There are some noteworthy differences between the facts of distribution of *Cotylaspis* at Chautauqua Lake and in the localities that are noted by KELLEY. He finds the parasite by no means restricted to *Anodonta*, but while it is not as generally found among the *Unionidae* as is *Aspidogaster*, still it is found in 24 of the 44 different species of hosts that he examined, as against 37 hosts for *Aspidogaster*. He also finds that *Cotylaspis* is present in six of the ten localities that he examined. *Aspidogaster* being found in nine of them. In Lake Chautauqua, as noted, *Cotylaspis* is not found outside of the genus *Anodonta* (the exceptions being too occasional to be counted). As some of the localities studied by KELLEY are of the same river system as Lake Chautauqua and are nearer the mouth of the river, and as the occurrence of *Cotylaspis*, as well as of *Aspidogaster*, is more considerable in those places, the supposition is aroused that possibly the distribution of the parasite has been from the lower to the higher parts of the river system and that its absence from the other *Unionidae* in Chautauqua Lake means the shorter period since its introduction there. His figures indicate a

preference for *Anodonta*, and if, for any reason, the numbers of *Cotylaspis* in the lake are limited to the number that can be accommodated by the *Anodonta* population, then we should not expect to find them outside of that form. The idea of a comparatively recent arrival of the flukes in Lake Chautauqua would harmonize with this interpretation of the distribution. KELLEY'S list of localities includes, besides the Schuylkill system and the Mississippi system, the Susquehanna River system as included in the distribution of *Cotylaspis*. It will be interesting to find whether it occurs in other rivers of this country. It appears probable that it is much more common in this country than in other parts of the world.

A summary of these facts includes the following points:

Cotylaspis is confined to *Anodonta* and not found in *Unio*.

It is nearly universally present in *Anodonta*.

Its numbers are not in direct relation with the size and age of *Anodonta*.

Its numbers vary directly with the purity or impurity of the water in which the host is found.

c) Habits.

C. insignis is most commonly found (Fig. 1) adhering very firmly by its huge ventral sucker to the cloacal surface of the kidney of its host. It is occasionally found on the adjacent margin of the inner gill or of the visceral mass. In the living animal the anterior part of the body "neck" is kept incessantly swaying from side to side, and attaching by the oral end. Under a simple microscope a series of events can be seen to occur as follows: the neck is stretched out, the tip is dilated greatly into a very thin flat disk (Fig. 2) and applied to the kidney surface, where sometimes it adheres strongly for a time but more commonly it is drawn together by the contraction of the rim, thus sweeping across the skin of the host and gathering up materials which may have collected there. The neck is next contracted very much (1 in Fig. 4) at the same time the sweeping is swallowed, movements for the purpose being seen in the pharynx. The neck is again thrust forward and the same movements repeated generally on the opposite side. The fluke does not change its base from time to time, as one would expect. To test this, which I had begun to suspect, I pinned an *Anodon* open under water at 9.30 A. M. and noted the exact position of two flukes. Twenty-four hours later they had not moved from the original

positions. In the evening of that day they were found to be approaching each other, and on the following morning forty-eight hours after the beginning of the experiment they had left the kidney which was dead and decaying and moved to the adjoining surface of the visceral mass.

Removed to glass dishes and kept covered to protect them from dust, in either hydrant water or a mixture of half normal salt solution and half hydrant water, equal parts, they will live three weeks or more. They then adhere constantly to a certain spot and keep going through the motions just described, thereby keeping the area around them swept perfectly clean.

Most of the *Aspidobothridae* are strictly parasitic. *Aspidogaster conchicola* inhabits the kidney and pericardial cavity of different *Unionidae*, *A. limacoides*, the intestine of *Leuciscus* of Europe, *Lophotaspis* (*Aspidogaster*) *vallei*, the stomach of *Thalassochelys*, a turtle, *Cotylgaster* lives in the intestine of fishes, *Macraspis* and *Stichocotyle* are from biliary organs of fishes, *Cotylaspis lenoiri* inhabits the intestine of a turtle. *C. insignis* is unlike all of these in living on the outer surface of its host, and unlike most in having an invertebrate host. While it is generally spoken of as a parasite, it can hardly be considered even ecto-parasitic but is more strictly commensal since it not only does not draw any nutriment from its host but is even a benefit to it by keeping the surface of the kidney free from organic material, in which we can readily suppose injurious organisms might find lodgment. The almost free habit of *C. insignis* would seem to be secondary and arrived at by way of a partially free ancestral form such having habits like those of *Aspidogaster*.

While looking through *Unionidae* for *C. insignis* the pericardial and kidney cavities were also opened and examined, in several hundred cases; in no case did *C. insignis* occur in these cavities. Its habit in this respect is in marked contrast with *A. conchicola*. It also resulted from these studies that we now know that *A. conchicola* is not a member of the fauna of Lake Chautauqua, or if it does occur there is extremely rare.

d) External anatomy.

The total length of *C. insignis* from 36 preserved individuals was found to range between 1.2 mm and 1.8 mm, the width between 0.6 mm and 1.0 mm. LEIDY (1858) gave the length as $\frac{1}{2}$ to 1 line,

or 1.5 mm to 3.0 mm, his maximum must have been from a living and much extended specimen, his minimum is more nearly the size of the average of the Chautauqua specimens. According to POIRIER (1886) *C. lenoiri* is 1.7 mm long and 1.0 mm broad. *Cotylaspis* is thus the smallest genus of the family, *Aspidogaster* being 3.0 mm long, *Cotylogaster*, 10.0 mm long and *Stichocotyle* 105 mm long. In life the body is quite distinct from the ventral sucker, rising prominently above it and having its contour complete posteriorly, so that it has a form (exclusively of the ventral sucker) much like that of some of the Distomids. The huge ventral sucker which extends around the body on the sides and behind (Fig. 5) is the most prominent external organ. There is no true oral sucker, but a very mobile region in front of the pharynx, the mouth funnel, has the appearance of one. It is a cavity opening obliquely downward and forward, and tapering posteriorly to a low eminence on which the mouth, a narrow vertical slit, is situated. There is a low conical eminence near the hind end of the body at the summit of which the single excretory pore opens. The genital opening is located in the middle ventral line of the "neck" a little in advance of the margin of the ventral sucker.

The ventral sucker in the *Aspidobotridae* is characteristically sub-divided into areas, acetabula, of different pattern in each genus. The number given by LEIDY in his original description of *Cotylaspis insignis* is 29, and this number holds as the usual number for the

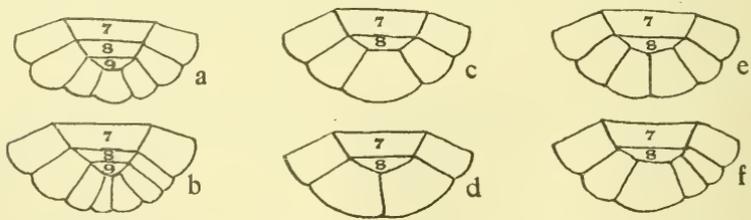


Diagram to show the variation in the acetabula of the ventral sucker. A is a copy of the posterior end of the mode, from Pl. 13, Fig. 6, the rest are the variants found.

Chautauqua animals. There is as in Fig. 6 a peripheral series of twenty acetabula and a central series of nine, so related that each one of the median row has one of the peripheral row at each side, or we could say that there are three longitudinal rows. There are three rows in *Cotylogaster* and four rows in *Aspidogaster*. While

twenty-nine acetabula is the mode, there are variations from it. 29 was found in 58 instances, nine cases varied from it. The type and the variations are shown in the annexed text-figure. Of these b was found in 3 cases, c in three cases and d, e and f each in one case. From them we see that in six cases the median row had only eight acetabula, in three cases (b) the end acetabulum of the outer row was doubled, increasing the total number to thirty. In d the end acetabulum of the outer row is not developed, reducing the total number to twenty-five. In e the same acetabulum is doubled, and the whole number is twenty-seven. In f there are twenty-eight acetabula. The arrangement at the anterior end is thus found to be constant but at the posterior end is variable. POIRIER reports a different number of acetabula for *C. lenoiri*, namely twenty-five, a median row of seven, and two outer acetabula opposite the last of the median row, as on one side in my case f. His species differs from *C. insignis* at the hind end only, and in a manner in which *C. insignis* is found itself to be subject to variation. I regard this fact as showing a close kinship between these two species, but do not attach enough importance to it to justify regarding the two as specifically identical.

There is a row of minute orifices (Fig. 5, 6, 9) all the way around the margin of the ventral sucker at the junctions of each two acetabula. They are the openings of certain organs, marginal organs, the homologues of which are found in other members of the family, and which will be considered later in this article.

STAFFORD (1896) describes a cavity in *Aspidogaster* to which he gives the name "cervicopedal pit", located between the "neck" and the "foot", which runs backward some distance. A structure which is possibly related to this is described by NICKERSON (1899) as occurring in *Cotylogaster occidentalis*, where the front half of the body is "capable of being retracted telescopically, into the body proper". No such pit is found in *Cotyloaspis*, as shown by sagittal sections (Fig. 8), and there is no power of retracting the front part of the body like that of *Cotylogaster*.

e) The Cuticle.

An unusually heavy cuticle envelops the entire worm and is infolded at all the orifices, viz., those of the mouth, excretory organs, marginal organs of the ventral sucker and the reproductive organs (Figs. 6, 7, 8). It is thickest dorsally on the body, 15 μ , and thinnest

in the acetabula of the ventral sucker, $1\ \mu$, and in the mouth funnel. Owing to its thickness it is thrown into wrinkles by the contractions of the animal, a longitudinal system appearing when the body is thrust forward and a transverse system when it is shortened (Fig. 3). It is as usual entirely devoid of cellular elements, and rests directly upon the muscular layer of the body wall. The outer portion is slightly darker colored than the inner, but there is no line recognizable between these. At all of the openings of the body the cuticle passes in and becomes directly continuous with the epithelium of the organ, as will be more fully noted in connection with those parts. There are no spines or cuticular hooks of any kind. Certain structures in the cuticle which are related to the parenchymatous glands and others that are perhaps sensory will be considered later.

f) Musculature of the Body-wall and Parenchyma.

Iron-haematoxylin stains the muscle beautifully, by first over-staining and then decolorizing, the arrangement of the fibres and their structure can be seen to great advantage. By keeping living specimens in a weak aqueous solution of methylene blue the muscle fibres and the attached cells can be shown. In the body-wall at large the usual arrangement prevails. A tangential section (Fig. 11) shows the circular, longitudinal and oblique layers in order, the fibres never close together. At the excretory and genital openings the fibres are altered to serve as sphincters and dilators, by circular and radial arrangement. The absence of a distinct oral sucker is a trait common to all the members of this family. The mouth funnel acts much like one, and is enabled to do so by the fibres which cross it from the outer to the inner wall after the manner of the radial fibres in a true sucker, they are aided by well developed circular and longitudinal fibres in both the outer and inner sides of the double wall. But there is no distinct inner organ the homologue of the oral sucker of trematodes in general in the adult or at any time so far as known in the life-history of *Cotylaspis*. The ventral sucker originates as a single sucker (Fig. 71) like that of the Distomes, the acetabula develop by subdivisions which come in at a comparatively late date in the ontogeny. The details of the structure of the muscular partitions of the sucker are the same as those of *Aspidogaster*, as described by STAFFORD.

There is a diaphragm, apparently a modification of the muscular system of the body-wall, which runs from the junction of the body-

wall and the body, in front and on the sides, inwards and backwards till it meets the ventral surface of the intestine near its hind end. Its relation can be seen in Fig. 7, 9 and 14. It sub-divides the animal in front into two parts, the body and the sucker portion, Fig. 9, posteriorly this division does not exist as seen in Fig. 10. This is different from *Aspidogaster* where as I understand it the diaphragm extends the entire length of the body. Another point in which these closely related genera differ is in the position of the vitellarian follicles which in *Cotylaspis* are located beneath the diaphragm in the region where it is present while in *Aspidogaster* they are dorsal to it. The diaphragm is formed from the longitudinal and oblique muscles coats of the body-wall, as shown in Fig. 14, these layers leave the wall of the ventral sucker and continue inwards, the same can be seen in Fig. 9.

The parenchyma muscles are long and often branched, as noted by NICKERSON in *Stichocotyle*, and by STAFFORD in *Aspidogaster*. They are most commonly found in three situations, viz., (a) running across from one part of the body-wall to another when these come near together, e. g., in the mouth funnel, and in the sides of the body between point where the diaphragm joins the side of the body and the ventral sucker. (b) From the pharynx to the body-wall long fibers stretch across the parenchyma, and doubtless these serve as protractors and retractors of the pharynx. (c) A third set of fibers are conspicuous in horizontal sections, running longitudinally as to the body among the vitellaria, often branching. I have not succeeded in recognizing the attachments of this system of fibers. The visceral portions of the musculature will be taken up in connection with the related organs.

C. insignis is not favorable for the study of muscle histology, but some points were noticed that may be recorded. Fig. 13 is a view made from a methylene blue preparation showing a long and slender muscle fibre in connection with a nucleated muscle cell (as in the myoblast of STAFFORD fig. 26). This cell was one from among the longitudinal muscles of the body-wall. Transverse sections of muscle fibres furnished indications of fibrillation and a ground substance in which the fibrillae are imbedded. Perhaps also views like Fig. 12, which are obtained in various places from sections deeply stained with iron-haematoxylin and then strongly decolorized, may be accepted as evidence of fibrillation. The alternation of stained and unstained areas in such cases is a marked feature in the

structure. A somewhat similar appearance is indicated by NICKERSON for the muscle of *Stichocotyle*, and by STAFFORD for that of *Aspidogaster*, but the fibres are not swollen at the stained places, as in STAFFORD'S fig. 26.

g) The Parenchyma.

This tissue presents the appearance usual in trematodes. In the meshes of the branching fibres there are gland cells most numerous in the neck region, but found in all parts of the body. They are flask shaped (Fig. 15) and measure 20 μ at the base, they penetrate the cuticle and open to the exterior. The cell contains a finely granular material with no affinity for haematoxylin and staining faintly with orange G. There is a distinct nucleus, which is located on the margin of the cell in the deeper portion (Fig. 16). It is not compressed there as in many gland cells. In some instances fibers of the parenchyma muscles are in such relation with these cells as to suggest that they may, by contraction, discharge them.

h) The Alimentary System.

This is not essentially different from that of the rest of the members of the family. The mouth, only slightly in front of the pharynx, projects into the mouth-funnel at its base. It is very distensible and is controlled by circular and dilator fibers (Fig. 17). There is a slight indication of a pre-pharynx. The pharynx has a flattened egg shape, its vertical diameter slightly exceeding the transverse. It is lined with a continuation of the outer cuticle, and composed of muscular fibers bound into a mass like that of the ventral sucker, and marked off from the parenchyma by a limiting membrane. It is crossed by branched muscle fibers, and on its surface are fibers running lengthwise and crosswise. It contains cells which resemble the parenchyma gland cells in appearance. There are long protractor fibers attached to its hinder end, which run forward through the parenchyma and are attached to the body-wall. Distinct retractor fibers were not seen, but indications of them are present.

There is a very short oesophagus (Fig. 8, 5, 18) whose transverse diameter about equals that of the intestine directly behind it. Its wall is composed of muscular tissue in continuation of that of the intestine and a layer of cuticle directly continuous with that

of the pharynx in front and with the epithelium of the intestine behind. In living animals the tall cells of the intestine are at times by the contractions of the body pushed up into the cavity of the oesophagus. The cuticle exhibits also certain slender elongate structures smaller than the intestinal cells but of much the same form, which accompany the intestinal cells in their swaying movements. These are not always present and do not show in the preparation from which Fig. 18 was taken. They appear to be the remains of cells which have been cuticularized, and in addition to the position of the cuticle favor the belief that the cuticle in this part of the animal is a modification of the epithelium. PRATT (1898) thinks that the cuticle is a modification of the layer underlying the epithelium as in the appendix of *Apoblenia* he finds it runing under the epithelium. My sections do not permit this interpretation, the cuticle not underlying the epithelium but being directly continuous with it. I may say here that I have found a somewhat similar structure in the oesophagus of *Clinostomum*, where long slender processes of the cuticle are present, of which an account will appear in an article on that animal. It is only in form that these oesophageal structures in *Cotylaspis* show resemblance to epithelium, there are no nuclei or remnants of them to be found in the cuticle.

There are numerous unicellular glands in the parenchyma surrounding the oesophagus, which differ from the parenchyma glands in being smaller, and in staining well. I have not succeeded in tracing ducts from these cells, and do not know whether they discharge into the oesophagus or farther forward into or in front of the pharynx. VOELTZKOW (1888) and STAFFORD (1896) describe similar structures as salivary glands. In *Aspidogaster*, however, the cells lie on the sides of the pharynx and discharge in front of it. Glands of this sort are common in the trematodes and terminate variously. In *Polystomum* (ZELLER 1872) they are postpharyngeal in position, and, according to BRAUN, discharge into the pharynx posteriorly. WALTER (1883) describes two species of *Monostomum*. In *M. proteus* they are in a diffused mass surrounding the pharynx and intestine, while in *M. reticulare* there is a single compact mass on each side which discharges into the hinder part of the pharynx. In *Distomum palliatum* (Looss 1885) these glands lie in a position exactly the same as in *Cotylaspis*.

The intestine, as in the rest of the family, is entirely simple;

it is neither forked nor branched. Its wall continues the lines of the oesophagus unbroken. It lies in the center of the animal and extends nearly to its posterior end. Its wall consists of two distinct layers, an inner epithelium and an outer muscular coat. The epithelium is composed of cells that are attached at the base only, and are entirely free from each other. They are very tall and slender, some measuring 105μ in length and 10μ across the base. Others are shorter and broader and have an appearance of contraction, perhaps owing to the action of reagents. They are frequently swollen at the free end, as in Fig. 19, and are always blunt and never acute at the tip, as indicated by MONTICELLI (1892) fig. 15, for *Cotylogaster michaelis*. They are essentially alike in all parts of the intestine, and not sharply pointed at the anterior end and much shorter posteriorly, as in *Macraspis* according to JÄGERSKIÖLD (1899). In life these long cells sway about with the motions of the animal; at times those in front run out into the oesophagus as in Fig. 18 and at other times they point posteriorly. The cytoplasm is always minutely vacuolated throughout in addition to which there are large vacuoles most constantly one in the free end of the cell. Each cell has a large nucleus generally located near its base, of a diameter of $5-7 \mu$, presenting a distinct membrane, a large deeply staining nucleolus and a small amount of chromatine in scattered grains. In a few instances I saw nuclei manifesting indications of activity, in which the nuclear membrane was wanting and in place of a clear nucleus there was a densely stained granular mass. The muscular coat of the intestine does not call for special remark. It consists of two layers, an inner circular layer and an outer longitudinal one (see Fig. 20). The fibers are scanty, especially those of the longitudinal layer.

i) The Excretory System.

The general arrangement of the parts of the excretory system is shown on the right side of Fig. 5. The main parts are: — a median single terminal pore, two globular bladders, almost entirely separate from one another on each side, a collecting vessel running forward from the bladder to the level of the pharynx, a recurrent vessel running posteriorly to the level of the ventral sucker, an anterior and a posterior branch from the recurrent vessel, and capillaries running to the ultimate flame cells. All these parts are visible in living compressed specimens, but the flame cells are very

indistinct, owing to their small size and the thickness of the cuticle through which they must be seen. The bladders and collecting vessels can be studied in sections, but none of the rest of the system were seen in sections or in any kind of preserved material.

The excretory pore is single and located on the summit of a low eminence near the hind end of the body (Fig. 7). The two bladders, which are entirely free from each other elsewhere, meet here and reach the terminal pore by a short tube. The bladders are oval and decidedly larger than the collecting vessel beyond. These parts are not the same in the family at large. In *Macraspis* there is a short unpaired bladder (as in trematodes generally); in *Aspidogaster* the collecting vessels are slightly swollen near the tips, and after meeting diverge and open by two separate and distinct pores; in *Cotylogaster occidentalis* there are two separate very thin-walled bladders with a single median pore, which opens at the base of the dorsal cone (NICKERSON, 1899); in *Stichocotyle* the function of a bladder is assumed by the very large collecting vessels, which communicate with the exterior by means of two very narrow tubes which join and form a single short and very slender one. In all these cases the excretory opening is located posteriorly and dorsally. In *C. insignis* the cuticle is directly continuous from the surface into the terminal tube (Fig. 21) and with that of the outer parts of the wall of the bladder. Distinct muscles exist among them fibres which circling around the pore act as a sphincter to close it. The wall of the bladders is supplied with a continuation of the longitudinal muscular coat of the collecting vessel, circular fibres were not seen. The parenchyma condenses around the bladder as around some other organs (*e. g.* the cirrus sack) its fibres and nuclei being much more numerous. The inner lining of the bladder is cuticular nearer the surface, this shading imperceptibly into a distinct nucleated epithelium as the collecting vessel is approached, through a transitional type. Fig. 22 is from a section passing through the length of the bladder and into the collecting vessel. Granular protoplasm and healthy nuclei are distinctly present. Near these healthy cells, there are masses of granular protoplasm containing dense deeply stained masses evidently the remains of nuclei which have degenerated. These I regard as being cells which precede the cuticle and similar to those from which it has been developed. The indication here as in case of the oesophagus is favorable to

the epithelial origin of the cuticle by direct alteration of the surface cells.

The bladders in life pulsate simultaneously and somewhat rhythmically. The number of seconds between pulsations in one instance was found to be: 35, 28, 29, 40, 35, 45, 20, 55. At the moment of contraction the pore opens, after which it is closed and pursed up by the sphincter muscle. The contraction is a quick systole followed by a slow diastole, as if the former were a muscular act while perhaps the latter is not. Pulsations were noted in *Aspidogaster* by HUXLEY (1878) who states that the entire collecting vessel contracts unlike *Cotylaspis* where only the bladder contracts. WRIGHT & MACALLUM (1887) report that in *Sphyranura* the two bladders do not contract simultaneously, that the systole is slower than the diastole and that the contraction does not completely obliterate the cavity of the bladder. In watching the living animal I could see at the junction of the bladder and the collecting vessel a distinct valve which closed and opened in connection with the contractions of the bladder but I have not preserved any records of the appearance of the valve in the living state. Sections passing through this region (Fig. 22) do not show any well defined and distinct valvular structures, and it would seem as if certain of the lining epithelium cells must perform this function.

The collecting vessel is quite different from that of *Aspidogaster* in its position and in the way the recurrent vessels connect with it. In *C. insignis* the vessel runs directly from the bladder forwards, passing dorsally to the diaphragm, to a point beside the pharynx, and there suddenly bends upon itself without changing its diameter and runs directly backward again till it reaches the point where the first branching arises. There are considerable differences as to the collecting vessel among the related genera. In *Aspidogaster* (STAFFORD, 1893, fig. 8) the vessel passes almost at once through the diaphragm and runs forward to the front end of the foot, then it turns back narrowing as it does so and runs up into the body and then turns forward to a point beside the pharynx then turns back as in *Cotylaspis*. It would seem to function more as a bladder than in *Cotylaspis*. In *Stichocotyle* too the collecting vessel while in its location it is much like *Cotylaspis* is a large capacious vessel with the function of a bladder. In *Macraspis* (JÄGERSKIÖLD, 1899) the vessel appears to be much the same as in *Cotylaspis*. In *Cotylogaster* it would seem from NICKERSON'S figure

(1902, fig. 15) that the collecting vessel and bladders are much as in *Cotylaspis*, the bladder being longer but equally distinct from the collecting vessel. Concretionary structures are reported from the collecting vessel in *Aspidogaster* and *Stichocotyle*, as well as in other trematodes (PRATT, 1898, *Apoblemma*), none are found in *C. insignis*. The wall of vessel (Fig. 24) is composed of longitudinal muscle fibres, very few in number, no circular fibres, and a distinct lining of epithelium composed of somewhat flattened cells with abundant cytoplasm and nuclei. There are no ciliary organs in the collecting vessel, but they are readily seen (Fig. 27) in the recurrent vessel just around the turn from it.

The vessel which continues the collecting vessel I have for convenience called the "recurrent vessel". It runs backward to the level of the foot where it sub-divides to form an anterior and posterior branch. The recurrent vessel and its branches are furnished at frequent intervals with vibratile structures which produce a current running out toward the collecting vessel. In the living animal they are barely visible at first but as the animal becomes enfeebled and they move more slowly they appear (Fig. 28) like a rapidly revolving screw. The walls of these vessels are very thin. At intervals large nuclei are attached to it, and here in sections one sees clusters of long cilia, rendering it evident that the large solid looking vibratile objects of the living vessel are peculiar organs composed of clusters of very long cilia closely adhering and working in unison. These organs seem to be very much the same as those of *Aspidogaster* according to STAFFORD, and I have found similar organs in the excretory vessels of *Clinostomum*. It is strange that in the case of such powerful ciliary organs the body of the cell in connection with the cilia should not be larger and contain a distinct aggregation of protoplasm, but I have not been able to find any evidence of a cell body at all commensurate with the ciliary organs in connection with them. They thus seem to be of quite a different structural type from the ciliary organs of the ctenophores though functionally somewhat comparable.

I did not succeed in tracing all the branchings of the ultimate excretory vessels. There does not seem as in *Aspidogaster* to be any definite trichotomous plan. One of the ultimate branches is shown in Fig. 26 where a small vessel leads from the anterior branch of the recurrent vessel to the capillaries in connection with the flame cells. The final capillaries are not ciliated next the flame

cells, the larger ones are furnished with ciliary organs like those of the recurrent vessel and its branches.

The capillaries terminate in minute organs occupying the same position as the "flame-cells" found in so many of the trematodes, but not entirely agreeing with them in structure. They cannot be seen at all in sections and only with great difficulty in living compressed animals. They are in form a rather sharply tapering funnel as shown in Fig. 29, measuring 0.007 mm across the base and 0.01 mm in height. The organ is clothed within with very minute separately acting cilia, very unlike the long ciliary organs occupying the central cavity in true flame cells. The latter if present would surely be visible since it would be more conspicuous than the cilia on the sides. The base of the funnel-organ seemed to be open, a nucleated cell with branches reaching out into the parenchyma could not be found. STAFFORD found similar funnels in *Aspidogaster* with cilia on their sides and no central ciliary organ. He recognized nuclei "at the bases outside of the funnels", and believed that the funnels were closed, but could not recognize the flame cell. In *Amphistomum clavatum* (Looss, 1892) similar funnels are found with minute cilia clothing the sides of the funnel and no central ciliary organ. It would then seem possible that in addition to the true flame cell there exists in some trematodes a second kind of terminal structure the "funnel-organ" clothed with cilia on the surface instead of having the central flame producing ciliary organ, and possibly not closed at the base. The capillaries next the funnel organs are not ciliated.

b) The nervous system and sense organs.

My knowledge of the central nervous system is very incomplete. There is a transverse commissure crossing dorsally the anterior end of the pharynx. The lateral nerve runs from this posteriorly and can be recognized in sections running well back toward the hind end of the body. An anterior lateral nerve runs forward to the mouth funnel.

The eyes when present are very noticeable as a pair of black spots one on each side of the pharynx. Eyes are very uncommon in adult digenetic trematodes, but not so rare in the monogenetic ones. I am not at all certain that they are functional in *Cotylaspis*, they seem not to have been present in the specimens of *C. lenoiri* known to POIRIER. As regards the presence of eyes in *C. insignis*,

it was found in 52 cases that both were present in 29 individuals, both were absent in 12 cases, the left one only was present in 8 and the right only in 3 cases. In some cases where the eyes, one or both are absent, scattered grains of pigment found in that part of the body are evidence of its recent degeneration and disappearance. The eyes are placed (see Fig. 30, 31) upon the inner surface of the lateral nerve just posterior to its connection with the transverse commissure. The eye is a hollow cup of pigment consisting of minute dark-brown grains imbedded in a granular medium, the mass so shaped as to be thicker at the base and to thin out on the rim, the base is in connection with a nucleus, thus conforming with the type of eye found in the flat-worms generally (HESSE, 1897). The interior of the cup is occupied with a non-stainible granular material which abuts directly upon the fibrous material of the nerve trunk (Fig. 31). None of my sections will bear the interpretation that this granular material is a "visual cell" functionally developed, as found in the monogenetic trematodes (e. g. *Tristomum*, HESSE, 1898, fig. 29) and in the turbellarians: a nucleus so noticeable in them cannot be found in my sections, the fibrillar structure and beginning of the nerve fibres is not shown and the striated band on the border of the cell in connection with the pigment cell is not present. Since the histological structures in the animal in general are fairly well preserved and the plane of the section is favorable to showing these structures, if present, I am forced to conclude that the visual cell is not present though the pigment cell is so well developed, and that the eye is not functional. They would then seem most likely to be merely vestigial structures. They are very transitory structures as they do not appear till late ontogenetically and disappear before the animal has reached old age. Eyes do not occur elsewhere among the *Aspidobothridae* so far as at present known.

Certain organs are found in the outer portion of the cuticle, which may be tactile in function. Their location can be seen by reference to Fig. 32, a view from a tangential section of the surface and their structure from Fig. 33 which is vertical to the surface. They are irregular in arrangement and more numerous at the anterior end of the body. The organ sometimes occupies a low conical elevation of the cuticle. It is located in the outer half of the cuticle, and a thread from it runs down through the cuticle and is lost in the tissues beneath. The organ measures 0.0035 mm in length and

is still smaller in cross-section. It is difficult to make out, by the methods employed in the general histology, the structure of these organs, but I am certain that there are two parts comprising them: a central solid homogeneous object, and a number of threads on the surface embracing the centre part in its long axis. It looks as if an axial thread ran from the common origin of the surface threads up into the solid centre part. In surface views a ring of minute points is seen which I interpret as the ends of the surface fibres just mentioned. Sense organs would seem likely to be present frequently in the cuticle of trematodes but very little has been written about them by most authors. WRIGHT & MACALLUM have described organs of this kind in *Sphyranura* of the hair cell type with the hair projecting beyond the general surface. NICKERSON (1895) found organs in *Stichocotyle* which bear some resemblance to those of *Cotylaspis* consisting of a fine filament running up to the surface in the cuticle from beneath. I have been inclined to suspect however that in *Cotylaspis* the surface fibres are the nervous portion of the apparatus, or at least are chiefly important. A common feature in all these organs is that the nerve in all reaches the surface. I may perhaps anticipate an article in process of preparation on the structure of *Clinosotum* so far as to say that there also I am able to find cuticular sense organs somewhat of this type. Sense organs in the cuticle have been reported by BLOCHMANN (1895), certain of which, as his fig. 5a, present considerable resemblance to these, and in which he is able, not only to recognize an oval cuticular portion located in a low papilla of the outer cuticle, but also a nerve fiber which as here pierces the cuticle and then runs inwards to connect with a nerve cell in the parenchyma.

1) The marginal organs.

Certain organs of unknown function have been recognized in some of the *Aspidobothridae* and called from their situation "marginal organs" ("Randkörper"). They are found on the margin of the ventral sucker at the points where the walls of the divisions meet (Figs. 5, 6, 7, 9, 10), and hence in *C. insignis* there are commonly twenty in all. They lie in the parenchyma in a triangular area left by the junctions of the muscular masses, and curve upward and inward in conformity with the outline of the body. Each organ consists of three parts, an oval thick-walled part next the surface about 0.03 mm by 0.02 mm wide with an extremely fine central

lumen, a second oval part of nearly the same size with a large central cavity, often containing concretionary structures and above these a fibrous portion running inward into the parenchyma. The lower part has a very narrow lumen surrounded by a lining cuticle which is a continuation of that of the outer surface, its wall is very thick owing to the presence of muscle chiefly longitudinal fibres which attach below to the wall of the tube and above to the second part of the organ. In addition to the longitudinal fibres there are circular fibres surrounding the passage in the centre of this part of the organ. The passage of the lower part of the organ leads up and opens into a relatively large cavity in the middle part, the cuticle is continuous with a lining of moderate thickness composed of cuticle outwardly but of nucleated epithelium on the inner side. A few muscle fibres surround this part but they are not numerous as in the lower part. The interior cavity sometimes contains a single concretionary object, as in the section from which Fig. 32 was taken, in other cases it is empty and in still others it contains several such objects. The upper surface of the central part is in connection on its inner side with a mass of non-staining fibrous material, closely resembling in appearance the structure of the nerve trunks, I am inclined to regard it as a trunk of nerve fibres running at least to the muscles of the organ and perhaps partly sensory as well.

The complexity of these organs and their presence in so many of the members of this family indicate an important function for them, but of their physiology there is very little known. VOELTZKOW reports that in *Aspidogaster conchicola* they are protrusible, but in *C. insignis* I could not find any evidence that they are, having watched living animals frequently to see them everted without ever viewing the act, and having attempted to evert the organ by pressure without success. Pressure would push the organ down a little way, and the outer part be caused to protrude very slightly but not at all like VOELTZKOW's fig. 15 b. The cavity of the central part varied much as to its contents in different organs of the same and of different cases: in some there is a single large object, as in Fig. 34, in others a number of small ones, and in still others the cavity is empty. This indicates that secretions are going on the products being removed from time to time. I think that the muscles described above may be used in discharging these products, the longitudinal fibres may act as dilators of the outlet, needed to

enable such large objects to make their escape. MONTICELLI suggested that the organs are sense organs, used in testing the suitability of the surface for adhesion but their structure is not adequately explained on that assumption, they cannot be regarded as specialized in the manner they are for the purpose of sensation, but must be chiefly glandular in character. They are however frequently listed among sense organs, BRAUN (1893), MONTICELLI (1892), NICKERSON (1902).

Marginal organs have been found in *Aspidogaster*, *Cotylogaster* and *Macraspis*. They are not present in *Stichocotyle*, it is not known whether they are present in *C. lenoiri*, but presumably they are. Organs which may be homologous with them are found in *Monostomum reticulare* (WALTER, 1893). The structure of the organ in *Aspidogaster conchicola* is not adequately known but in *Lophotaspis (Aspidogaster) vallei* it closely resembles the organ of the *C. insignis*, having a narrow outlet below, a bulbous middle and a fibrous upper part, these parts are found in *Cotylogaster* as well. No details are on record of the structure of the marginal organs in *Macraspis*. Writers differ with regard to the details of structure of these organs, and perhaps the organs differ to some extent. In *Lophotaspis* the organ is farther from the surface than in *C. insignis*, Looss regards the bulbous part as merely a bladder and the deeper fibrous part as made up of secreting tubes discharging into it. I do not find in *Cotyloaspis* any evidence of a glandular structure in the fibrous part, and do consider the bulbous part as epithelial and secretory. MONTICELLI regards the upper part as muscular, a retractor of the organ, I do not find any muscular tissue in that part but abundance of it lower in the same organ, so that it cannot be muscular. NICKERSON (1902) finds the central part of the organ not hollow and epithelium-lined but filled with vesicular material in which no cells were visible; he regarded this as the secreting part, "the cytoplasm of glandular cells in different stages of activity".

m) The reproductive system.

1) General statement.

The reproductive system is shown in Fig. 5 and 7. The single generative opening lies in the mid-ventral line a little distance in front of the ventral sucker. A very short passage leads to the

cirrus sack on the right side and the metraterm on the left. There is a penis probably eversible, and a distinct cirrus sack, a seminal vesicle external to the cirrus sack running under the intestine to the left side where it extends to near the centre of the body, a very slender spermatic duct on its inner side crossing under the intestine to the other side where it enters the single large globular testis, near the hind end of the body. The female system presents a uterus of moderate length, distended at intervals by the few large eggs, no shell glands, seminal receptacle or LAURER'S canal, yolk receptacle and few somewhat large yolk follicles, a peculiar oviduct, "fallopian tube" and small oval ovary, on the right side and beneath the diaphragm. A detailed account of these part now follows.

II) The male organs.

The spermary is single as in *Aspidogaster* and *Macraspis*, there are two in *Cotyllogaster* and *Stichocotyle*. It is located directly above the ventral body wall, and under the hind end of the intestine. It is approximately spherical with a diameter of 0.18—0.26 mm. The organ has a distinct wall, with scattered flattened nuclei and muscular fibres. The muscles are very scanty unlike *Aspidogaster* where STAFFORD finds a longitudinal and a circular layer. The interior of the spermary contains two kinds of cells: the parietal cells (Fig. 39) in contact with the wall, and the central cells which occupy the interior and are derived from the parietal cells. The cells differ markedly in May "resting organ" and in July "active organ" the latter showing evidences of spermatogenesis. In the resting spermary the parietal cells (Fig. 39) are small, have a very small amount of cytoplasm, the nucleus has a very faint membrane, no chromatine and a very distinct excentrically located nucleolus. The central cells at this time (Fig. 39) are not clustered as in the active organ, and each cell is evidently inactive. There is a considerable amount of cytoplasm, the nucleus has the same size as the wall cells, its very faint membrane is only visible by most careful illumination. Fine grains apparently of chromatine occur on the membrane. The nucleolus is wanting. A section of the active spermary is shown in Fig. 38. The parietal cells (Fig. 41) are now quite different, the nucleus now easily seen and deeply stained, contains a chromatine net-work; a deeply stained grain in the cytoplasm bears much likeness to a centrosome.

The interior of the spermary is free and open, lacking the stroma of connective tissue found in some trematodes, as for example *Holostomum* (Looss, 1897), where the wall gives off branches to the interior. The organ contains numerous detached cells (Figs. 42—47) of various appearance, including certain enlarged cells (42) with abundant cytoplasm and nucleus with distinct chromatine loop and no nuclear membrane and other cells of similar size and cytoplasm but containing several masses of chromatine more or less distinctly in the skein stage. These cells are found generally near the wall of the organ, that numbered 42 was in contact with the wall by the side of a cell like 41 which is drawn with the same magnification. Besides these cells there are groups made up of radially placed and imperfectly separated cells, some with fewer larger cells others with double the number of smaller cells. Still other central masses have the appearance of 47, the chromatine being elongated and in some cases drawn out into a thread extending beyond the contour of the cell. The course of development of the spermatozoa is here evidently much like that of flat worms in general (SCHNEIDER, 1902, p. 308) and of other trematodes, SALENSKY (1874), SCHWARTZ (1885), WRIGHT & MACALLUM (1887), HECKERT (1889) and OTTO (1896). The wall cells swell and become large multi-nucleate spermatogones, these by radial cleavage, analogous to centrolecithal cleavage in arthropod ova, produce the groups of spermatocytes, in a way apparently bearing considerable resemblance to that described by CALKINS (1895) for *Lumbricus*. My studies do not permit of any detailed study of the history of the spermatozoon. It is rather strange too that in no case have I found in the summer material or that studied in the early spring any supply of spermatozoa stored in the animal. The spermatic vesicle is in some instances very much enlarged but I have not in any instance been able to find it filled with spermatozoa or even containing any, nor are recently formed spermatozoa still present in the spermary as in many other trematodes.

The sperm-duct is very slender, leaving the anterior side of the spermary, it crosses the body ventrally to the intestine and enters the side of an enlarged passage, the seminal vesicle, which continues to the cirrus sack. This distinction of the passage from the spermary into a sperm-duct and a seminal vesicle does not exist in *C. lenoiri*, according to POIRIER, but it is found in *Aspidogaster conchicola*, where however the duct enters the end and not the side of the vesicle.

In trematodes generally where a cirrus sack exists the seminal vesicle is situated within it, and not externally to it as here. At the point where the duct enters the vesicle in *C. insignis* (Fig. 37) I constantly found in its cavity two or more small concretionary bodies. They are large and distinct, and consist of a dark stainable interior surrounded by an outer translucent non-stainable portion. One of them from a section is shown in Fig. 37. I have not been able to account for them, and do not find mention of anything similar in other trematodes. They are not to be found elsewhere in the sexual apparatus. The seminal vesicle lies almost wholly external to the cirrus sack, which is unusual in trematodes where the cirrus sack is present. Its wall is epithelial and slightly muscular. The cirrus sack measures 0.40 mm by 0.20 mm, its wall is very distinct and strongly muscular, the fibres, running in two directions. There is a small continuation of the seminal vesicle inside the cirrus sack, followed by a dilated portion somewhat curved in its course, which I take to be the "pars prostatica". Its wall is composed of rather large nucleated epithelium cells within, and strong masses of longitudinal and circular muscle. The cirrus sack contains numbers of cells which may be prostate gland cells, but I have not been able to recognize that they discharged into the pars prostatica, though very probably they do. The outer part of the passage is sub-divided into two parts a broader deeper portion spread out over the top of the pars prostatica and a more slender outer part, ejaculatory duct, connecting with the genital opening. The deeper portion is lined with epithelium cells like those of the pars prostatica, the outer part is lined with a cuticle continuous with that of the outer surface through the genital pore. There are indications of a direct transition from epithelium into cuticle here as in the gullet and excretory bladder. The structure of *Aspidogaster conchicola* (STAFFORD, 1896) includes a very highly complex system of coeca in connection with the ejaculatory duct. This feature is not present in *C. insignis*, though the way in which it flattens down over the prostate part is somewhat similar. It does not appear (Looss, 1902) that the complex coecal apparatus is present in *Lophotaspis vallei*. I infer from the presence of the fold in the center of the ejaculatory duct that the outer portion is eversible but have seen no evidence of its eversion.

III) The female organs.

The ovary is always located on the right side directly under the diaphragm and on the level of the center of the ventral sucker (see Fig. 5). It is elliptical and varies in length (in thirteen cases killed under compression and mounted in balsam) from 0.1 mm to 0.3 mm. Its width ranges from 0.07 mm to 0.13 mm. It consists of two portions which (Fig. 50), from the point of view of the contained ovarian cells, are very distinct, viz., an anterior part containing very large cells in close relation with the beginning of the oviduct and a deeper posterior portion in which the cells are small and more immature. The ovary is enclosed in a very thin but perfectly distinct wall in which much flattened nuclei can be seen at wide intervals. STAFFORD considers this layer in *Aspidogaster* to be a flattened parenchyma. I have seen nothing in *Cotylaspis* to indicate its source. The wall contains some muscle fibers, but they are not very numerous. The cells inside this wall (see Fig. 48) do not form any distinct epithelial layer. As is usual among the trematodes the cells show stages of development toward the oviduct. I have not traced the stages of ovigenesis completely, but the following observations have been made. There is posteriorly a peripheral layer of cells (Fig. 52) in contact with the outer wall. They are small, have a large nucleus 0.006 mm in diameter, and consist of a nuclear membrane, scattered and indefinite chromatine in small grains, and a nucleolus. The nucleus nearly fills the cell and the cytoplasm is small in amount. These cells bear a close resemblance in size, position and structure of the primitive cells of the spermary. The center of this portion of the ovary is occupied with a type of cell shown in Figs. 51 and 52, doubtless derived from cells of the sort just described, which show different stages of mitotic division. In the center of the ovary we find much larger cells (Fig. 53) with a nucleus of a diameter of 0.01 mm, in which a distinct membrane encloses a large nucleolus which is a center of a system of minute threads on which minute grains of chromatine are arranged. These cells have a large amount of cytoplasm of a fine-grained homogeneous texture completely filling the faint but definite cell membrane. They are much crowded which results in the production of the characteristic wedge shape, and fill this region of the ovary completely. The cells in the anterior part are very large measuring 0.033 mm in length. The nucleus is large (0.015 mm in diam.) and the nucleolus is very large,

0.004 mm. The granular chromatine is very scanty in amount. The cytoplasmic portion of the cell, unlike the preceding stage, is greatly vacuolated. This condition does not appear to be artificial, since it is found in specimens hardened in a great variety of reagents, corrosive, picro-nitric and chrom-osmium-acetic. Cells of this sort are seen in some of the sections in the act of descending into the "fallopian tube" as VOELTZKOW called the following upper part of the oviduct in *Aspidogaster*. As it is probably in the "tuba" that fertilization takes place (vid. STAFFORD, 1896, p. 49) one would expect that the maturation of the egg would occur in this part of the ovary itself or in the tube leading to the upper part of the "tuba". I did not, however, observe any ova here or any where with indications of nuclear activity.

The position of the ovary in *Cotylaspis* is just the reverse of that in *Aspidogaster*, where the deeper portion is anterior and the part next the "tuba" is posterior. This difference involves only the ovary and the upper part of the tuba, which in *Aspidogaster* is suddenly bent on itself in the middle, while in *Cotylaspis* it is straight.

The portion of the oviduct immediately adjoining the ovary has a very peculiar structure, unlike that found in any other trematodes as far as I am aware, with the sole exception of *Aspidogaster* and *Cotyllogaster*. VOELTZKOW noticed it in *Aspidogaster* and applied the name "tuba fallopii" to it, his fig. 17 shows its position and appearance in *Aspidogaster*. It is much the same in *C. insignis* (Fig. 48, 49), the wall of the oviduct is composed of a dense layer, covered with flattened epithelium cells, it is pushed in at intervals, so as nearly to sub-divide the cavity of the oviduct into a series of chambers, communicating by means of a hole in the centre of the cross-wall. This part of the oviduct is not ciliated, the cilia beginning just below it. It would seem likely that these chambers serve to receive and retain the ova as they descend from the ovary and that it is here that they undergo maturation and fertilization, but I have never seen either ova or spermatozoa in this organ, though I have found the fully formed eggs, enclosed in their shell in the uterus only a very short distance away, so that fertilization must have taken place in this neighborhood. I have not succeeded in recognizing any muscular tissue in the walls of the tuba even in sections in which the muscular fibers were particularly distinct elsewhere.

The oviduct (Fig. 5) beyond the "tuba" runs first posteriorly, where it receives the duct from the yolk receptacle, then trans-

versely to the left side beneath the intestine, then with a winding course forward remaining mostly or wholly on the left side. It runs obliquely dorsally through the diaphragm and then runs to the genital pore, where it opens to the exterior. The part of the oviduct next the tuba for a short distance is ciliated, but the remainder of the passage is not. It is lined everywhere with nucleated cells which are clear, tall and strongly nucleated where the tube is not ciliated, but in the dilated portions which contain the eggs the wall is of greatly flattened cells whose nuclei are elongate. In the beginning of the uterus muscle fibers do not appear to be numerous if they are present at all, but in most of the passage they are very evident and in two distinct sets circular and longitudinal. The passage is slightly longer than the body, and hence is somewhat coiled, but not extensively as in many trematodes. It ends at the genital opening where it always comes in from the left opposite to the position of the cirrus sack. In this terminal portion of the uterus (metratrum) the epithelium gradually passes into a cuticle, continuous with that of the outer surface at the genital opening. There is no seminal receptacle. LAURER'S canal is entirely absent. It is quite various in *Aspidobothridae*; absent in *Stichocotyle*; rudimentary, ending blindly in *Aspidogaster conchicola*; present and opens dorsally over the testis in *Lophotaspis vallei* (LOOSS, 1902); absent in *Cotylogaster michaelis*; present in *C. occidentalis* and opens to the exterior in common with the excretory system; present in *Macraspis*. The vitellaria (Fig. 5) are confined to the hind part of the body and entirely underlie the diaphragm (unlike *Aspidogaster* where they are wholly dorsal to it). The number of follicles, in eight individuals, was 70, 72, 76, 80, 90, 105, 110. The ducts leading from the follicles are ordinarily invisible, but can be demonstrated by making the yolk cells flow in them by pressure. They lead to a right and left main duct, which enter the yolk receptacle just in front of the spermary. The follicles themselves (Fig. 55) measure from 0.05 to 0.08 mm in width and 0.08 to 0.13 mm in greatest length. Those of a particular animal are all of nearly the same size; possibly their difference of size in different animals is due to functional conditions, but the cells in all have the same appearance. The follicles are bounded by an extremely delicate structureless wall, enclosing a number of yolk cells in various stages of growth. The smallest and earliest cells (Fig. 56) have a diameter of 0.01 mm and bear considerable resemblance to the youngest ova, having a large nucleus

with a large nucleolus, scattered grains of chromatine and a small amount of cytoplasm. In the larger cells the cytoplasm is more abundant and is beginning to be pervaded with minute droplets of yolk. The still larger cells, have a diameter of 0.02 mm (Fig. 59), a cell wall is seen and next it a layer of yolk droplets, then a hollow space, and then a central mass of protoplasm with a nucleus. This is the final form of the yolk cell, in which it passes down to and is found in the yolk receptacle.

The yolk receptacle lies between the ovary and the spermary. It is a triangular cavity, two angles are at the junction of the two ducts from the vitellaria, the third angle being at the origin of the passage leading out to the oviduct. The wall of this organ can be traced in living specimens under compression out into the three different ducts and by pressure the contents can be forced out through the ducts. The wall in sections is seen to be distinctly cellular as indicated by the presence of flattened nuclei, unlike that of the vitellarian follicles in which nuclei can not be recognized. I have not observed any muscular tissue in this wall in sections in which it is easily seen in the oviduct. The yolk receptacle is filled with yolk-cells identical in appearance with the largest cells in the vitellaria, which clearly have merely been collecting and waiting here till an egg cell shall descend. when they will join it, and in the oviduct near by acquire a shell, thereby completing the egg. In many of the trematodes there are two organs at or just beyond the junction of the yolk-duct and the oviduct, the ootype in which the embryo is formed and the shell gland, a gathering of cells surrounding the ootype which produces the substance of which the shell is composed. I have not succeeded in recognizing either of these as distinct organs in *C. insignis*; doubtless here the ootype is never more than a slightly specialized part of the oviduct. Thus in *Macraspis* JÄGERSKIÖLD (1899) refers to it by name, though in his figure no distinct part is represented to correspond. According to STAFFORD a distinct enlargement of the oviduct is found just beyond the junction of the yolk-duct in *Aspidogaster* with much thicker walls "lined with high epithelium cells" and surrounded by unicellular glands which contribute the shell substance. I have not been able to find a similar organ in sections of *C. insignis*.

The eggs are lodged in swollen places in different parts of the uterus beyond the entrance of the yolk-duct. These places are not constant in location, and seem to be formed temporarily to accom-

modate the egg. I doubt if the eggs remains stationary in passage, but think it more likely that they are slowly moved along and thrown out of the animal. The number of the eggs is always small; there are never more than thirteen present at one time in any of the cases that I have recorded, and generally less. In *Aspidogaster* they develop in the uterus to the point where the young worm is moving about within the shell and is ready to emerge (VOELTZKOW, 1888, p. 272). In *Cotylogaster occidentalis*, according to NICKERSON (1900) "the eggs when discharged . . . contain a fully formed embryo with unforked intestine and simple subterminal sucker at the posterior end. The body of the embryo is covered in part with a simple epithelium bearing distinct tufts of cilia." But in *C. insignis* the egg has not undergone the first segmentation by the time it leaves the parent.

Mature worms removed from the mussel and placed in aquaria generally soon expel a number of eggs, or can be compelled to do so by carefully managed compression. These minute embryos transferred by means of a capillary pipette under a simple microscope to the center of a slide, were submitted to microscopic examination. Fig. 61 is a camera lucida drawing of one of these, and shows its condition as it leaves the parent. Eggs were also seen and studied in situ both in the living parent and in preserved states, both in whole preparations of the parent and in sections. Isolated eggs were kept in aquaria from which they were transferred from time to time to slides for examination.

The eggs (Fig. 61) are usually large, measuring in length from 0.22—0.35 mm, and in width from 0.10—0.16 mm. In *Aspidogaster* (VOELTZKOW) they are 0.127 by 0.061 mm, less than half the size of *C. insignis*. They are lemon yellow colored, and of a characteristic curved outline. There is a distinct operculum, sometimes one is present at each end. By irrigating with acetic acid the contents swell and burst off the operculum. The egg cell proper is located in the center, surrounded by the yolk cells. It measures 0.04 mm in diameter, and has the same appearance in all parts of the uterus. In living cells it is invisible, but in section it can be seen and identified by its central position, size and structure, it has a distinct nucleus, and in some cases two or even four nuclei were seen (see Fig. 63), in no case were two such embryo-cells visible in the embryo, a conclusive proof that the segmentation does not take place in the

body of the parent. In this *C. insignis* is quite unlike the rest of the known *Aspidobothridae*.

The yolk-cells have distinct boundaries rendered nearly invisible by crowding (see Fig. 61). They are numerous and considerably smaller than the embryo cell (0.025 mm in diameter). They look quite unlike the yolk-cells of the yolk receptacle having a clear peripheral zone and a denser central zone, in the center of which is the nucleus (Fig. 62). This contrasts strongly with the cell before it has become incorporated with the embryo, in which distinct grains of yolk are seen and located at the periphery of the cell, and may be an indication of the beginning of changes related to the nutrition of the egg-cell, or possibly they have contributed to the formation of the shell of the egg.

Recently discharged eggs were kept under observation in the hopes of learning something about the development. Such eggs undergo changes, shown in Fig. 64—70, coming to a standstill at the end of three days. Speculations as to the cause of this do not lead to any satisfactory result. If we suppose it is due to non-fertilization, then we have difficulty of the shell, apparently impervious to a spermatozoon. If the egg is not fertilized before it reaches the uterus it is then unlike the other *Aspidobothrids*. If it is fertilized in the oviduct, then it is difficult to see why it does not go on and develop. Possibly some temperature condition, to be furnished by an intermediate host, is required, or a peculiar chemical stimulus may be the condition needed. If it has not yet been fertilized then this may be a device for cross-fertilization, and copulation be thereby indicated. The presence of the shell would seem to be an insuperable objection to the latter hypothesis. A study of *C. insignis* more continuously throughout the year will no doubt help greatly in dealing with the problems of its life history.

n) Anatomy of a young individual.

In October 1900 I received specimens of *Anodonta* from Chautauqua and examining one of them with a simple microscope found a fluke very much younger than any that I had seen before and of sufficient interest to deserve a detailed description. It was examined both alive and after fixation (HgCl_2) and sectioning. It was found on the surface of the visceral mass, not far distant from the kidney.

The living animal used its ventral sucker and the mouth funnel in the usual manner, adhering with the latter as shown in Fig. 74,

and pushing it out and drawing it back. The mouth funnel at this age is, as in the adult, not a true oral sucker, *i. e.* there is no distinct muscular organ with an internal limiting membrane. The ventral sucker is relatively much smaller than in the adult (Fig. 73, 74 and 75) and entirely simple, the sub-divisions so characteristic at a later stage have not commenced to form, the worm is about in the same stage as that of VOELTZKOW's fig. 43. The inner anatomy of this young individual is indicated in Fig. 75. There is a prepharynx, pharynx, no oesophagus and an intestine. The anterior end is at times thrust very far forward and again drawn back so that the prepharynx projects into the mouth funnel (Fig. 76, 77). Eyes are wholly wanting. This seems rather strange, for they are a conspicuous feature of the younger adult and degenerate in the older ones so that we should expect them to be present at this stage, they evidently arrive late and depart early in the ontogeny of *Cotylaspis*, unlike Distomes in which they are present only in the Miracidium stage and are regarded as reversionary. The excretory system is developed as to the vessels, bladders and pores, but there are two distinct and widely separated bladders and pores, an entirely independent system for each animal. The cuticle has already reached its adult condition, no cells or traces of nuclei are to be seen in it, but it is thinner than in the adult. Wrinkles of the cuticle as in the adult were seen in the young one during retractions of the head. The parenchymatous glands (Fig. 79) were seen ending in the cuticle, their terminations seen by careful focussing as in Fig. 78. In profile views the glands extend slightly beyond the general level of the cuticle. The sense organs of the cuticle could not be seen and seem not to have developed as yet. Although the movements of the animal appeared to be perfectly performed, the muscular layers of the body wall were not fully formed, the circular fibres being scanty and the oblique layer wanting entirely. The ventral sucker is covered with its cuticle, and the muscular tissue is in the form of one large mass, limited by a distinct membrane on the inner side, but showing no signs of the sub-divisions later to appear. The sucker has the appearance of that of a Distomid, there being no indications of the sub-divisions later to appear in it. The sucker at this time is very large and conspicuous, bulging out very much beyond the contour of the animal. The parenchyma is mature, made up of branching nucleated cells, but no traces of the diaphragm have as yet appeared. The

wall of the mouth-funnel is already highly developed and furnished with longitudinal and circular muscle fibres on both sides, and in addition with fibres crossing from side to side after the manner of radial fibres in the suckers and pharynx, making the active movements possible and giving it the appearance of a sucker. But it is not a true sucker, since there is no limiting membrane upon it, and it thus cannot be used to prove kinship with the Distomes, as it is by BENHAM (1901) in LANKESTER'S Treatise of Zoology. There is a long prepharynx reaching from the pharynx to the mouth funnel, much longer than in the adult. The pharynx is fully developed. There is at this time no oesophagus, the intestine (Fig. 75) directly following the pharynx. Certain cells condensing around the anterior end of the intestine can be seen in sections, which I regard as the beginnings of the oesophageal glands, and I suppose that the oesophagus is formed later by the loss of epithelium from the front end of the intestine, in favor of which view I would cite the epithelial appearance of portions of the cuticle in the adult, already referred to. The intestine is fully formed, its epithelium is made up of tall cells independent except at their bases and staining more deeply at the base. There is a distinct longitudinal coat and a more scanty circular coat.

There are two entirely independent excretory pores and bladders (Fig. 75, 81), a feature found in cercaria and rediae (BENHAM, 1901, p. 84), and favoring the idea that the *Aspidobothridae* are sexually mature redias originally suggested I believe by LEUCKART. The pores were closed by means of a sphincter muscle they were polygonal when open, and one three angled and the other four angled when closed. A close watch of the living animal convinced me that the bladders do not contract when discharging as they do in the adult, but at intervals of about thirty seconds the pores dilate with a gentle movement and after reaching a maximum contract again. Small particles could be seen escaping while the pores were open. The pores contract in unison, one showed a tendency to open slightly in advance of the other, occasionally they contracted alternately. A lumpy concretionary mass was seen in one of the bladders but no material was seen in the collecting vessels. The vessels of the system are much as in the adult. There is from the bladder a long non-ciliated collecting vessel which on the level of the anterior end of the pharynx bends backward on itself and runs toward the posterior end. This recurrent vessel is ciliated, it gives

rise to side branches on the ends of which the flame cells were strongly suspected, though not actually recognized. The system seemed to be in complete working order.

The nerve commissure dorsal to the pharynx and the lateral nerve trunks were seen in the transverse sections, but they are smaller and less differentiated than in the adult. The animal however showed evidence by its many movements of having some coordinating apparatus. Sense organs were not recognized.

The reproductive organs had not developed. A cluster of undifferentiated nuclei beneath the intestine (Fig. 80) as they are located in the place of the future gonads are probably their anlagen. An similar mass near the site of the future generative opening may be the anlage of the future terminal organs of the system. There is no indication of ovary, spermary or vitellaria as yet.

Of the interval between the earlier phases of the segmentation of the egg and this young larva nothing whatever is known. We do not know where that interval is passed, or how long it is. If we dared to infer from the cases of *Aspidogaster* and *Cotylogaster* we should think that it could not be a very long time, this however would not be a justifiable conclusion. If they are to be accepted as a criterion and we are at liberty to suppose that the interval is short and passed by the eggs in a free state, they ought to be easy of development artificially, where as they do not develop artificially, so that it seems perhaps to be indicated that a secondary host is needed to furnish the conditions.

o) Summary.

1. *C.* is confined [in Lake Chautauqua, but not in the United States generally] to *Anodonta*.
2. The ventral sucker has considerable resemblance to that of *Platyaspis lenoiri*, but has 29 acetabula instead of 25, this difference is however lessened by the existence of intermediate forms as variant forms in Lake Chautauqua, one of which differs from the condition figured by POIRIER in having only one more acetabulum.
3. The excretory system described for the first time, is unlike that of any other known member of the family. It has a single terminal dorsal pore, two independent rhythmically pulsatile bladders, a collecting vessel running directly to the level of the pharynx, a recurrent vessel, ciliated, directly continuous with the collecting

vessel, two branches from this one anterior and one posterior into which all the larger capillary vessels discharge, minute non-ciliated capillaries terminated by ciliated flame-cells.

4. Concretionary structures are not found in any part of the excretory system.

5. The cuticle at the body openings is infolded and as it passes to communicate with the epithelium of the organs presents transitions in position form and the degenerated condition of nuclei that indicate its origin in accordance with the opinion of MONTICELLI and others as a modified ectoderm in which the cells have fused and degenerated.

6. There is a single testis, the oviduct resembles that of *Aspidogaster* near the ovary in having the same "tuba fallopii" described by VOELZKOW and STAFFORD, there is no distinct ootype or shell gland, no "LAURER canal". The embryos are few and large, they are not developed in the uterus, but are discharged from the uterus before they have begun to segment.

7. A young specimen found differs from the adult in having a simple ventral sucker, no eyes, no marginal organs, two entirely distinct excretory systems and wholly separate pores, in not having the reproductive system at all developed.

Hamline University, Saint Paul, Minnesota.

July 11th, 1904.

Literature.

- BENHAM, W. S., 1901, The Platyhelminths, Mesozoa and Nemertini, in: LANKESTER, Treatise of Zoology, Part 4.
- BLOCHMANN, F., 1895, Ueber Muskulatur und Sinneszellen der Trematoden, in: Biol. Ctrbl., V. 15, p. 216.
- BRAUN, M., 1893, Trematoden, in: BRONN Klass. Ord., V. 4.
- CALKINS, G. N., 1895, The Spermatogenesis of Lumbricus, in: J. Morphol., V. 11.
- HECKERT, A., 1889, Unters. ü. d. Entwickl. u. Lebensgesch. des Distomum macrostomum, in: Bibl. Zool., V. 4.
- HESSE, RICH., 1897, Unters. über die Organe der Lichtempfindung bei niedern Thieren. II. Die Augen der Platyhelminthen, insonderheit der tricladen Turbellarien, in: Z. wiss. Zool., V. 62.
- HUXLEY, T. H., 1878, The Anatomy of the Invertebrated Animals.
- JÄGERSKIÖLD, L. A., 1894, Ueber den Bau von Macraspis elegans, in: Öfvers. Vet. Akad. Forhandlingar, 3.
- KELLEY, H. M., 1899, Statistical study of the parasites of the Unionidae, in: Bull. Illinois State Lab. nat. Hist., V. 5.
- KOFOID, C. A., 1899, Identity of Cotylaspis insignis LEIDY and Platyaspis anodontae OSBORN, in: Zool. Bull., V. 2.
- LEIDY, J., 1857, Observations on the entozoa found in Naids, in: Proc. Acad. nat. Sc. Philadelphia (2), pt. 1.
- , 1858, Contributions to Helminthology, *ibid.*, (2), pt. 2, no. 10.
- LOOSS, A., 1885, Beitr. z. Kenntn. der Trematoden Distomum palliatum u. D. reticulatum, in: Z. wiss. Zool., V. 41.
- , 1892, Ueber Amphistomum subclavatum etc., in: Festschr. LEUCKART.
- , 1902, Ueber neue und bekannte Trematoden aus Seeschildkröten, in: Zool. Jahrb., V. 16, Syst.

- MONTICELLI, S., 1892, *Cotylogaster Michaelis*, in: Festschr. LEUCKART.
- NICKERSON, W. S., 1895, On *Stichocotyle nephropis*, in: Zool. Jahrb., V. 8, Anat.
- , 1899, Concerning *Cotylogaster occidentalis* nov. sp.; a preliminary notice. [Manuscript of article read at meeting of Naturalists in Chicago.]
- , 1900, Concerning *Cotylogaster occidentalis*, in: Science, V. 1, p. 250.
- , 1902, *Cotylogaster occidentalis* n. sp. and a revision of the family Aspidobothridae, in: Zool. Jahrb., V. 16, Syst.
- ODHNER, TH., 1898, Ueber die geschlechtsreife Form von *Stichocotyle*, in: Zool. Anz., V. 21.
- OSBORN, H. L., 1898, Anatomy of *Platyaspis* of Lake Chautauqua, in: Zool. Bull., V. 2.
- OTTO, RICH., 1896, Beitr. zur Anat. u. Histol. der Amphistomeen, in: Deutsch. Z. Thiermed. vergl. Pathol., V. 22.
- PRATT, H. S., 1898, A contribution to the life-history and anat. of the Appendiculate Distomes, in: Zool. Jahrb., V. 11, Anat.
- POIRIER, J., 1886, Trematodes nouveaux ou peu connus, in: Bull. Soc. philom. Paris, (7), V. 10.
- SCHNEIDER, K. C., 1902, Lehrb. der vergleichenden Histologie der Tiere, Jena.
- SCHWARTZ, W., 1886, Die postembryonale Entwicklung der Trematoden, in: Z. wiss. Zool., V. 43.
- STAFFORD, J., 1896, Structure of *Aspidogaster conchicola*, in: Zool. Jahrb., V. 9, Syst.
- VOELTZKOW, A., 1888, *Aspidogaster conchicola*, in: Arb. zool. Inst. Würzburg, V. 5.
- WALTHER, E., 1893, Unters. über den Bau d. Trematoden, in: Z. wiss. Zool., V. 56.
- WRIGHT, R. R. and A. B. MACCALLUM, 1887, *Sphyranura osleri*, in: J. Morphol., V. 1.
- ZELLER, E., 1872, Bau u. Entwickl. v. *Polystomum integerrimum*, in: Z. wiss. Zool., V. 22.
-

Explanation of Figures.

All drawings made with camera lucida unless otherwise stated.

Abbreviations.

The same reference letters are used in all the figures.

<i>A. Vs</i> Anterior branch of recurrent vessel	<i>I. Br</i> Inner gill of host
<i>Bdy</i> Body	<i>Int</i> Intestine of <i>Cotylaspis</i>
<i>Cap</i> Capillary	<i>Int. Ep</i> Intestinal epithelium
<i>Cl. Ch</i> Cloacal chamber of host	<i>Lb. Pl</i> Labial palpus
<i>Col. Vs</i> Collecting vessel of excretory system	<i>Lat. Com</i> Lateral compartment of ventral sucker
<i>Con</i> Concretion	<i>L. Nr</i> Lateral nerve
<i>Cot</i> <i>Cotylaspis in situ</i> in host	<i>M</i> Mouth
<i>Cr</i> Cirrus	<i>M. F</i> Mouth funnel
<i>Cr. S</i> Cirrus sack	<i>Man</i> Mantle of host
<i>Cut</i> Cuticle	<i>Mg. Or</i> Marginal organ
<i>Cy</i> Cytoplasm of cell	<i>Mu. Ad</i> Adductor muscle of host
<i>D. Ej</i> Ejaculatory duct	<i>Mu</i> Muscle fibers
<i>Dpm</i> Diaphragm	<i>Mu. dl</i> Dilator muscle fibers
<i>Eg</i> Egg in uterus	<i>Mu. lon</i> Longitudinal muscle
<i>Ep</i> Epithelium	<i>Mu. obl</i> Oblique muscle
<i>Ex. Bl</i> Excretory bladder	<i>Mu. Par</i> Parenchyma muscle
<i>Ex. Po</i> Excretory pore	<i>Mu. tr</i> Circular muscle
<i>Ex. V</i> Excretory vessel	<i>Mu. sp</i> Sphincter muscle
<i>F</i> Foot of host	<i>Ncl</i> Nucleolus
<i>Fl. Cl</i> Flame cell	<i>Nu</i> Nucleus
<i>Gon</i> Anlage of reproductive system	<i>Nu. M</i> Nuclear membrane
<i>G. Po</i> Genital pore	<i>Nv</i> Nerve
	<i>Oc</i> Eye

<i>Od</i> Oviduct	<i>S. C</i> Cuticular sense organ
<i>Oes</i> Oesophagus	<i>Sp</i> Spermary
<i>Oe. Gl</i> Oesophageal glands	<i>Sp. D</i> Spermatic duct
<i>Ov</i> Ovary	<i>Tb</i> Tuba fallopia
<i>P. Gl</i> Parenchyma gland cell	<i>Tr. Cm</i> Transverse nerve commissure
<i>P. Vs</i> Posterior branch of recurrent excretory vessel	<i>Ut</i> Uterus
<i>Par</i> Parenchyma	<i>V. S</i> Ventral sucker
<i>Py</i> Pigment, in eye	<i>V. Sm</i> Seminal vesicle
<i>Ph</i> Pharynx	<i>Vac</i> Vacuole
<i>P. P</i> Pars prostatica	<i>Vt</i> Vitellaria
<i>Pr</i> Prostate gland cells	<i>Vs. D</i> Duct from seminal vesicle to cirrus
<i>Pr. Ph</i> Prepharynx	<i>Vt. R</i> Yolk receptacle
<i>R. Vs</i> Recurrent excretory vessel	

Plate 13.

Fig. 1. Anodonta opened so as to display the surface of the kindey and show two specimens of *C. insignis* in situ, nat. size.

Fig. 2. Immature specimen of *C. insignis* killed with HERMANN'S fluid, with mouth funnel fully distended. 44:1.

Fig. 3. Dorsal view of living *C. insignis*, very much contracted free hand.

Fig. 4. View to show successive attitudes taken by the living animal. 14:1.

Fig. 5. Dorsal view, combined from life and from total preparations. 53:1.

Fig. 6. Ventral view. 30:1.

Fig. 7. Side view, somewhat idealized. 45:1.

Fig. 8. Sagittal section, in plane of cirrus. 40:1.

Fig. 9. Transverse section, in plane *ab* of Fig. 8. 77:1.

Fig. 10. Transverse section, posterior region, in *cd* of Fig. 8. 77:1.

Fig. 11. Tangential section, just below the surface, near the anterior end. 220:1.

Fig. 12. Two muscle fibres, from section, showing the alternate light and dark areas, iron-haema. 850:1.

Fig. 13. Myoblast from methylene-blue preparation, free hand.

Fig. 14. Section vertical to surface at junction of body wall and sucker, and origin of the diaphragm. 320:1.

Fig. 15. One of the uni-cellular glands of the parenchyma, and its relation to the surface, from the mouth funnel. 850:1.

Fig. 16. Sections cutting across the deeper ends of the gland of preceeding figure, in their deeper portions. 567:1.

Fig. 17. Section in the centre of the mouth, prepharynx and pharynx, passing in the plane of their centre, horizontally. 200:1.

Fig. 18. Section of wall of pharynx, oesophagus and intestine, showing the relation of the cuticle to the epithelium. 440:1.

Fig. 19. Intestinal epithelium cells cut longitudinally, iron-haema. 567:1.

Plate 14.

Fig. 20. From a section of the wall of the intestine in the muscle layer, showing the muscle fibres. 720:1.

Fig. 21. Section in the plane of the excretory pore, showing the surface cuticle and its continuation in the excretory bladder.

Fig. 22. Horizontal section in the plane of the excretory bladder and collecting vessel. 425:1.

Fig. 23. Cells in the wall of the excretory bladder, showing the degenerating nuclei iron-haema. 850:1.

Fig. 24. The wall of the collecting vessel, in longitudinal section. 850:1.

Fig. 25. Main vessels of the excretory system as seen in living compressed specimen, at place where the branching takes place, the arrows show the direction of the current.

Fig. 26. View of living specimen showing the relation of the flame cells and capillaries to the larger vessels. 850:1.

Fig. 27. View of the collecting and recurrent vessels at their junction and of a capillary crossing them. 850:1.

Fig. 28. Ciliary organ as seen in the living vessel. 850:1.

Fig. 29. Flame cell and capillary, from living compressed specimen. 850:1.

Fig. 30. Horizontal section in plane of the nerve centres and eye. 160:1.

Fig. 31. Section in plane of centre of eye, showing its relation to the lateral nerve. 1500:1.

Fig. 32. End views of cuticular sense organs, from tangential section of the cuticle, head end of animal. 850:1.

Fig. 33. Section passing in the length of one of the cuticle sense organs. 1600:1.

Fig. 34. Section passing in the length of one of the marginal-sense organs. 850:1.

Fig. 35. The outer organs of the reproductive system, from adjoining sections passing through them lengthwise. 350:1.

Fig. 36. The sperm duct and spermatic vesicle at their junction, from living compressed specimen.

Fig. 37. One of the concretions of sperm duct in place, from section. 850 : 1.

Fig. 38. A median section of the active spermary, from a sagittal series, micro-nitric, iron-haema. 320 : 1.

Fig. 39. Two parietal cells of the spermary from an animal killed in May, corrosive subl., iron-haema. 850 : 1.

Fig. 40. One of the central cells of the spermary in May, same as preceding. 850 : 1.

Fig. 41. Parietal cell of active spermary, Fig. 37. 850 : 1.

Fig. 42, 43, 44, 45, 46, 47 (Pl. 15). Central cells from active spermary, Fig. 38 in various stages of spermatogenesis. 850 : 1.

Plate 15.

Fig. 48. Ovary cut longitudinally, in plane of "tuba fallopii". 270 : 1.

Fig. 49. A part of the "tuba" cut longitudinally. 850 : 1.

Fig. 50. Parietal cell of the ovary in July. 850 : 1.

Fig. 51, 52, 53, 54. Cells from different parts of the ovary, Fig. 48, showing development of the egg cell, micro-nitric, iron-haema. 850 : 1.

Fig. 55. Median section through one of the follicles of the vitellare from same section as Fig. 48. 567 : 1.

Fig. 56, 57, 58, 59. Yolk cells from follicle shown in preceding figure. 850 : 1.

Fig. 60. One of the yolk cells from the yolk-receptacle. 850 : 1.

Fig. 61. An egg as seen in the uterus of a living compressed specimen. 220 : 1.

Fig. 62. Yolk cell, from egg in uterus, from section, sublimate, iron-haema. 850 : 1.

* Fig. 63. Embryo cell from same egg as preceding, showing division in the nucleus but not as yet in the cytoplasm. 850 : 1.

Fig. 64, 65, 66, 69. Different eggs from one animal: as discharged, after 18 hours, 40 hrs., and six days respectively.

Fig. 68, 69, 70, 71. Eggs from another individual after 48 hrs., 48 hrs., and 90 hrs., and 113 hrs. respectively.

Fig. 72. Egg from still another parent 66 hrs. after leaving the uterus.

Fig. 73. Surface view of a very young *C. insignis* seen from below.

Fig. 74. View of the same from above, showing the mouth funnel in use.

Fig. 75. View from above as a semi-transparent object.

Fig. 76, 77. The prepharynx, contracted and extended.

Fig. 78. Surface view of one of the cuticle glands, and the openings of several others.

Fig. 79. Profile view of one the cuticle glands.

Fig. 80. Transverse section of a young individual. 200 : 1.

Fig. 81. Surface view showing the two separate excretory pores.

*Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.*

Further Studies on the Ovogenesis of *Sagitta*.

By

N. M. Stevens.

(From the Biological Laboratory of Bryn Mawr College.)

With plate 16.

After the results of my work with Prof. BOVERI on *Sagitta* (1903) were sent to the publisher, an attempt was made to obtain the material necessary to complete the study of the ovogenesis. Prof. F. M. MACFARLAND kindly offered to secure a new supply of *Sagitta* at Naples, and prepare it as was suggested by results already obtained. Only one specimen, however, threw any light on the doubtful points.

In April of the present year, I obtained from Mr. GEO. M. GRAY, Curator of the Marine Biological Laboratory, Woods Hole, Mass., several dozen of *Sagitta elegans*, which gave me the desired stages, — in fact, all stages in the ovogenesis up to the actual extrusion of the eggs from the oviduct.

The one favorable specimen of *Sagitta bipunctata* from Naples contained six eggs which showed the first maturation spindle in equatorial stage; the eggs were in what appeared to be a temporary oviduct, formed between the sperm-duct and the germinal portion of the ovary (Pl. 16, Fig. 1). This rather surprising arrangement by which the germinal epithelium and the accessory cells of the larger

oocytes are temporarily cut off from their usual connection with the sperm-duct, needed confirmation. This specimen, moreover, gave no hint of the way in which the ripe ova pass from the ovary proper into this temporary oviduct.

The new material from Woods Hole, *Sagitta elegans*, gave all stages in the formation of the oviduct and the entrance of the eggs; also the breaking down of the germinal vesicle and the formation of the first polar spindle, which occur before the egg separates from the ovarian wall.

Ripening of the ovum. — The conditions shown in tab. 20, figs. 2b and 16 of my previous paper (1903) were the latest stages found in that material. Here the chromosomes are fully reduced in size (fig. 2b), and the spermatozoon has entered the second accessory cell (fig. 16).

The nucleus now moves toward the periphery of the ovum until it comes into contact with the egg-membrane at a point opposite to the point of attachment of the ovum to the wall of the ovary. The small chromosomes, which up to this time have been scattered through the nucleus, are drawn into currents in the karyoplasm, and brought together at a point, usually near one end of the nucleus as it appears in cross-section. In the nucleus shown in Fig. 2, currents have appeared near the periphery and some of the chromosomes are already in the path of the currents. In Fig. 3a the currents flow toward a region where several of the chromosomes are grouped together, and two others are in the path of one of the currents (Fig. 3b). In Fig. 4 the spindle fibres are forming among the assembled chromosomes; the nuclear membrane on the side of the nucleus nearest to the spindle has disappeared and the karyoplasm appears to be flowing out into the cytoplasm. Fig. 5—8 show successive stages in the dissolution of the nucleus and the mingling of karyoplasm with cytoplasm. In Fig. 7 and 8 may be seen the peculiar disposition of the chromosomes in the equatorial plate of the spindle: each chromosome lies in a vesicle by itself and at this stage the spindle fibres are certainly not attached to the chromosomes. The spindle is barrel-shaped — broad and short — with no mantle-fibres and no centrosomes. At this stage, the spindle has a tangential position (Fig. 6—8), the radial position being assumed after the eggs have entered the oviduct (Fig. 1).

The separation of the egg from the wall of the ovary occurs as follows: The egg-membrane closes the micropyle, excluding the

second accessory cell (Fig. 9). At this time both accessory cells show signs of degeneration and separation takes place between the accessory cells and the wall of the ovary (Fig. 9), or sometimes between the two cells (Fig. 10a and b), or between the second accessory cell and the egg. The epithelial cells on either side stain more deeply and appear to be denser than usual (Fig. 9 and 10a). The egg now pushes its way between the ovary and the sperm-duct, crowding the latter against the body-wall (Fig. 11). The epithelium of the ovary peels off from the wall of the sperm-duct leaving such smooth surfaces (Fig. 1, 11, 12) that one can hardly believe that the duct in which the ripe eggs lie is a temporary one, and that a short time before it was formed, sperm tubes had extended from the sperm-duct through the accessory cells to the oocytes; but there is abundant proof that this is true. In many cases eggs are found at intervals either passing from the ovary into the oviduct or lying wholly in it, while between such eggs are portions of the ovary which show no sign of the oviduct. The opening from the ovary to the oviduct seems to close immediately behind the egg, and in most cases the eggs certainly make their way into the oviduct independently, and the opening bears a direct relation to the point where the egg breaks away. A few eggs were found lying free in the ovary with no opening formed, and it is possible that they would follow eggs with which they were in contact into the oviduct through openings already made by the latter. The appearance of the eggs in the sections indicates that each individual egg makes its way into the oviduct by means of its own activity, but to be sure of this point one must observe this phenomenon in the living animal.

The number of eggs ripening in the two ovaries for one laying varies greatly. In the specimen of *Sagitta bipunctata* examined, there were three in each oviduct; in *Sagitta elegans* there were from 2 to 9 and as great a difference between the two ovaries of one individual as 4 and 8.

The Chromosomes. — In a few specimens of *Sagitta bipunctata*, the chromosomes in the stage shown in fig. 13 e and 15 of tab. 20 (1903) were split longitudinally, but the preservation of the material was poor and it was feared that the appearance was not normal. In *Sagitta elegans*, however, I find this splitting to be a normal condition at a certain stage of the reduction in the size of the chromosomes. Two such chromosomes are shown in Fig. 13.

The two strands are always more or less twisted, but the ends are occasionally free. Large granules are usually seen in connection with these chromosomes.

The chromosomes in the equatorial plate of the first polar spindle (BOVERI 1890 and fig. 1, 6, 7, 8, 12) are split twice longitudinally forming a tetrad similar to that of *Ascaris*, but differing less in appearance from the ordinary chromosome, as the components of the tetrad lie very close together and are very long in proportion to their diameter. Comparison of a polar and a lateral view of the spindle reveals the fact that the split which shows in a polar view — that which corresponds to the second maturation division — is somewhat wider than that seen in a lateral view. An end view of a tetrad also shows a difference in the thickness of the components of the tetrads in the two diameters, as seen in Fig. 14 a. These facts as to the composition of the tetrad incline one to believe that we have here a bivalent chromosome with the two components paired longitudinally instead of end to end. If this is so, the first division divides both of the original chromosomes longitudinally, and the second division separates the chromosomes forming the pairs. The split observed in an earlier stage (Fig. 13) is probably a temporary separation of the longitudinally paired chromosomes.

In nine out of twelve ripe eggs of one individual, there were two polar spindles. These spindles were in various positions with respect to one another and to the egg-membrane, — 1) end to end and tangential, 2) parallel and radial (Fig. 15), 3) end to end and radial (Fig. 16). The two spindles seemed in most cases to be exactly alike. In one egg they were so close together as to form one very broad spindle, and in another the poles of the two spindles were united at one end but separate at the other (Fig. 17). The chromosomes, however, showed only one longitudinal cleft, indicating that the division of the first polar spindle had been completed, though this usually occurs only after the eggs are laid. One of these spindles is evidently the 2d polar spindle (Fig. 16 a) and the other corresponds to the division of the first polar body which has not been separated from the egg (Fig. 16 b). An end view of a dyad taken from one of these spindles in equatorial stage is shown in Fig. 14 b. In two eggs the spindles were in a late anaphase (Fig. 17), and the chromosomes were evidently the separated components of the dyads.

The only explanation of this abnormality seems to be that laying

was prevented by some unusual conditions, and that the usual order of events so far as the distribution of the chromosomes is concerned went on, though for some unknown reason the polar body was not given off. No other peculiarity was observed.

The question now arises whether the sections throw any light on the method of reduction in number of chromosomes in the young oocytes. This is one of the questions that I had not been able to answer in my earlier work, but *Sagitta elegans* proved to be more favorable material than *Sagitta bipunctata*. Among the young oocytes are some which contain the somatic number of chromosomes (18), some V-shaped (Fig. 18), others shortened and irregular in form (Fig. 19). A few of these showed a part of the chromosomes arranged in pairs (Fig. 20). A somewhat later stage shows the reduced number of chromosomes (9) elongated, and some have a longitudinal split (Fig. 21 and 22), which evidently corresponds to the space between two chromosomes of a pair in the earlier stage, and probably to the longitudinal division shown in Fig. 13 and to the wider split in the tetrad of the first polar spindle (Fig. 14 a). In Fig. 23 is shown an oocyte in which such pairs of chromosomes as appear in Fig. 21 are seen in cross-section.

In the spermatogenesis of *Sagitta* we have the reduction effected by pairing of the chromosomes end to end, and the first maturation division separates the two chromosomes, while the second probably completes the longitudinal division that has been observed during the growth stage of the spermatocytes, between the two stages shown in fig. 28 a and b, tab. 21 (1903) (Fig. 24 a and b).

In the ovogenesis the method of pairing is different and the order of the maturation divisions is reversed, the second division separating the components of the pairs. From this it would appear that it is the "conjugation" of the chromosomes and their longitudinal division and separation that are important, and not the method of union or the order of divisions. There is need, it seems to me, of going over as carefully as possible the ovogenesis of all forms which have been described as undergoing, during the process of maturation, a double longitudinal instead of a longitudinal and a transverse division, for evidence whether or not the two kinds of divisions are equivalent.

Since in *Sagitta* we find two methods of "conjugation" of the chromosomes, — pairing end to end in the spermatocyte and longitudinal pairing in the oocyte; and the corresponding two types of maturation-

divisions, — a transverse and a longitudinal in the spermatocyte, and two longitudinal divisions in the oocyte, giving, however, equivalent results in the nuclei of the egg and sperm; i. e., $\frac{a}{b} \frac{a}{b}$ in the sperm and $\frac{a}{a} \frac{b}{b}$ in the egg and its polar bodies, it seems probable that further investigation will show that in many if not in all cases the two theoretically conflicting types of maturation divisions are equivalent, the paired chromosomes being in all cases separated by one or the other of the maturation divisions. This question is of especial interest in connection with recent investigation of problems relating to MENDEL'S Law of Inheritance.

BRAUER'S work on *Ascaris* (1893) in connection with that of BOVERI (1899) and others seems to indicate that the chromatin granules which BRAUER describes as uniting in pairs before the spireme is formed are the true chromosomes; and if so, one of the longitudinal divisions of the tetrad of *Ascaris* really separates paired chromosomes.

Chromatin granules. — The question as to whether the granules thrown off by the chromosomes and cast out into the cytoplasm, pass from the nucleus to the cytoplasm in the form in which they are seen on both sides of the nuclear membrane (p. 230—231, 1903) is satisfactorily answered by the sections of *Sagitta elegans*. Fig. 25 shows these granules scattered through the nucleus, a few of them in contact with the nuclear membrane — some within, some without — and others in strands of karyoplasm which extend through the nuclear membrane out into the cytoplasm. This and many other similar sections show that the granules actually pass out of the nucleus along strands of karyoplasm. The nuclear membrane is not so definite a structure in the ripening oocytes of *Sagitta* as in many forms, though in earlier stages it is quite thick and is fortified on the outside by a deeply-staining reticulum which gradually disappears as the oocyte and the nucleus increase in size.

With the material at hand, I am unable to give any very definite opinion as to the composition of these granules which are the product of the gradual reduction in the size of the chromosomes. They have been spoken of as chromatin granules, because of their origin, and because they stain like the chromosomes in iron-haematoxylin preparations and hold the stain while much larger yolk granules are destained. The slide from which Fig. 25 was

taken was stained and restained with several different combinations but not with very satisfactory results. With safranin and lichtgrün, the granules held the safranin, while the yolk granules took the green. This evidence is in favor of their chromatin nature, but is of course insufficient.

It is my purpose to secure more of this material another year for further study 1) of these granules, 2) of the embryology of the ovary and its ducts, and 3) of some points in the spermatogenesis.

Summary.

1. The so-called sperm-oviduct of *Sagitta* is merely a sperm-duct.
2. A temporary oviduct is formed for each laying, between the sperm-duct and the germinal epithelium. This duct appears to be opened up by the activity of the individual eggs pushing their way out of the ovary proper and in between the germinal epithelium and the sperm-duct.
3. The chromosomes preserve their individuality from the time when reduction in number occurs in the very young oocytes to their appearance as tetrads in the first polar spindle.
4. The scattered chromosomes of the germinal vesicle are collected by currents in the karyoplasm, at the point where the first polar spindle is formed.
5. There is a preliminary longitudinal splitting of the chromosomes during their reduction in size.
6. The tetrad is bilaterally symmetrical, indicating that it is composed of two chromosomes paired longitudinally.
7. The chromosomes in the young oocytes conjugate longitudinally, instead of end to end as in the spermatocytes.
8. In *Sagitta*, we have two types of conjugation of the chromosomes in oocyte and spermatocyte, and two corresponding types of maturation divisions, giving, however, equivalent results.
9. The chromatin(?) granules which result from the reduction in size of the chromosomes pass directly out from the nucleus into the cytoplasm along strands of karyoplasm.

Hopkins Laboratory, Pacific Grove, California,
June 21, 1904.

Literature.

- BOVERI, TH., 1890, Zellenstudien, Heft 3, in: Jena. Z. Naturw., V. 24.
- , 1899, Ueber die Entwicklung von *Ascaris meg.*, in: Festschrift C. VON KUPFFER, Jena.
- BRAUER, A., 1893, Zur Kenntnis der Spermatogenese von *Ascaris megalocephala*, in: Arch. mikrosk. Anat., V. 42.
- STEVENS, N. M., 1903, On the ovogenesis and spermatogenesis of *Sagitta bipunctata*, in: Zool. Jahrb., V. 18, Anat.
-

Explanation of figures.

Plate 16.

Fig. 1. Cross-section of an ovary of *Sagitta bipunctata*, showing ripe egg (*b*) in the temporary oviduct. *a* sperm-duct; *c* 1st polar spindle; *d* oocyte. ZEISS' obj. C, oc. 4.

Fig. 2. Section of germinal vesicle, showing currents and small chromosomes. ZEISS' obj. C, oc. 6.

Figs. 3a and 3b. Two sections of the same germinal vesicle, showing most of the chromosomes brought together by the currents. ZEISS' obj. C, oc. 6.

Fig. 4. Germinal vesicle breaking down at the end where the spindle is forming. ZEISS' obj. C, oc. 6.

Figs. 5—8. Successive stages in the dissolution of the germinal vesicle and formation of the 1st polar spindle. Fig. 5, ZEISS' obj. C, oc. 6; Fig. 6, ZEISS' obj. D, oc. 6; Figs. 7—8, ZEISS' obj. 1.5, oc. 4.

Fig. 9. Section showing sperm-duct (*c*), a part of a ripe egg (*e*) with degenerating accessory cells (*b*) on the egg-membrane which has closed under them, and the opening (*a*) left by the breaking away of the accessory cells. ZEISS' obj. D, oc. 4.

Figs. 10a and b. Similar but slightly earlier stage than Fig. 9. *c* and *d* degenerating accessory cells. ZEISS' obj. D, oc. 4.

Fig. 11. Cross-section of *Sagitta elegans*, showing one ripe egg just entering the oviduct (*a*), and another wholly in (*b*). Egg *b* shows two polar spindles end to end. *c* sperm-duct. BAUSCH & LOMB obj. 1 in. oc. C.

Fig. 12. Cross-section of an ovary of *Sagitta elegans*, showing one egg (*a*) in the oviduct and another (*b*) entering. Both eggs contain the first polar spindle in equatorial-plate stage and tangential position. ZEISS' obj. AA, oc. 6.

Fig. 13. Two chromosomes showing the preliminary longitudinal split which occurs during the growth stage of the oocyte. ZEISS' obj. 1.5, oc. 6.

Fig. 14 a. End view of a tetrad. ZEISS' obj. 1.5, oc. 6.

Fig. 14 b. End view of a dyad. ZEISS' obj. 1.5, oc. 6.

Fig. 15. Two polar spindles from eggs of the same individual as Fig. 11, showing dyads. ZEISS' obj. 1.5, oc. 6.

Fig. 16. Two polar spindles, end to end and radial, showing dyads. *a* 2d polar spindle; *b* division corresponding to that of the 1st polar body. ZEISS' obj. 1.5, oc. 6.

Fig. 17. Two polar spindles with inner poles united; a part of the chromosomes in another section. The chromosomes here are univalent. ZEISS' obj. 1.5, oc. 6.

Figs. 18 and 19. Young oocytes containing the somatic number of chromosomes (18). ZEISS' obj. 1.5, oc. 6.

Fig. 20. Young oocyte showing paired chromosomes. ZEISS' obj. 1.5, oc. 6.

Figs. 21—23. Young oocytes showing longitudinally paired chromosomes. ZEISS' obj. 1.5, oc. 6.

Figs. 24a and b. Spermatocytes showing preliminary longitudinal split. ZEISS' 2 mm, oc. 8.

Fig. 25. Section of nucleus of nearly ripe oocyte, showing chromosomes much reduced in size, and granules passing out along strands of karyoplasm. ZEISS' obj. C, oc. 6.

*Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.*

Über die Geschlechtsorgane von Amphioxus.

Von

Dr. Boris Zarnik,

Assistent am Zoologischen Institut zu Würzburg.

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Würzburg.)

Mit Tafel 17–21 und 17 Abbildungen im Text.

Die Anregung zu dieser Arbeit verdanke ich meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Prof. BOVERI. Es sei mir gestattet, ihm an dieser Stelle für die vielen Ratschläge und für die freundliche Unterstützung, die er mir bei der Ausführung dieser Arbeit angedeihen ließ, meinen besten Dank auszusprechen.

Ihrem ursprünglichen Plane nach sollte diese Arbeit ein Gegenstück darstellen zu der NEIDERT-LEIBER'schen Arbeit „Über Bau und Entwicklung der weiblichen Geschlechtsorgane des Amphioxus lanceolatus“. Wie sich letztere auf die weiblichen, so sollte sich meine Arbeit auf die männlichen Geschlechtsorgane, die bisher noch keiner eingehenden Untersuchung unterzogen worden sind, beziehen. Es lag in der Natur der Sache, daß nun auch eine Vergleichung der beiderlei Geschlechtsorgane vorgenommen wurde, und hierzu mußte ich später meine Untersuchung auch auf die Weibchen ausdehnen, wobei ich in einigen Punkten zu andern Resultaten gelangte als die beiden genannten Autoren: ich fand es daher notwendig, auch die Ovarien, vor allem ihre Entwicklung, einer eingehenden Besprechung zu unterziehen. Außerdem untersuchte ich noch den Prozeß der Entleerung der Geschlechtsprodukte.

Material und Technik.

Die Tiere, an denen ich meine Untersuchungen vornahm, stammten zum größten Teil aus Neapel; außerdem hatte ich mehrere Helgoländer Exemplare und einige von der bretonischen Küste. Herr Prof. BOVERI hatte die Güte, auch lebendes Material aus Neapel zu bestellen.

Es ist staunenswert, wie gut sich Amphioxus in Aquarien hält. Die Tiere trafen zu Anfang des Monats Mai aus Neapel ein und wurden in zwei Aquarien untergebracht; in dem einen hielten sie sich bis Ende Juli, in dem andern blieben sie sogar bis Ende Oktober vollkommen lebenskräftig. Später verfielen sie allerdings einer seltsamen Fäulnis, die vom Schwanz ausgehend allmählich nach vorn fortschritt; die Chorda mit ihren Hüllen und mithin auch das Centralnervensystem blieben am längsten unversehrt. Im Innern des Körpers kranker Tiere beobachtete ich eine Menge von Flagellaten und außerdem große holotriche Infusorien, die wohl von den Krankheitserregern angezogen wurden.

Für das Studium der Geschlechtsorgane eignen sich am besten jüngere Tiere, da bei ältern durch das massenhafte Auftreten der Keimprodukte die Epithelverhältnisse sehr undeutlich werden. Während für die Beurteilung der ersten Entwicklungsstadien die Körperlänge einen ziemlich sichern Anhaltspunkt bietet, ist dies für die spätern Stadien und vor allem für das Eintreten der Reife nicht der Fall. Ich fand Tiere von 30 mm Länge, deren Gonaden noch sehr primitive Zustände aufwiesen, während bei andern von nur 18 mm Körperlänge die Gonaden mit Keimprodukten strotzend gefüllt waren. Im allgemeinen kann man sagen, daß bei dem Neapler Amphioxus die Reife viel früher eintritt als bei dem Helgoländer.

Zur Konservierung der Tiere wurden verschiedene Fixationsgemische angewandt. Herr Dr. BOEKE im Helder hatte die Güte, mir einige von ihm und von Prof. APÁTHY ausgearbeitete Fixiermethoden für Amphioxus anzugeben: Mit einer Lösung von 1% Sublimat und 4% Salpetersäure wird 24 Stunden lang fixiert und hierauf mit Wasser ausgewaschen, oder man fixiert mit einer Lösung von 6% Sublimat und 4% Salpetersäure 20 Stunden lang und wäscht mit 96% Alkohol aus. Nach einer zweiten Methode fixiert man mit einem Gemisch von 1% Osmiumtetroxyd, 3—4% Wasserstoffsuroxyd und 4% Sublimat 24 Stunden lang und wäscht mit Wasser aus. Beide Methoden gaben sehr gute Resultate, besonders

die zweite Abart der erstern Methode. Ganz vorzügliche Resultate lieferte die VOM RATH'sche Flüssigkeit und eine ihr ähnliche Mischung, nämlich BOVERI's Pikrin-Eisessig und concentrirte Sublimatlösung (in 0,5% NaCl) zu gleichen Teilen. Auch ein Gemisch von Sublimat und 5% Essigsäure hat sich ausgezeichnet bewährt. Für reife Hoden wandte ich FLEMMING's starkes Gemisch an, das sich für diesen Zweck wohl am besten eignen dürfte. Ich benutzte auch einiges ältere Material, das leider mit dem Gemisch von PERÉNYI fixiert war, es war daher bloß für gröbere anatomische Untersuchungen zu brauchen.

Es wurden sowohl Totalpräparate wie auch Schnitte untersucht. Die erstern wurden nach der von BOVERI (8) angegebenen, bei NEIDERT u. LEIBER (41) genauer beschriebenen Methode angefertigt, nämlich indem man die Atrialwand, welcher die Gonaden ansitzen, durch einen etwa in der Höhe des vordern Winkels der Myosepta geführten Schnitt abtrennt.

Die Schnitte wurden in allen drei Hauptebenen geführt, doch sind Querschnitte die wichtigsten. Die Objekte wurden meist, wo die Methode es erlaubte, im Stück gefärbt, und zwar mit APÁTHY's Hämatein IA, mit MAYER's Hämalaun oder mit GRENACHER's Boraxkarmin. Die mit Hämatein-Tonerde gefärbten Objekte pflegte ich mit Ammoniumpikrat und Rubin nachzufärben (0,75 g Ammonpikr. und 0,25 g Rubin auf 100 ccm 10% Alkohol; die zur Überführung in Balsam benutzten Alkohole müssen mit Ammonpikrat gesättigt sein). Es ist dies eine von APÁTHY ausgearbeitete Methode; sie eignet sich vortrefflich zur Darstellung der histologischen Details und gelingt bei einiger Übung regelmäßig; vor der VAN GIESON'schen Methode hat sie den großen Vorteil, daß infolge der neutralen Reaktion des Ammonpikrats die Kernfärbung nicht leidet.

Die mit Karmin gefärbten Objekte wurden dann noch mit einer wässerigen Lösung von Indigkarmin und Pikrinsäure tingiert (auf 100 ccm Wasser 3 g Pikrinsäure und 0,3 g Indigkarmin; die Lösung ist unbegrenzt haltbar, ja sie wird mit der Zeit noch besser). Diese Methode kann nicht warm genug empfohlen werden; trotz ihrer Einfachheit — die Schnitte werden auf 2—3 Minuten in genannte Lösung gestellt, mit Wasser ausgewaschen und rasch durch Alkohol und Xylol oder Chloroform in Balsam übergeführt — gibt sie sehr klare Differenzierungen, die sich auch für gröbere anatomische Untersuchungen gut eignen; Bindegewebe und Stützsubstanz färbt sich blau in verschiedenen Nuancen, Muskeln gelb bis gelbgrün, Plasma und Blutgerinnsel grün bis orange, Kerne rot.

Außerdem wandte ich, wo es sich um Darstellung bestimmter Elemente handelte, auch ganz specielle Methoden an, wie HEIDENHAIN'S Eisenhämatoxylin, MALLORY'S Hämatoxylin, WEIGERT'S Resorcin fuchsin u. a.

Was das Studium des Laichungsprozesses anlangt, so konnte ich auf Grund der zu diesem Zwecke in Neapel konservierten Tiere zu keinem befriedigenden Resultate kommen, da oft die einzelnen Gonaden eines und desselben Tieres die verschiedensten Befunde aufwiesen, was wohl auf die Art und Weise des Einsammelns der Tiere, die gerade in bezug auf die Entleerung der Geschlechtsprodukte äußerst empfindlich sind, zurückzuführen sein dürfte. Zu besonderm Danke bin ich daher Herrn Prof. SOBOTTA verpflichtet, der mir seine, gelegentlich seiner Untersuchungen über Eireifung und Befruchtung angefertigten Amphioxuspräparate in liebenswürdigster Weise zur Verfügung stellte.

I. Die erste Entwicklung der Geschlechtsorgane.

Die erste Entwicklung der Geschlechtsorgane von Amphioxus hat bereits im Jahre 1892 BOVERI (8) zum Gegenstande einer fast erschöpfenden Darstellung gemacht. Ich habe die ganze Entwicklung sorgfältig nachuntersucht und fand die Angaben BOVERI'S vollkommen bestätigt, so daß ich ihnen nur wenig hinzuzufügen habe.

HATSCHEK (20) fand bei einer Larve von 5 Kiemenspalten in dem untern Winkel der Muskeltaschen eine große Zelle, die er als Grenzzelle bezeichnet. Bei Tieren von 5 mm Länge entdeckte BOVERI an derselben Stelle, also in dem ventralen Abschnitt der Somiten, eine Reihe größerer Zellen. Bei der weiteren Entwicklung stülpen sich diese Zellen in die Höhle des nächstvordern Somiten¹⁾ ein und bilden einen Zellenhaufen, welcher vom Epithel der ($n-1$) Somitenhöhle umgeben ist und nur durch einen schmalen Streifen mit seiner Ursprungsstätte in Verbindung steht. Diese Zellenhaufen stellen die spätern Geschlechtsorgane dar, ihre Bildungsstätte kann mithin als GONOTOM bezeichnet werden. BOVERI wies darauf hin, daß die HATSCHEK'SCHE Grenzzelle wahrscheinlich als eine Urgeschlechtszelle anzusehen ist, da sie in ihrer Lage genau den Keimdrüsenanlagen älterer Stadien entspricht.

1) Der Einfachheit halber will ich von nun an nach dem Vorgange LEGRO'S den unmittelbar vor dem (n ten) Muttersomiten liegenden Somiten als den ($n-1$)ten bezeichnen.

Die jüngsten Tiere, die ich untersuchte, hatten eine Länge von 3 mm. Es fanden sich daselbst in dem untern Teil der Muskelsegmente 3—4 größere Zellen. Fig. 1 zeigt uns einen Querschnitt durch die untere Region eines derartigen Myotoms; es sind 3 Urkeimzellen getroffen. Ihre Kerne, die von einer Plasmamasse, welche Zellgrenzen nicht unterscheiden läßt, umgeben sind, haben schon alle Charaktere der Keimepithelkerne. Sie sind viel größer als die Kerne des übrigen Somitenepithels, von denen auf unserm Schnitt ein Muskelkern zu sehen ist. Auch die Kerne des Außenepithels sind bedeutend kleiner als die der Keimzellen, so daß letztere bei einer Durchmusterung der Serien sofort auffallen. Den untern Winkel des Somiten füllen die Zellen ganz aus. Sehr klare Flächenpräparate von einem ähnlichen Stadium bildet BOVERI ab, dessen fig. 3 ich hier wiedergebe. Die kubischen Urkeimzellen liegen

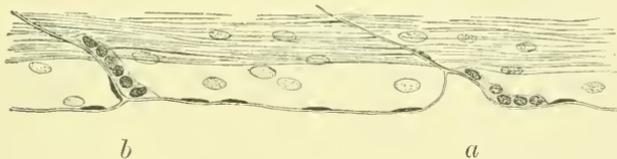


Fig. A (nach BOVERI).

(Fig. A *a*) im vordern untern Winkel des Muskelsegments. Die Größe der Kerne fällt hier nicht so auf, weil die übrigen Kerne des Myotomepithels und des darüber liegenden ektodermalen Epithels von der Fläche zu sehen sind. Während das Urkeimzellenlager ursprünglich auf dem Boden der Muskelkammer flach ausgebreitet liegt, richtet es sich später, wahrscheinlich infolge einer vertikalen Streckung der Muskelsegmente, allmählich auf und liegt schließlich fast ganz in dem untern Abschnitt der vordern Myotomwand (Fig. A *b*). Legen wir nun einen Querschnitt durch die Urkeimzellenregion, so kommen meist alle Zellen in einen Schnitt zu liegen, wie es uns Fig. 2, die von einem 4,5 mm langen Tier stammt, zeigt. Sie füllen noch immer den ganzen untern Winkel des Segments aus, welches letzteres in vertikaler Richtung bedeutend gewachsen ist. Von einer Gefäßversorgung der Gonaden ist auf diesem Stadium noch nichts zu sehen; auf meinen Präparaten konnte ich wenigstens in der Umgebung der Gonaden dieses Stadiums keine Gefäße nachweisen; es mag sein, daß die Gefäße infolge der Zartheit der Stützelamelle bei der Konservierung so geschrumpft sind, daß von ihnen

keine deutliche Spur mehr vorhanden war. Es ist aber auch möglich, daß die Nährflüssigkeit bei diesen kleinen Tieren einfach zwischen den Epithelien durchsickert und erst später infolge der stärkern Ausbildung der Stützlamelle gezwungen wird, sich an einzelnen Stellen, wo sie hauptsächlich Verwendung findet, wie z. B. an dem rasch sich vergrößernden Keimzellenlager, anzusammeln und größere Reservoirs zu bilden. Diese Lacunen dürften dann, um einen regelrechten Blutwechsel zu ermöglichen, auf größere Strecken miteinander verschmelzen und so die Grundlage der Gefäße darstellen. Für diese letztere Annahme spricht die Tatsache, daß auf etwas ältern Stadien an den Gonaden größere Bluträume vorhanden sind, die nur durch schmale Verbindungslacunen untereinander kommunizieren. Ich will noch bemerken, daß die meisten Gefäße von Amphioxus, wie ich bereits an anderer Stelle (71) gezeigt, eines jeden „Endothels“ entbehren, also durch einfache Gewebslücken dargestellt werden.

Die Urkeimzellen vermehren sich sehr schnell und bilden im untern Teil der vordern Somitenwand, also im untersten Abschnitt der Rückseite des Myoseptums, eine polsterartige Verdickung. BOVERI gibt an, daß auch das an dieses Keimpolster angrenzende Epithel des nächstvordern Myotoms eine Veränderung erfährt, indem es zu kubischen Zellen ausgebildet wird. Auch ich traf in einigen Präparaten eine derartige Verdickung an, es dürfte sich wahrscheinlich um eine Ansammlung von Zellen handeln, welche, wie wir später sehen werden, überall dort zu beobachten ist, wo die beiden Lamellen einer Epithelfalte einander sehr genähert sind.

Indem sich das Keimpolster sehr stark verdickt, wird es allmählich gegen die nächstvordere Somitenhöhle vorgewölbt. Es erfolgt anfangs keine eigentliche Einstülpung, sondern die Keimzellen schieben sich längs der medialen Myotomwandung nach vorn. Die Schemata Fig. B sollen uns diesen Vorgang erläutern. Bei dem weitem Wachstum erfolgt jedoch keine Verschiebung mehr, sondern der Zuwachs des Keimepithels stülpt sich direkt in die $(n-1)$ Myotomhöhle ein; außerdem schnürt sich der Keimballen von seinem Mutterboden ab und entfernt sich zugleich von demselben.

Während sich für das Studium der allgemeinen Formverhältnisse dieser Stadien Flächenpräparate am besten eignen, geben uns Schnittpräparate Auskunft über die Lageverhältnisse der Keimzellen zu den benachbarten Gebilden. In Fig. 3 sind drei aufeinanderfolgende

Schnitte durch eine Gonade dieses Stadiums dargestellt. Vergleicht man Fig. 3a mit Fig. 2, so unterscheiden sich die beiden Schnitte auf den ersten Blick sehr wesentlich voneinander. Dieser anscheinend

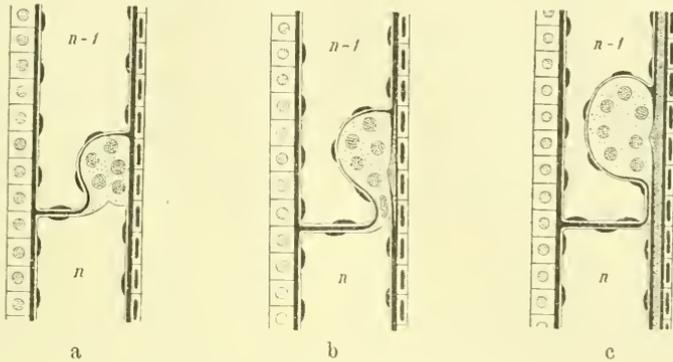


Fig. B.

bedeutende Unterschied der beiden Querschnitte ist dadurch bedingt, daß die Keimzellen, wie es sich aus einem Vergleich mit Totalpräparaten ergibt, als Ganzes vorgeschoben werden, sie scheinen daher auf einem Querschnitt schon ganz frei in der (n-1) Somitenhöhle zu liegen, obschon sie mit ihrem Mutterboden noch in Verbindung stehen. In Fig. 3a sind die Keimzellen noch zum Teil im Zusammenhang mit dem Myoseptum; seitlich davon befindet sich die schon ziemlich dicke Stützlamelle; sie zeigt einen Spaltraum, der sich längs der ganzen medialen Wand verfolgen läßt, das Gefäß. Diesem Abschnitt der Stützlamelle liegt das Keimepithel direkt auf, doch ist diese Stelle auf unserm Bilde schon ziemlich schmal, da sich der Keimballen in seiner hintern Partie abzuschneiden beginnt. Ein Schnitt (b) weiter vorn zeigt uns den Keimballen noch mit einer ziemlich breiten Strecke der medialen Stützlamelle ansitzen, und dasselbe ist auch in dem dritten Schnitt (c) der Fall. Die Kerne des Keimepithels haben an Größe noch zugenommen, außerdem sind sie auch untereinander in der Größe verschieden, was zum Teil bereits als eine Differenzierung aufgefaßt werden kann, die wie wir sehen werden, später eine große Rolle spielt.

Noch instruktiver als Querschnitte sind frontale Längsschnitte, wie sie die Fig. 4 wiedergibt. Auch dies sind zwei aufeinander folgende Schnitte und zwar ist a der höhere, b der nächst tiefere

Schnitt; sie stammen von einem 7 mm langen Tier. Was im Bilde unten ist, ist bei dem Objekt hinten, so daß also unser Präparat die linke Körperwand darstellt. Dieses Stadium entspricht genau dem in Fig. 3 abgebildeten. Es handelt sich auch hier um einen Keimepithelballen, der von unten her von dem ($n-1$) Myotomepithel umwachsen wird. Der Schnitt a zeigt uns deutlich, wie innig das Keimepithel mit dem Gefäß zusammenhängt. Da das Gefäß nicht ganz horizontal verläuft, ist es nicht seiner ganzen Länge nach getroffen; ebenso wie es sich nach vorn fortsetzt, hat man es sich auch nach hinten fortgesetzt zu denken; wo es an das Keimepithel angrenzt, ist es erweitert. Das Keimepithel steht in seiner obern Region (also im Schnitt a) noch in Verbindung mit seinem Mutterboden, während sich weiter unten (b) das Myotomepithel zwischen den Keimballen und das Myoseptum eingedrängt hat. Auch ragt der Keimzellenballen schon ziemlich weit frei in die Myotomböhle vor. Einige Zellen haben sich bereits zu typischen Urkeimzellen umgebildet, ihre Kerne zeichnen sich durch einen größern Nucleolus aus.

Die beiden geschilderten Prozesse, einerseits die Einstülpung des rasch sich vergrößernden Keimepithelballens in die ($n-1$) Somitenhöhle, andererseits die Abschnürung von seinem Mutterboden schreiten immer weiter fort. Von dem ursprünglich direkt an die Muttersomitenhöhle angrenzenden Abschnitt des Keimzellenballens bleibt schließlich ein ganz schmaler Strang übrig (vgl. Fig. B b), welcher uns den Weg anzeigt, den die Keimzellen bei ihrer Verschiebung in die ($n-1$) Somitenhöhle zurückgelegt haben. In der Seitenansicht imponiert dieser Strang als eine Art Stiel, weshalb man ihn auch so genannt hat. Es sei gleich hier bemerkt, daß er bald ganz rückgebildet wird. Von dem Stiel ist aber wohl zu unterscheiden die mediale Partie der Gonade, welche der Stützlamele unmittelbar aufliegt. Die dieser Fläche entsprechende Partie der Stützlamele ist, wie aus den Schemata Fig. B hervorgeht ein Teil der Wandung des nten Somiten, denn dieser Teil der Stützlamele ist mit den ihm ansitzenden Keimzellen nur nach vorn vorgewachsen und ist erst später durch eine einwachsende Falte des ($n-1$) Somitenepithels scheinbar von einem Muttersomiten getrennt worden, so daß er als ein Teil der medialen Stützlamele des ($n-1$) Somiten imponiert. Die erwähnte mediale Fläche des Keimballens dürfte wohl auch zur Befestigung der Gonade an die mediale Wand dienen, vor allem jedoch der Aufnahme der Nahrungsflüssigkeit, denn die Stützlamele birgt das Längsgefäß. Nach dem Vorgange

VON NEIDERT u. LEIBER wollen wir diese Anheftungsstelle der Gonade als Nabel bezeichnen.

Das Verhalten des Stieles zeigen uns besonders deutlich Totalpräparate, wie das in Fig. C (fig. 9 von BOVERI) dargestellte. Der Nabel ist hier nicht näher abgegrenzt, er dürfte wohl der ganzen sichtbaren Fläche der Gonade entsprechen. Ein Schnitt, der diesem Stadium entsprechen dürfte, ist in Fig. 5 abgebildet. Das Gefäß hat sich bereits ziemlich vergrößert, es nimmt fast die ganze mediale Fläche der Gonade ein. Der Stiel wird durch einige Zellen dargestellt, welche sich seitlich von dem Gefäß nach oben erstrecken und das Keimepithel mit seiner Bildungsstätte verbinden. Die Zahl

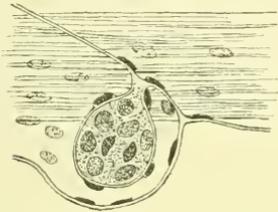


Fig. C (nach BOVERI).

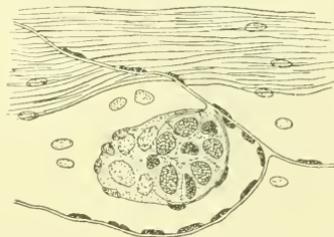


Fig. D.

der bereits differenzierten Keimzellen ist noch sehr gering. Ein etwas weiter fortgeschrittenes Stadium zeigt uns Fig. 6, sie stammt von einer vordern Gonade eines Tieres von 12 mm Länge. Hier sind 6 Keimzellen auf einem Querschnitt zu sehen. Der Stiel hat sich nur wenig verändert; das Myoseptum, mit dem er sich verbindet, ist hier etwas schräg getroffen, weshalb es sehr breit aussieht. Ein diesem Stadium ungefähr entsprechendes Totalpräparat ist in Fig. D wiedergegeben. Ein großer Teil der medialen Fläche des Keimzellenballens ist vom ($n-1$) Somitenepithel überzogen; dieser Abschnitt ist durch einen etwas blasseren Ton markiert, wie er sich eben bei hoher Einstellung des Tubus präsentiert, während der Nabel sehr deutlich seine Elemente unterscheiden läßt. Der „Stiel“ ist hier sehr kurz und schmal, es handelt sich um eine direkte Abschnürung des Keimepithelballens von seinem Mutterboden.

Dieses in bezug auf das Geschlecht noch ganz indifferente Entwicklungsstadium der Keimdrüse läßt demnach folgende Teile unterscheiden: Einen Klumpen von Urkeimzellen, welche sich sowohl durch die Größe des Kerns wie auch durch den Reichtum

an Plasma vor den übrigen Zellen mesodermaler Herkunft auszeichnen; ihre Zahl dürfte sich rund auf 10 belaufen. Dieser Keimzellenballen ist in der Regel ganz solid, läßt also keine Höhle unterscheiden. In seiner hintern Region hängt der Keimzellenballen mittelst einiger kleinerer Zellen, welche den sogenannten Stiel darstellen, mit seiner Bildungsstätte zusammen. Der größte Teil der Oberfläche des Keimballens ist von dem Epithel des Somiten, in den er sich eingesenkt, überzogen; an einzelnen Stellen sind unter diesem Epithel noch Spuren einer Stützlamelle nachzuweisen, welche auf den Teil des Myoseptums, der mit eingestülpt wurde, zurückzuführen ist. An einer Stelle, an dem sogenannten Nabel, grenzt der Keimballen unmittelbar an die mediale Stützlamelle, welche das Blutgefäß beherbergt.

Die Beziehungen zwischen Stiel und Nabel hat LEGROS (32) schon geahnt, doch hielt er, wie seinen Worten zu entnehmen, den Stiel für ein ringsum von $(n-1)$ Somitenepithel umgebenen Strang, er meint nämlich: „Par un mécanisme, que nous n'exposerons pas ici, le hile [d. i. der Stiel] de la glande subit un léger déplacement, tel qu'il passe de la paroi postérieure à la paroi interne du sac génital.“ Ein solcher Mechanismus wäre allerdings schwer denkbar.

Was die Anordnung der Keimballen und den Zeitpunkt ihrer Ausbildung anlangt, habe ich noch einiges nachzuholen. Die Keimzellen kommen jederseits in ca. 25 Myomeren zur Ausbildung und zwar sind es das 9. oder 10.—34. resp. 35. Segment, welche hier in Betracht kommen. Von diesen 25 Segmenten zeigen die mittlern inbezug auf das Auftreten der Keimstättenverschiebung so ziemlich die gleichen Verhältnisse. Die vordersten und die hintersten bleiben hingegen in der Entwicklung weit zurück, so daß sie oft noch sehr primitive Befunde aufweisen, während die mittlern Gonaden schon geschlechtliche Charaktere hervortreten lassen; dies erleichtert wesentlich die Unterscheidung der Geschlechter bei noch ziemlich indifferenten Stadien, denn die Entwicklungsprozesse verlaufen bei den zu äußerst liegenden Gonaden genau in der Art, wie bei den mittlern, nur daß sie mit einer großen Verspätung eintreffen. In den mittlern Somiten tritt die Verschiebung des Keimzellenpolsters auf einem Stadium auf, das durch eine Körperlänge von ca. 6 mm gekennzeichnet wird. Die Abschnürung des Keimballens von seiner Bildungsstätte und die Bildung des Stieles beginnt bei Tieren von 7 mm Länge und erreicht bei Tieren von ca. 10 mm ihre typische Ausbildung, wie sie oben geschildert wurde.

Die Stadien, die wir betrachtet haben, stellen kompakte Ballen von Keimzellen dar; trotzdem sind die Zellen nicht regellos durcheinander geworfen, sondern sie zeigen eine ganz bestimmte Anordnung: jeder centrale Schnitt trifft mindestens zwei einander gegenüberliegende Zellen. Auch der Stiel ist kein einfacher Zellenstrang, sondern fast jeder Schnitt, der ihn der Länge nach trifft, zeigt uns zwei Zellenreihen, deren Elemente zwar sehr schmal und langgestreckt sind, aber gewöhnlich sich doch deutlich unterscheiden lassen. Betrachten wir Fig. 18 oder Fig. 19, so können wir leicht erkennen, wie sich zwei Zellenreihen im Stiel aneinander schmiegen, sie grenzen sich gegeneinander scharf ab. Auch die einander gegenüberliegenden Keimzellen sind voneinander durch eine dunkel sich färbende Scheidewand getrennt. Fig. 6 zeigt uns eine derartige Gonade. Auf einem spätern Stadium (8—11 mm) entsteht an der Stelle, wo diese Zellgrenze so scharf hervortritt, eine Höhle, indem die Zellen auseinander weichen. Diese Höhle kann im Stiele ziemlich weit hinauf reichen; Bilder, wie sie uns Fig. 19 und 20 wiedergeben, lassen es möglich erscheinen, daß sich die Höhle durch den ganzen Stiel erstreckt, so daß sie mit der Höhle des Mutter-somiten kommuniziert. In einem Falle konnte ich eine solche Kommunikation auf einem Totalpräparat mit voller Sicherheit feststellen. Fig. E stellt uns diese Gonade dar. Von der Hinterfläche des Keimballens sehen wir in denselben sich einen schmalen Spalt fortsetzen, um welchen die Kerne sehr regelmäßig angeordnet sind. Es handelt sich also um eine wirkliche Einfaltung der Keimzellenleiste. Die Keimhöhle ist demnach als ein Derivat der Muttersomitenhöhle aufzufassen.

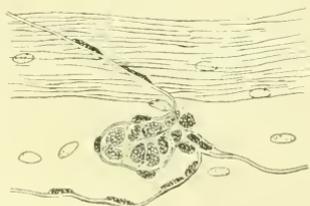


Fig. E.

Es scheint jedoch, daß in andern Fällen die Anlage der Keimdrüse vollkommen solid ist; doch dürfte die besprochene Art der Einstülpung wohl als die primitivere aufzufassen sein.

Diese Tatsache läßt vielleicht die Deutung zu, daß die Gonaden ursprünglich einfache Blindsäcke der Somiten waren, so daß die reifen Keimprodukte zunächst in die Muttersomitenhöhle entleert wurden, um von dort erst nach außen zu gelangen.

II. Entwicklung der Hoden bis zum Eintreten der Reife.

Bis zu dem Auftreten einer Höhle in dem Keimballen, resp. bis zu ihrer weitem Entfaltung, sind die Gonaden noch völlig indifferent. Auch die Art des Auftretens der Genitalhöhle ist bei beiden Geschlechtern genau die gleiche. Die weitere Ausbildung dieser Höhle schlägt jedoch je nach dem Geschlecht eine verschiedene Richtung ein, die es uns ermöglicht, schon auf diesen frühen Stadien die Geschlechter auseinander zu halten. Während uns für die ersten Entwicklungsstadien der Gonaden die Körperlänge einen ziemlich sichern Anhaltspunkt gewährt, ist dies nach dem Auftreten der Genitalhöhle nicht mehr der Fall. Die Differenzierung der Genitalhöhle selbst vollzieht sich bei Tieren von 7—12 mm Länge. Im allgemeinen scheint sich bei weiblichen Gonaden die Höhle etwas früher zu entfalten als bei Männchen; während ich in einem Falle schon bei einem Tier von 7 mm Länge eine Genitalhöhle mit ausgesprochen weiblichem Charakter angelegt fand, konnte bei Männchen erst auf einem Stadium von ca. 10 mm Körperlänge ein Keimspalt konstatiert werden.

Charakteristisch für männliche Gonaden dieses Stadiums ist der fast vollkommene Mangel an indifferenten Zellen; die meisten Elemente sind zu großkernigen Urkeimzellen umgebildet. Wie uns Fig. 7, die eine Gonade dieses Stadiums darstellt, zeigt, tritt im Innern des Keimballens ein Spalt auf; er ist anfangs kaum länger als der Durchmesser einer Keimzelle, bei dem weitem Wachstum nimmt er infolge des Auseinanderweichens der Zellen an Umfang zu (Fig. 8). Er wird ringsum von Keimzellen begrenzt, eine Verdünnung der Wand an irgend einer Stelle ist nicht vorhanden. Vergleichen wir Fig. 7 mit Fig. 6, so sehen wir, daß die Urkeimzellen die indifferenten Keimballenelemente an Größe übertreffen. Die Form der Urkeimzellen, welche durch die Bildung der Höhle eine einschichtige Anordnung angenommen haben (Fig. 8, 9), ist eine kubische. Wo es sich um eine solide Anlage des Keimballens handelte, scheinen die Zellen miteinander sehr innig verbunden gewesen zu sein, denn nach ihrem Auseinanderweichen bleiben noch einige plasmatische Brücken bestehen, welche den Spaltraum durchsetzen (Fig. 8). Die Zellgrenzen sind sehr deutlich zu erkennen, sie färben sich mit Rubin intensiv rot. Die Kerne der Urkeimzellen sind sehr hell und zeichnen sich durch ein deutliches Chromatinnetz

aus. Gewöhnlich befindet sich im Centrum ein größerer Nucleolus. Außer den großkernigen Zellen sind auch einige wenige Zellen mit kleinern spindeligen Kernen zu unterscheiden. Auf spätern Stadien (Fig. 9, 10) treten sie jedoch ganz zurück. Solange der Stiel erhalten bleibt, besteht er auch aus Zellen mit ähnlichen spindeligen Kernen. In Fig. 7 ist er sehr gedrunken und kurz; an seinem obern Rande läßt er einen feinen Spalt erkennen, der vielleicht auf eine Einfaltung, wie ich sie oben auseinandergesetzt, schließen läßt. In Fig. 8 und 9 ist der Stiel nur durch wenige Kerne vertreten, eine Kontinuität mit dem Muttersomitenepithel ist nicht mehr nachzuweisen. In Fig. 10 ist noch eine größere Zahl von Kernen oberhalb der Gonade zu sehen, es dürfte sich um die letzten Reste der Stielzellen handeln, die in dem Epithel des ($n-1$) Somiten aufzugehen scheinen.

Der Nabel, das ist also die Stelle, wo das Keimepithel an den Blutraum und an die mediale Stützlamelle grenzt, vergrößert sich anfangs sehr wenig; auf einem Querschnitt wird er durch die Basis zweier kleiner oder einer größern Zelle dargestellt. In Fig. 7 ist das Gefäß ausnahmsweise sehr weit, was nicht ganz typisch ist; es scheint sich um eine lokale Erweiterung zu handeln, denn weiter hinten hatte das Gefäß wieder die normale Weite, wie etwa in Fig. 6. Das Bild zeigt aber deutlich, daß das Keimepithel in einem gewissen Bereich (Nabel) direkt an die Gefäßhöhle angrenzt. In Fig. 8 ist dies nicht so klar zu sehen, weil die Füllung des Gefäßes, was leider gar zu oft der Fall, sehr schwach gewesen sein dürfte, wir sehen jedoch, daß zwei Keimzellen unmittelbar an die mediale Stützlamelle angrenzen. Die Gonade Fig. 9, die sich dorsoventral sehr gestreckt hat, zeigt im wesentlichen dieselben Verhältnisse; das Gefäß reicht bis zum untern Nabelrande, oben setzt es sich in unserm Schnitt in eine Quervene fort, es sind dies ableitende Gefäße, welche das Genitalgefäß mit den Darmvenen verbinden (vgl. Lit. 71). Einen großen Fortschritt in bezug auf Gefäßversorgung zeigt uns Fig. 10. Das Keimepithel, mit dem bisher das Blut nur am Nabel in Berührung getreten war, hat nun ein eignes Blutgefäßnetz erhalten, welches die ganze Gonade umspannt. Ein eigentlicher Gegensatz besteht zwischen den Stadien der Fig. 9 und 10 allerdings nicht. Auch auf dem Stadium der Fig. 9 gibt es offenbar kleinere Gewebsspalten, durch welche das Blut durchsickert, es ist auch möglich, daß im Leben größere Bluträume vorhanden waren, die aber verstrichen sind. Sobald nun das Wachs-

tum der Gonade außer in der Längsrichtung auch in die Breite zuzunehmen beginnt und somit ihr Volumen bedeutend vergrößert wird, wird auch die Blutversorgung eine ergiebigerere; die feinen Gefäßspalten erweitern sich zu größern Bluträumen, so daß das ganze Keimepithel von einem fast kontinuierlichen Blutmantel umgeben wird. Entsprechend der reichern Blutversorgung der Gonade nimmt auch der Nabel an Größe zu. Ein Schnitt durch die hintere Region derselben Gonade (Fig. 10 *b*) zeigt uns, daß der Nabel, der ursprünglich die hinterste Partie der Gonade einnahm, mehr gegen die Mitte gerückt ist.

Der Überzug der Gonade, der durch das ($n-1$) Somitenepithel dargestellt wird, verdünnt sich mit dem Wachstum der Keimdrüse allmählich. Er enthält wenige platte Kerne, die sich sehr intensiv färben. Während dieses „viscerale“ Blatt, wie wir es auch nennen können, anfangs den Keimzellen innig aufliegt, hebt es sich später (Fig. 10) von denselben ab, indem zwischen die beiden Epithelien Blut eindringt. An der medialen Fläche der Gonade unterhalb des Nabels zeigt dieses Überzugsepithel eine Differenzierung, die besonders auf ältern Stadien scharf hervortritt. Wie wir in Fig. 8 sehen können, liegt an der erwähnten Stelle das „viscerale“ Blatt dem „parietalen“ Blatt, in welches es sich an der untern Nabelgrenze umschlägt, so innig an, daß diese Epithelfalte als eine solide Bildung imponiert. Die Kerne dieses Epithelkeiles sind größer und heller als die übrigen Somitenepithelkerne, auch zeigen sie ein deutliches Chromatingerüst. Diese Differenzierung des Somitenepithels wird mit der weitem Entwicklung immer deutlicher, auch vermehren sich die Kerne des Epithelkeiles sehr rasch. Wie uns Fig. 10 *b* zeigt, hat das Somitenepithel auch seitlich vom Nabel den Charakter der Zellen des Epithelkeiles angenommen. Das Plasma dieser Zellen ist sehr gelockert. Die Bindesubstanzlamelle, welche diese Zellen vom Keimepithel trennt, macht vielfach den Eindruck, als ob sie zwischen die Keimzellen einwuchern würde, an der Basis der Zellgrenzen der letztern sind nämlich bindesubstanzartige Differenzierungen zu erkennen.

Vergleichen wir Fig. 9 mit Fig. 10 *a* und *b*, so können wir noch einen großen Unterschied feststellen. In Fig. 9 befindet sich die Gonade in einer Höhle, welche in ihrem obern Teil auch den Muskel beherbergt, es ist dies eben die ($n-1$) Somitenhöhle, in Fig. 10 hingegen trennt eine breite bindegewebige Wand die Höhle, in der die Gonade liegt, von der Muskelhöhle — der Teil der ($n-1$) Somiten-

höhle, in dem sich die Gonade eingestülpt hatte, hat sich von der übrigen Höhe abgekammert und stellt nun einen eignen Cöloabschnitt, die sog. Genitalkammer, dar. Den Prozeß der Genitalkammerbildung hat BOVERI (8) eingehend untersucht; es bildet sich nämlich oberhalb der Gonade in der medialen Gonotomwand eine schräg von hinten oben nach vorn unten verlaufende Falte, welche gegen die laterale Myotomwand vorwächst und sich mit derselben verbindet.

Betrachten wir die Lage der Hoden zu den übrigen Organen, so sehen wir, daß sie infolge der vertikalen Ausdehnung der Myotome ventralwärts rücken. Ursprünglich über dem Bauchmuskel gelegen (Fig. 6), sind sie allmählich in die Höhe des Bauchmuskelsprunges gelangt, die einwachsende Genitalkammerscheidewand trifft daher die laterale Myotomwand knapp über dem Bauchmuskelsprung.

Was die äußere Form der Hoden dieses Stadiums anbetrifft, so unterscheiden sie sich sehr wenig von den primitivern Stadien, sie treten als kuglige Gebilde hervor, welche die untere Partie der Somiten einnehmen. Im Laufe der Entwicklung haben sie sich von ihrer Bildungsstätte bedeutend entfernt. Stiele sind ab und zu noch als dünne Stränge sichtbar, meist sind sie jedoch bereits vollkommen verschwunden, wovon wir uns schon an Schnittpräparaten überzeugt haben. Das Gefäß, welches bei frühern Stadien infolge der Durchsichtigkeit der Stützlamelle in Totalpräparaten nicht nachzuweisen war, tritt jetzt schon deutlich als ein längsverlaufendes Band hervor. An der Bildung der Genitalkammer scheint sich auch der zu den betreffenden Somiten gehörige Visceralherv zu beteiligen. Diese Nerven, welche bekanntlich zum Darm treten, müssen nämlich infolge der Bildung des Peribranchialraums einen großen Umweg machen, um zu ihrem Endorgan zu gelangen. Sie verlaufen an der Außenseite der Somiten nach unten und biegen an dem untern Rande desselben um, um an dem Skleralblatt nach oben zu ziehen. An dieser Umbiegungsstelle, also an dem untern Rande des Somiten kommt es zu einer Einschnürung des letztern, indem offenbar der Nerv dem Somiten bei seinem Wachstum nicht rasch genug folgen kann. Diese Einschnürung bringt es mit sich, daß die eingestülpte Gonade meist in eine Tasche zu liegen kommt, die jedoch nach oben gegen die Somitenhöhle zu noch offen ist. Durch die oben beschriebene Faltenbildung wird sie dann von der letztern vollkommen abgeschnürt. Später dehnt sich die Genitalkammer selbständig weiter

aus; der Nerv senkt sich ganz in dieselbe ein, so daß er meist frei durch ihre Höhle verläuft. Einzelne Nerven kommen auch in das Myoseptum zu liegen, wie es z. B. in Fig. 9 der Fall ist.

Wir haben gesehen, daß sich auf einem Stadium von ca. 14 mm Körperlänge im Bereiche der Keimdrüse zwei wichtige Veränderungen vollziehen, einerseits die Bildung der Genitalkammer, andererseits die Differenzierung des Blutmantels der Gonade.

Bald kommt noch eine dritte Bildung hinzu. An dem oben erwähnten Epithelkeil spielen sich nämlich bemerkenswerte Vorgänge ab. Schon auf sehr primitiven Stadien haben die Zellen des Epithelkeils die Neigung Bindesubstanz zu bilden, denn offenbar müssen sie als Bildner der Stützlamelle aufgefaßt werden, welche sie von dem Keimepithel trennt, da die Basis der Keimzellen an andern Stellen nur eine ganz dünne Tunica propria aufweist, mithin also die Stützlamelle nicht von diesen erzeugt wird. Fig. 11—13, welche von verschiedenen Gonaden eines Tieres von 18 mm Länge stammen, sollen uns die Vorgänge, die sich am Epithelkeil vollziehen, erläutern. Fig. 11 zeigt uns, daß die Zellen des Epithelkeils, die sich stark vermehrt haben, auch innerhalb des letztern selbst Bindesubstanz abzusondern beginnen. Der obere Abschnitt des Epithelkeils stellt bereits ein Gewirre von Fasern dar. Die epitheliale Anordnung der Zellen ist schon völlig verwischt; ein Zellkörper ist nicht deutlich zu erkennen, er wird durch Fibrillen, welche um die Kerne gelagert sind, vertreten. Diese Tatsache spricht dafür, daß die faserige Bindesubstanz aus dem Plasma selbst und nicht etwa aus irgend einer extracytären Grundsubstanz ihren Ursprung nimmt. Es handelt sich hier um echte collagene Bindesubstanz, die sich mit Rubin lebhaft rot färbt; von der collagenen Bindesubstanz der Cranioten weicht sie allerdings in ihrer Struktur ab, indem sie viel zarter und feiner ist und eine filzige Beschaffenheit aufweist. Doch lassen sich einige Faserzüge unterscheiden; an den Grenzflächen des Epithelkeils verlaufen die Fasern longitudinal, im Innern zeigen sie größtenteils eine quere Anordnung. Im mittlern Bereich des Epithelkeils beginnt, wie uns Fig. 12, welche den untern Abschnitt eines Querschnitts einer linken Gonade darstellt, zeigt, die Bindesubstanz zwischen die Keimepithelzellen zu wuchern. Die Durchwachsung schreitet immer weiter fort, bis es schließlich (Fig. 13) zur Bildung eines bindegewebigen Polsters kommt, welches die Anlage eines spätern Organs der Gonade darstellt, das als Narbe bezeichnet wird. Dieser Durchwachsungsprozeß kann verschieden gedeutet

werden. Man kann entweder annehmen, daß es sich nicht um eine eigentliche Durchwachsung des Keimepithels handelt, sondern, daß die Keimzellen von dem Bindegewebe verdrängt werden und ihm seitlich ausweichen. Doch lassen die Beobachtungen noch eine andere Annahme zu, nämlich, daß die Keimepithelzellen des betreffenden Bezirks von dem Bindegewebe ganz umschlossen werden und sich selbst in Bindegewebszellen umwandeln. So wenig wahrscheinlich diese letztere Annahme an sich auch sein mag, so scheinen mir Bilder wie Fig. 12 und 13 doch sehr dafür zu sprechen. In Fig. 12 können wir z. B. gar nicht angeben, wo das Bindegewebe aufhört und wo das Keimepithel anfängt, und dasselbe ist auch in Fig. 13 der Fall. Die beiden länglichen Kerne im obern Teil der Narbe in der letztern Figur dürften wohl dem Keimepithel zuzurechnen sein, denn sie lassen noch eine epitheliale Anordnung erkennen, sie haben sich jedoch von dem übrigen Keimepithel getrennt, so daß es sehr wahrscheinlich ist, daß sie in der Narbe aufgehen werden. Für die Annahme einer Beteiligung des Keimepithels an der Narbenbildung sprechen auch die Befunde bei ältern Tieren; denn wie wir sehen werden, geht in reifen Gonaden das Keimepithel ganz kontinuierlich in die Narbe über, so daß ich anfangs annahm, die Narbe entstände allein aus dem Keimepithel. Wie uns Fig. 13 zeigt, ist die Bindesubstanzbildung besonders reichlich in der Narbe, während der übrige Teil des Epithelkeils in dieser Beziehung keine weiteren Fortschritte macht. Die Narbe grenzt sich später von dieser Partie des Epithelkeils durch Bildung einer dicken Lamelle ab, man könnte direkt von einer Abkapselung sprechen. Die Keimhöhle ist in unserer Figur scheinbar wenig entwickelt, was seinen Grund darin hat, daß es sich um einen Schnitt handelt, der nicht durch den Nabel gelegt ist; in der Nabelebene haben nämlich die Gonaden ihren größten Umfang. Die erwähnte „Abkapselung“ ist in Fig. 14 und 15, welche uns Narben eines Helgoländer Exemplars von 25 mm Länge darstellen, bereits ganz vollzogen. Das Tier ist leider mit PERÉNY'scher Flüssigkeit getötet worden, weshalb die feinem Strukturen infolge von Blähungen gelitten haben, immerhin sind aber die Verhältnisse der Stützlamelle, dank der Widerstandsfähigkeit der Bindesubstanz, zu erkennen. Man beachte, daß die Vergrößerung um $\frac{1}{3}$ schwächer ist als in den vorhergehenden Figuren, weshalb die Narben scheinbar kleiner sind als in Fig. 13. In Fig. 14 können wir an der Narbe eine centrale Zone von einem peripheren Bereich unterscheiden. Die Zellen der

peripheren Zone gruppieren sich derart um die centralen Zellen, daß sie in einem Kreise um dieselben gelagert sind, wovon man sich durch das Studium von Serienschnitten überzeugen kann. Flächenpräparate eignen sich dagegen zu diesem Zwecke sehr wenig, weil infolge der starken Färbbarkeit des Keimepithels Narbenzellen nicht deutlich genug hervortreten. Die peripheren Zellen scheinen mehr Bindesubstanz zu bilden als die centralen, denn bei ältern Narben wird die centrale Zone von der peripheren wallartig überragt. In Querschnitten ist daher im Centrum der der Keimhöhle zugekehrten Seite der Narbe eine Einsenkung zu bemerken (Fig. 15). Auf die weitere Ausbildung der Narbe komme ich in einem spätern Kapitel zu sprechen.

Die fernere Entwicklung der Hoden besteht in einem Wachstum nach allen Richtungen, so daß die Formverhältnisse, wie ich sie oben geschildert, im allgemeinen gewahrt bleiben. Nach oben nimmt das Wachstum allerdings etwas rascher zu als in den andern Richtungen, so daß das Gefäß bald von der Gonade überragt wird. Der Nabel bekommt auf diese Art auch in bezug auf die vertikale Ausdehnung der Gonade eine centrale Stellung. Der Blutmantel ist durch eine Flächenausdehnung der Lacunen fast kontinuierlich geworden, gesonderte Blutbahnen lassen sich daher an der Oberfläche der Gonade nicht unterscheiden (Fig. 16). Das Keimepithel läßt zweierlei Zellen erkennen: größere, kubische mit großen, hellen Kernen, und kleinere, schmale, mit kleinen sich dunkel färbenden Kernen. Letztere alternieren meist mit den erstern und zwar sind sie zwischen die erstern eingekeilt, ihre Kerne liegen gegen die Keimhöhle zu.

Der Narbe gegenüber, also in der lateralen Wand des Gonadensäckchens tritt eine Epithelverdickung auf. Die Zellen sind hier fast alle von dem kleinen Typus, wenigstens ihre Kerne erinnern sehr an die Zellen dieser Gattung. Das Plasma der Zellen der verdickten Epithelpartie zeigt im Innern helle, gelbe Körnchen, welche Excrete darstellen, ich nenne daher diese Epithelwucherung Excretleiste (vgl. Kapitel V).

Eine typische Gonade dieses Stadiums ist in Fig. 16 (a und b) dargestellt; a ist ein Schnitt durch die Mitte des Nabels, b durch die Mitte der Narbe, er liegt hinter a, denn die Narbe hat meist eine excentrische Lage am hintern Rande der Keimdrüse. In a sehen wir die weite Einmündungsstelle der Gonadenlacune in das Gefäß; unterhalb des letztern liegt das Keimepithel direkt dem Skleral-

blatt auf, die Narbe ist nämlich hier in ihrer äußersten Peripherie getroffen. Oberhalb der Narbe und medial von dem absteigenden Ast des Gefäßes ist ein länglicher Raum (*r*), der von Epithel ausgekleidet ist; es handelt sich hier um eine Falte, oder besser gesagt, um einen Recessus des Kammerepithels, welcher auf das bei der Narbenbildung oberhalb der Verwachsungsstelle des Kammer- und des Keimepithels übrig gebliebene Epithel zurückzuführen ist; der Recessus communiciert nach vorn zu mit dem Kammerraum. In *b* sehen wir die Narbe getroffen, die sich bereits scharf abgegrenzt hat von dem Kammerepithel; die kleinen Zellen des Keimepithels gehen in das Narbengewebe kontinuierlich über. Die Form dieses Hodens ist eine ganz typische, man könnte sie wegen ihrer Regelmäßigkeit direkt eine schematische nennen. Auf diese Grundform lassen sich alle spätern bei dem Eintreten der Reife stattfindenden Differenzierungen zurückführen, die definitiven Formverhältnisse sind also auf unserm Stadium erreicht; es handelt sich ja um ein ziemlich großes Tier von 32 mm Körperlänge.

Der unmittelbar vor der Reife stehende Hode läßt nach dem Gesagten folgende Teile unterscheiden: das Keimepithel bildet ein längliches Säckchen, welches an zwei Stellen mit der Stützlamelle des Skleralblattes verbunden ist: an der einen Stelle tritt das Blut zu dem Keimepithel, es ist dies der Nabel; an der andern Stelle, welche unterhalb des Nabels und nach hinten von ihm liegt, befindet sich ein bindegewebiges Polster, die Narbe. Der letztern gegenüber liegt eine Verdickung des Keimepithels, die Excretleiste. An seiner Außenseite wird das Keimepithel von dem Blut, welches an dem Nabel eingetreten ist, umspült; die äußere Begrenzung dieses Blutmantels ist das den Hoden überziehende, also gleichsam „viscerale“ Blatt des Genitalkammerepithels. Oberhalb des Nabels einerseits und unterhalb der Narbe andererseits schlägt sich dieses „viscerale“ Blatt in das „parietale“ um, welches die Genitalkammer auskleidet. Zwischen der Narbe und dem Nabel finden sich oft recessusartige Einfaltungen des Kammerepithels. Die Genitalkammer grenzt medial an das Peribranchialraumepithel, lateral unten an den Bauchmuskel, lateral oben an die Muskelkammer, aus welcher sie durch Abschnürung hervorgegangen; nach vorn und hinten ist die Begrenzung, da die Genitalkammern spitz auslaufen, dieselbe wie an den Seiten oder es stoßen (auf spätern Stadien) die Kammern aneinander.

III. Entwicklung der Ovarien bis zum Eintreten der Reife.

Das Stadium der ersten Anlage der Keimhöhle ist noch beiden Geschlechtern gemeinsam. Doch sind ab und zu auch hier schon geschlechtliche Unterschiede angedeutet, indem nämlich in den Anlagen der Ovarien die Zahl der indifferenten Zellen im Vergleich zu der Zahl der Keimzellen viel größer ist als beim Männchen. Dies hängt mit der spätern Differenzierung der Ovarien zusammen. Die Keimhöhle wird anfangs auch von plasmatischen Fortsätzen der Zellen durchsetzt, doch bald tritt sie ganz deutlich hervor, die Zellen grenzen sich gegen dieselbe durch einen scharfen Kontur ab. Die laterale Wandung der Keimhöhle zeigt außerdem sehr bald eine verdünnte Stelle, die allmählich an Umfang zunimmt. Diese Bildung wird uns durch die Anordnung des Keimepithels verständlich. Wie gesagt, ist oft schon bei den frühesten Stadien eine Anzahl kleinerer Zellen vorhanden, sie haben kleine, sich dunkel färbende Kerne, während die Kerne der eigentlichen Keimzellen sehr groß und hell sind. Die kleinen Kerne haben einen wenig deutlichen Plasmahof, Zellgrenzen sind fast gar nicht zu unterscheiden, die Keimzellen hingegen zeichnen sich durch viel Plasma und deutliche Zellgrenzen aus. Die Unterschiede zwischen den beiden Zellarten werden im Laufe der Entwicklung noch ausgeprägter, während sie sich bei Männchen fast vollkommen ausgleichen, um erst später wieder aufzutreten. Die kleinen Zellen, welche ursprünglich zwischen den Keimzellen gelegen waren, rücken mehr und mehr nach innen, gruppieren sich um die sich erweiternde Keimhöhle und scheinen sich bald untereinander zu verbinden, um einen kontinuierlichen innern Überzug des Keimepithels darzustellen. Es ist sehr wahrscheinlich, daß der scharfe Kontur, durch welchen die Keimzellen von der Keimhöhle abgegrenzt werden, in dem Auftreten dieses Überzugs seinen Grund hat, indem an der Berührungsfläche beider Epithelien eine Stützlamelle zur Abscheidung kommt. Bei der weitem Vergrößerung der Gonade bleibt das Keimepithel der lateralen Wand der Keimhöhle im Wachstum zurück, während sich das Epithel der medialen Wand streckt und verlängert. Die Keimzellen der lateralen Wand weichen daher an einer Stelle auseinander; das sie auf ihrer Innenfläche auskleidende Epithel folgt jedoch der Streckung, so daß die gesamte Wandung der Keimhöhle in ihrer Kontinuität nicht unterbrochen wird, sondern nur eine

starke Verdünnung erfährt. Das den Keimballen überziehende ($n-1$) Somitenepithel folgt ebenso wie beim Männchen allen Wachstumsverschiebungen und Vergrößerungen des Keimlagers, die verdünnte Stelle der Wandung besteht daher aus zwei Epithellamellen. Die äußere Form der Gonaden dieses Stadiums zeigt nichts Bemerkenswertes, so daß auf Totalpräparaten eine Unterscheidung der Geschlechter noch nicht möglich ist, während uns Querschnitte diese Verhältnisse sehr klar beleuchten. Fig. 17 zeigt uns einen mittlern Schnitt der Gonadenanlage eines Tieres von 7 mm Länge. Wir sehen hier noch alle Charaktere des indifferenten Stadiums, doch scheint mir der Reichtum an kleinen Zellen, von denen bereits eine an der innern Peripherie des Keimepithels gelegen ist, sehr dafür zu sprechen, daß es sich um ein Weibchen handelt. Da dies die am weitesten entwickelte Gonade des betreffenden Tieres war, konnte ich die Richtigkeit meiner Auffassung durch den Vergleich mit andern Gonaden nicht kontrollieren. Ein etwas entwickelteres, schon mit allen weiblichen Charakteren ausgestattetes Keimsäckchen sehen wir in Fig. 18. Die Keimhöhle wird durch einen scharfen Kontur begrenzt, 3 kleine Zellen sind bereits nach innen vorgezogen, und es dürfte sich wohl, wenigstens in der obern Partie der Keimhöhle, um einen kontinuierlichen epithelialen Überzug handeln, da auch auf andern Schnitten an der innern Peripherie mehrere Kerne wahrgenommen werden konnten. Auch die Wandverdünnung ist schon angebahnt: Die Keimhöhle läßt sich als ein schmaler Spalt bis an die äußerste laterale Grenze verfolgen. Der Nabel ist sehr deutlich ausgeprägt. Medial vom Stiele, wo bereits die Keimhöhle sichtbar ist, springt das Gefäß durch eine feine Spitze gegen das Keimepithel vor; von dieser Einsenkung des Gefäßes zieht nach unten eine helle Zone, die medial von länglichen Kernen, lateral von der genannten Stützlamelle begrenzt wird; es ist möglich, daß diese helle Zone eine Gefäßspalte darstellt, daß also bereits auf diesem Stadium differenzierte Blutbahnen in der Gonade vorhanden sind, denn die Lage der hellen Zone entspricht genau der Lage der spätern Gefäßzweige des Ovars. Der Teil der medialen Fläche der Gonade, welcher vom Myotomepithel überzogen ist, liegt auf diesem Stadium gewöhnlich sehr innig der medialen Myotomwand an, es kommt jedoch zu keiner Verschmelzung des „parietalen“ und „visceralen“ Blattes, wie bei dem Epithelkeil des Hodens. 2 aufeinanderfolgende Schnitte durch eine etwas weiter fortgeschrittene Gonade desselben Tieres sind in den Fig. 19a und b dargestellt.

In Fig. 19a ist die laterale Wandverdünnung noch gering; die Keimböhle ist jedoch schon sehr erweitert, ihre scharfe Begrenzung deutet darauf hin, daß es sich wohl schon um ein inneres Epithel handeln dürfte; die regelmäßige Anordnung der kleinen Kerne (*f*) in dem nächstfolgenden Schnitt (*b*) scheint mir wenigstens sehr für das Vorhandensein eines derartigen Epithels zu sprechen. Der Vorgang der Wandverdünnung kann durch Vergleichung dieser beiden Schnitte mit Fig. 18 in allen seinen Phasen verfolgt werden. In Fig. 20 sehen wir die am weitesten entwickelte Gonade desselben Tieres. Die Wandverdünnung erstreckt sich hier fast über die ganze laterale Fläche der Gonade, und zwar scheint die verdünnte Stelle selbst rascher zu wachsen als das Keimepithel, da sie schon eine Neigung zeigt, sich in Falten zu legen. Das innere Epithel ist deutlich differenziert und hebt sich scharf von dem großzelligen Keimepithel ab. NEIDERT u. LEIBER (41) beschreiben die Anlage der Gonade eines 11 mm langen Amphioxus als ein einfaches Epithelbläschen; einen Stiel konnten sie nicht wahrnehmen. Das Gefäß lassen sie von der Gonade getrennt sein, es handelte sich offenbar um eine Schrumpfung des Gefäßes, so daß es den Anschein erweckte, als ob es von der Keimdrüse getrennt wäre. Eine ganz merkwürdige Ansicht hat LEGROS (32) inbezug auf die Unterscheidung der Geschlechter geäußert; er bemerkt richtig, daß man auf diesen Stadien bereits die Geschlechter auseinanderhalten kann, meint aber, daß bei den Anlagen der Hoden die Keimböhle lateral liegt, bei den Weibchen aber medial. Wie wir sehen, ist gerade das Umgekehrte der Fall. Diese Angabe LEGROS' dürfte wohl so zu erklären sein, daß die Ovarienanlagen, die er vor den Augen hatte, schon viel weiter fortgeschritten waren als die Hoden und daß er die weiter unten zu schildernde sekundäre Keimböhle und die primäre, wirkliche Keimböhle nicht auseinander gehalten hat.

Wir sahen, daß die Ovarienanlagen auf dem besprochenen Stadium auch mit ihrer untern Partie der medialen Wand des Somiten anliegen; es erfolgt nun eine Abhebung dieser Partie von der medialen Somitenwand, die Falte des Somitenepithels, die sich zwischen das Skleralblatt und das Keimepithel einsenkt, wird also wieder weiter. Man kann hier übrigens schon von Kammerepithel sprechen, denn auf diesem Stadium vollzieht sich der Verschluß der Genitalkammern, der genau in derselben Weise verläuft wie bei Männchen. Fig. 23 zeigt uns die Vereinigung der Kammerfalte mit der lateralen Somitenwand, der Faltenrand ist nämlich etwas von

der Fläche getroffen, so daß er deutlich von der übrigen Partie zu unterscheiden ist.

Die mediale Lamelle der Kammerepithelfalte, welche sich zwischen die Gonade und das Skleralblatt einschiebt, ist sehr zellenreich. Es mag sein, daß die Anlagerung der Gonade an die mediale Kammerwand auf das eingefaltete Kammerepithel einen Reiz ausgeübt hat, so daß es zu einer Zellenvermehrung angeregt wurde. Dasselbe können wir auch im Epithelkeil der Hoden wahrnehmen. Überhaupt sind die Cölomepithelien von Amphioxus an allen Stellen, wo sie Falten bilden, sehr zellenreich. Die erste Phase der Abhebung von der medialen Wand sehen wir in Fig. 21. Die Keimdrüse hat sich gestreckt; die Keimhöhle hat sich bedeutend verlängert und ebenso die verdünnte Stelle der Wandung, deren Aufbau aus zwei Epithellamellen hier klar zutage tritt. Das Gefäß war leider sehr schwach gefüllt, so daß sein Querschnitt sehr schmal ist. In Fig. 22 ist die Abhebung der Keimdrüse noch weiter fortgeschritten; wie auf den primitiven Stadien hängt sie frei in die Kammerhöhle und läßt den Nabel, der sie an der medialen Stützlammelle befestigt, deutlich hervortreten. Das Gefäß war leider bei allen Tieren dieses Stadiums mehr oder weniger geschrumpft; es scheint mir sehr wahrscheinlich zu sein, daß sich bereits weitere Gefäßspalten innerhalb der Gonade vorfanden. Der dunkle Streifen (*Gl?*), den wir von dem untern Rande des Gefäßes schräg nach der lateralen Seite ziehen sehen, dürfte wohl einem geschrumpften Gefäßast entsprechen. Der Keimepithelteil der Gonade zeigt eine schwache Concavität auf seiner medialen Fläche; unten ist er der ventralen Kammerwand sehr genähert, doch war ein Zwischenraum zwischen beiden deutlich zu erkennen, so daß irgend eine Verwachsung des Keimsäckchens mit der Kammerwand als vollkommen ausgeschlossen gelten kann. Die verdünnte Fläche der lateralen Keimhöhlenwand übertrifft den Keimepithelteil an Länge und setzt sich scharf von demselben ab. Die Zellen der medialen Kammerwandung unterhalb des Nabels zeichnen sich durch reichliches Plasma und eine bedeutendere Größe der Kerne vor den übrigen Kammerepithelzellen aus. Von dem Stiel ist auf diesem Stadium keine Spur mehr vorhanden, die Keimzellen sind also von ihrem Mutterboden vollkommen isoliert. Auf Totalpräparaten ist noch ab und zu eine Andeutung des Stieles zu erkennen, es handelt sich aber nur um eine einfache Falte des Kammerepithels, die keine Keimelemente mehr enthält.

Die Abhebung der Gonade von der medialen Kammerwand bildet

den Anfang eines Vorganges, dessen Homologon wir bei den Männchen ganz vermissen. Es erfolgt nämlich eine Einstülpung der Gonade von der medialen Seite her; es handelt sich hierbei hauptsächlich um den Keimepithelteil des Ovars, die verdünnte laterale Lamelle folgt dem ganzen Prozeß nur passiv. Am besten läßt sich diese Einstülpung des Keimepithels mit der Gastrulation vergleichen, ebenso wie bei der Bildung der Gastrula wird auch hier eine Blase eingestülpt, so daß ein Gebilde von der Form eines doppelwandigen Bechers entsteht. Auf dem Querschnitt erscheint die becherförmige Gonade hufeisenförmig; NEIDERT u. LEIBER bezeichnen dieses Stadium als *Cupula-Stadium*, indem sie die Gonade mit der *Cupula* der Eichel vergleichen. Über die einzelnen Phasen der *Cupula*-Bildung geben uns Querschnitte Aufschluß. Als erste Phase kann die Gonade Fig. 22 gelten, denn es handelt sich hierbei, wie schon oben bemerkt, um eine schwache, medialwärts gerichtete Konkavität des Keimsäckchens. Ein weiteres Stadium stellt Fig. 23 dar. Der Keimepithelteil der Gonade hat bereits eine halbmondförmige Gestalt. Der verdünnte Teil der lateralen Wandung hat an Umfang so zugenommen, daß er die Gonade ganz umhüllt, wir können ihn daher als *Gonadenhülle* bezeichnen. Das die Gonade überziehende „viscerale“ Kammerepithel ist in allen seinen Abschnitten, besonders aber an der Einstülpungsstelle, deutlich ausgeprägt. Die Entfernung des untern Randes der *Cupula* von dem Skleralblatt entspricht nicht ganz dem typischen Verhalten, indem meist die untere Spitze der Gonade sich bei der Einstülpung der medialen Kammerwandung wieder nähert, oft sogar bis zur Berührung. Ich habe absichtlich diesen Schnitt gewählt, da er uns vollkommen einwandfrei zeigt, daß es sich in den Fällen, wo die Gonadenspitze der medialen Wand genähert ist, nur um eine Anlagerung und nicht um eine Verwachsung handelt. In Fig. 25 sehen wir eine typische *Cupula*, welche uns die Charaktere, die bei der Gonade Fig. 23 angebahnt sind, in fast vollendeter Ausbildung zeigt. Während in Fig. 23 das Gefäß sehr schwach gefüllt ist und daher seine Verzweigungen in der Gonade nicht klar zu unterscheiden sind, dringen bei unserer *Cupula* die Blutbahnen tief in das Keimepithel ein, und zwar entspricht ihr Eintritt in die Gonade genau der Lage des erwähnten dunklen Streifens in Fig. 22, den wir auch in Fig. 23 wiederfinden. Wir wollen etwas genauer den Verlauf der *Lacune* verfolgen. Vom Nabel, welcher seiner ganzen Ausdehnung nach von dem Gefäß eingenommen wird, begibt sich die *Lacune* zwischen zwei Zellschichten,

einem Haufen von noch nicht deutlich differenzierten Zellen und den Keimzellen, an die Peripherie der Cupula. Hier grenzt sie einerseits an das Keimepithel, andererseits an das flache Epithel der Keimhöhle. Das Keimepithel nimmt also in keiner Weise mehr teil an der Begrenzung der Keimhöhle. Die Lacune läßt sich bis zum ventralen Rande der Cupula verfolgen, hier dürfte sie wohl ihr unteres Ende finden. Zwischen den beiden Lamellen der Gonadenhülle kommt es zu keiner deutlichen Lacunenbildung, obschon ich vielfach einen Anlauf dazu feststellen konnte. Auch auf unserm Bilde sehen wir am Nabel das Gefäß sich noch in einen obern, allerdings sehr kurzen Zipfel ausziehen, welcher gegen den obern Ansatz der Gonadenhülle gerichtet ist.

Durch die Bildung der Cupula ist eine zweite Höhle zustande gekommen. Sie ist allerdings nicht geschlossen, denn sie kommuniziert mit der Kammerhöhle, da sie ja ein Derivat der letztern ist, doch ist die Communicationsspalte infolge der Anlagerung des Cupularandes an das Skleralblatt so eng, daß sie oft schwer nachzuweisen ist. Infolgedessen sind wir berechtigt, die Cupulahöhle als eine der Gonade angehörende Bildung zu betrachten, da sie ja, wie wir später sehen werden, bei der Entleerung der Eier eine große Rolle spielt, indem die letztern, ehe sie nach außen gelangen, in diese Höhle zu liegen kommen; dieselbe Bedeutung hat für die männlichen Geschlechtsprodukte die Keimhöhle; die Cupulahöhle können wir daher als sekundäre Keimhöhle bezeichnen. Diese sekundäre Keimhöhle wird in ihrem ganzen Umfang von dem Kammerepithel ausgekleidet; in Fig. 25 ist es leicht von dem großkernigen Keimepithel zu unterscheiden; an der medialen Wand der Cupulahöhle hat sich bereits die Narbe differenziert, deren Bildung ich weiter unten beschreiben will.

Die ursprüngliche, primäre Keimhöhle hat sich mit dem Wachstum der Gonadenhülle sehr weit ausgedehnt. Sie umgreift die ganze Keimepithelpartie, so daß die letztere nur im Umkreis der sekundären Keimhöhle an den Genitalkammerraum grenzt. Die primäre Keimhöhle hat keine feststehende Form, sie ist bald sehr weit, bald liegt die Gonadenhülle, für welche letztere wir auch den von NEIDERT u. LEIBER vorgeschlagenen Ausdruck Perigonialhülle gebrauchen können, dem Keimlager so innig an, daß die primäre Keimhöhle durch einen ganz schmalen, bloß an ihrem obern und untern Rande sich etwas erweiternden Spalt dargestellt wird.

Eine wesentlich andere Auffassung als die hier vorgetragene

haben inbezug auf die Entwicklung der Cupula NEIDERT u. LEIBER (41) geäußert. Die Cupulahöhle leiten sie von der ursprünglichen Keimhöhle ab; es soll sich nämlich die Keimhöhle im Laufe der Entwicklung medialwärts verschieben, „indem die Wand des Bläschens hier zu schwinden beginnt“. Es erfolge dann eine Eröffnung der Höhle in die Genitalkammer, wodurch die Cupula entstehen soll. Die primäre Keimhöhle (Perigonialhöhle) soll eine sekundäre Bildung sein und unabhängig von der Keimhöhle entstehen, dadurch daß sich kleinere Zellen an der Oberfläche der Gonade epithelial anordnen und durch Dehiszenz einen Spalt, die spätere Perigonialhöhle, entstehen lassen. Die beiden genannten Autoren stützen sich auf die Befunde bei den verschiedenen Gonaden eines einzigen Tieres, und ich glaube, daß ihre abweichende Auffassung darin ihren Grund haben dürfte, daß sie zufällig gerade die entscheidenden Stadien nicht zu Gesicht bekommen haben.

Es ist eine Konsequenz der Auffassung von NEIDERT u. LEIBER gewesen, daß sie das Gefäß erst auf dem Cupulastadium mit der Gonade in Verbindung treten lassen, auch soll sich erst jetzt ein Nabel ausbilden; sie lassen nämlich das Gefäß von dem obern Winkel der Kammer allmählich herabrücken und dann in die Gonade, welche anfangs ringsum von Kammerepithel umgeben war, eindringen. Es dürfte sich wohl um schwach gefüllte Gefäße gehandelt haben, die dann ein solches Verhalten vorgetäuscht haben.

Eine Bildung des Cupulastadiums haben wir noch nicht näher berücksichtigt, nämlich die Narbe. Schon in Fig. 22 sahen wir eine Verdickung des „parietalen“ Kammerepithels unterhalb des Nabels entstehen, indem es etwas plasmareicher wurde. In Fig. 23 fällt uns diese Stelle durch ihren Kernreichtum auf; auch hier lassen sich Ansammlungen von Plasma erkennen. Diese Wandverdickungen können als Vorstufen der Narbenbildung aufgefaßt werden. Der eigentliche Herd der Narbenbildung scheint mir aber im obersten Bereiche der Kammerepithelfalte, dicht unter dem Nabel zu liegen. Fassen wir diese Stelle bei den Anfangsstadien der Cupulabildung genauer ins Auge, so können wir erkennen, daß die beiden Blätter des Kammerepithels nicht bis zu ihrem Umschlage am Nabel auseinanderweichend, sondern eine kurze Strecke noch miteinander verklebt bleiben. In Fig. 21 sind es 3 Kerne, die beisammen bleiben; in Fig. 22 ist zwar nur ein Kern zu sehen; doch ist die Wandverdickung am stärksten dicht unter dem Nabel. In Fig. 23 sind es sogar 6 Kerne, die sich aneinanderlagern. Besonders klar

zeigt uns diese Verhältnisse Fig. 24, welche den Nabelabschnitt einer beginnenden Cupula (ähnlich wie Fig. 23) darstellt. Wir sehen, daß dicht unter dem Nabel die Kammerfalte sehr dick ist; die Zellen, welche zusammengelagert sind, zeigen eine reichliche Plasmamenge und sind zum Teil faserig differenziert; es handelt sich um einen echten Epithelkeil, wie bei Männchen, nur daß er viel kleiner ist. Es kommt jedoch nicht zu einer Durchwachsung von Zellen, sondern die Falte wird bei der Cupulaeinstülpung vollkommen ausgebreitet, und die Zellen weichen auseinander. Plasmatische Fortsätze verbinden sie anfangs noch miteinander. Fig. 25 zeigt uns noch einige Zipfel solcher Plasmafortsätze. Die Wandung wird außerdem gegen den Peribranchialraum vorgebuchtet, so daß die schon verdickten Zellen in eine Wandverdickung hineingedrängt werden, wodurch diese Partie noch an Dicke zunimmt. Außerdem vermehren sich die Bindegewebszellen sehr rasch, und zwar dürften sich, nach der regelmäßigen Anordnung der Kerne älterer Narben zu schließen, die neugebildeten Bindegewebszellen im Kreise um ihren Mutterboden gruppieren. In der Flächenansicht erscheint die jugendliche Narbe wegen dieser Zellenanordnung als eine sehr zierliche Bildung, welche an eine Rosette, oder eher an eine Artischoke, erinnert, nur daß sie viel flacher ist. Gegen die sekundäre Keimhöhle springt die periphere Narbenpartie als ein ringförmiger Wulst vor. Auf Querschnitten erscheint in der Mitte der Narbe eine Konkavität, welche den centralen Zellen entspricht. Flächenbilder derartiger Narben finden sich bei NEIDERT u. LEIBER sehr gut wiedergegeben (Fig. 12a und 18), weshalb ich nur Querschnitte abbilde. Fig. 26 stammt von einem 18 mm langen Tier; a ist ein centraler Schnitt, was wir an der Einsenkung in der Mitte erkennen können. Die Anordnung der seitlichen Kerne zeigt uns besser ein weiter hinten liegender Schnitt (b); gegen die Keimhöhle zu ist gleichsam eine Schichtung zu erkennen, die durch die circular angeordneten Bindegewebsfasern zustande kommt. Die weiteren Differenzierungen und histologischen Details der Narbe wollen wir später besprechen.

Werfen wir einen Rückblick auf die Cupula, so können wir sagen, daß dies das wichtigste Stadium der ganzen Entwicklung des Ovars ist. Drei bedeutungsvolle Veränderungen treten auf diesem Stadium auf: die Bildung der sekundären Keimhöhle, die Bildung der Narbe und (schon zu Anfang der Cupulation) die Ausbildung der Lacunen. Die Größe der Tiere dieses Stadiums variiert zwischen 15 und 17 mm.

Hiermit sind alle wesentlichen Teile des Ovars und seiner Adnexa angelegt. Da die weitere Entwicklung der weiblichen Geschlechtsorgane schon der Gegenstand einer ausführlichen Darstellung seitens NEIDERT u. LEIBER'S (41), welche ich in allen wesentlichen Punkten bestätigen kann, gewesen ist, so beschränke ich mich darauf, unter Verweisung auf die Arbeit der genannten Autoren, eine kurze Übersicht dieser Vorgänge zu geben. Das Keimlager, und mit ihm auch die sekundäre Keimhöhle, wächst vor und hinter dem Nabel nach oben, so daß eine Bildung zustande kommt, welche auf Totalpräparaten die Form „eines hufeisenförmig gekrümmten Säckchens“ (LANGERHANS) hat, der Bogen ist hierbei nach unten gekehrt und die beiden Enden nach oben. Die Endlappen des Säckchens wachsen oberhalb des Nabels einander entgegen und verschmelzen miteinander, die sie trennende Zwischenwand schmilzt auch bald ein, so daß die sekundäre Keimhöhle ringförmig wird; im Centrum liegt der Nabel. Allerdings ist dieser Keimring nicht gleichmäßig, sondern in seinem untern Teil meist viel weiter als oberhalb des Nabels. Die Gonadenhülle wird durch die Wachstumsverschiebungen des Keimlagers in keiner Weise alteriert und bleibt ein einfacher Sack. Oberhalb des Nabels bildet sich nun auch eine Narbe und zwar genau in derselben Weise wie die untere. Ihre erste Andeutung sehen wir schon in Fig. 25, wo oberhalb des Nabels eine Verdickung der sehr zellenreichen Falte des Kammerepithels wahrzunehmen ist. Die Keimzellen, die Oogonien, werden schon sehr früh zu Oocyten, allerdings nur zum Teil, ein Teil der Oogonien bleibt auf dem primitiven Stadium, um Keimmateriale für spätere Reifep perioden zu liefern. Die differenzierten Zellen kommen gegen die primäre Keimhöhle zu liegen, während die undifferenzierten Zellen sich an der Peripherie der sekundären Keimhöhle anordnen. Das Epithel der primären Keimhöhle, welches dem Keimlager aufliegt, wird zum Follikelepithel der Eier; indem sich nämlich die Oocyten in dasselbe vorwölben, werden sie von ihm bis auf eine kleine Zone ganz umgeben, so daß die reifenden Oocyten durch Falten des Follikelepithels voneinander vollkommen getrennt sind.

Was das Auftreten dieser Prozesse anlangt, so gibt uns die Größe der Tiere darüber keinen Aufschluß, bald handelt es sich um Tiere von 20 mm, bald um solche von 35 mm Länge.

Die in den vorhergehenden Kapiteln geschilderten Vorgänge der Entwicklung der Geschlechtsorgane zeigen uns, daß trotz der Einfachheit der Organisation des Amphioxus die Unterschiede der beiderlei entwickelten Gonaden doch sehr beträchtlich sind. Vergleichen wir einen entwickelten Hoden z. B. Fig. 16 mit einem entwickelten Eierstock, wie wir ihn bei NEIDERT u. LEIBER dargestellt finden, so scheint eine Homologisierung beider schon auf diesen Stadien undurchführbar zu sein, geschweige denn auf dem Stadium der Reife. Sobald wir aber die Entwicklungsgeschichte in Betracht ziehen, gelingt es bald, einen einheitlichen Gesichtspunkt für die Auffassung der Organisation der Geschlechtsorgane zu gewinnen.

Ich will im folgenden versuchen, die übereinstimmenden Merkmale der beiderlei Entwicklungsrichtungen darzutun und zwar an der Hand von Schemata, welche uns die wesentlichen Merkmale viel deutlicher vor die Augen führen als Präparate.

Schema F stellt uns das erste Entwicklungsstadium der Gonade dar: einen einfachen Ballen von wenigen größern und kleinern Zellen, mit einem feinen Spalt, der durch den Stiel mit der Mutter-somitenhöhle kommuniziert; eine Unterscheidung der Geschlechter ist noch nicht möglich. Auch die wesentlichen Charaktere des nächstfolgenden Stadiums, welches uns Schema G veranschaulicht, sind beiden Geschlechtern gemeinsam; es handelt sich um die erste Entfaltung der Keimhöhle, dementsprechend hat auch der Umfang des Keimballens zugenommen. Schema M einerseits und die Schemata H und J andererseits zeigen uns die darauf folgenden Entwicklungsstadien der männlichen resp. weiblichen Gonaden. In dem Hoden ist die Keimhöhle einfach geblieben, die Zellen, welche nur geringe Größenunterschiede aufweisen, haben sich in der Form eines einschichtigen Epithels um die Höhle gruppiert; der Stiel ist verschwunden, das Gefäß hat sich bereits zipfelartig über den Scheitel der Gonade ausgedehnt. Unterhalb des Nabels bildet das Kammer-epithel eine Falte (*ek*), die in Wirklichkeit solid ist und den Epithelkeil darstellt, der Deutlichkeit halber habe ich die beiden sich ineinander umschlagenden Lamellen gesondert gezeichnet. Inbezug auf die angrenzenden Gewebe können wir an dem Keimepithel drei Abschnitte unterscheiden: 1. eine Lateralportion (*lp*), 2. eine Nabelportion (*np*) und 3. eine unterhalb des Nabels befindliche Narbenportion (*cp*), so genannt, weil später die Narbe zum Teil daraus hervorgeht. In der Anlage des Ovars, Schema H, hingegen sind die Größenunterschiede der Zellen viel deutlicher geworden.

Die Keimhöhle ist lateralwärts gerückt, indem sich an ihrer lateralen Begrenzung nur kleine Zellen beteiligen. Auch in dem übrigen Umfang der Keimhöhle sehen wir kleine Zellen gruppiert, so daß die mediale Lage des Keimepithels zweischichtig ist. Im Schema J ist bereits die Keimhöhle von einem deutlich gesonderten Plattenepithel ausgekleidet, dem nur medialwärts große Zellen, die eigentlichen Keimzellen, anliegen. Wir können auch hier eine Lateralportion des Epithels (*lp*), eine Nabelportion (*np*) und eine der Narbenportion der Männchen entsprechende Cupularportion (*cp*) unterscheiden. Es kommt noch ein vierter Abschnitt des Keimepithels hinzu, der den Hoden fehlt, nämlich das platte Epithel, welches die Keimhöhle medialwärts begrenzt; ich nenne es Follikelschicht (*f*), weil daraus das Follikelepithel der Eier hervorgeht. Die Entwicklung zeigt uns also, daß die gleichbenannten Abschnitte der beiderlei

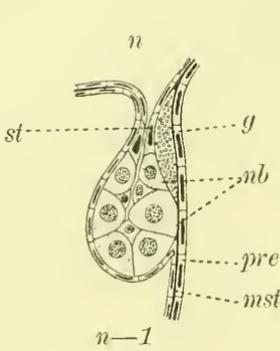


Fig. F.

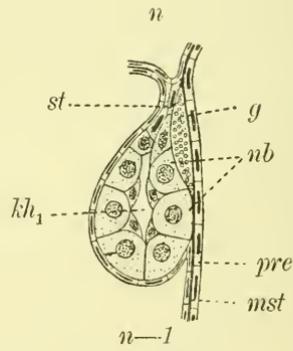


Fig. G.

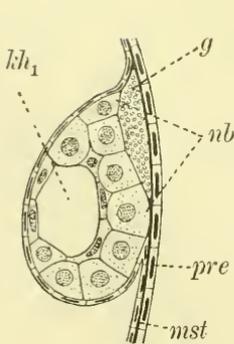


Fig. H.

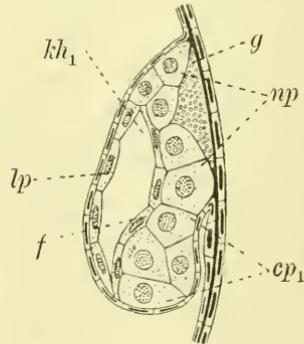


Fig. J.

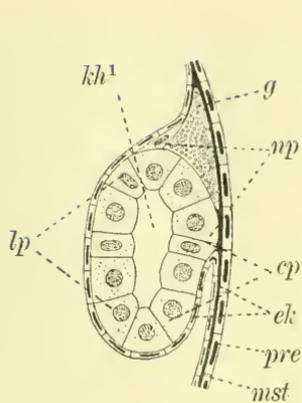


Fig. M.

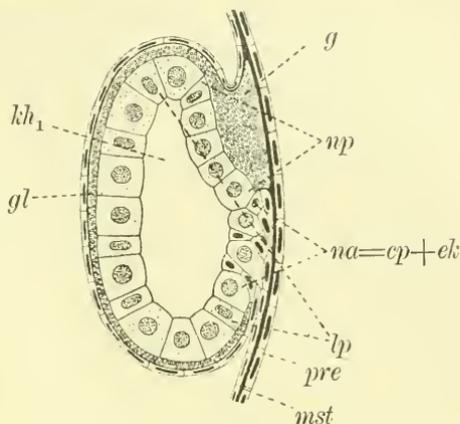


Fig. N.

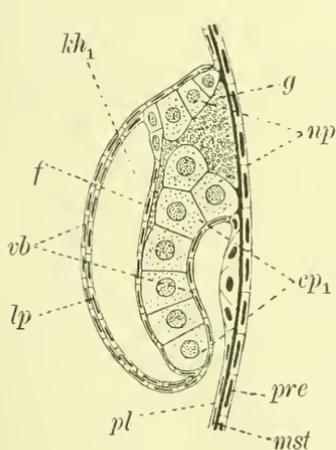


Fig. K.

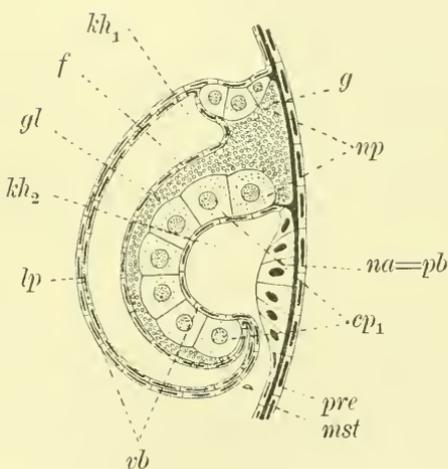


Fig. L.

Fig. F—N.

Schemata zur Entwicklung der Gonade von Amphioxus.

F, G indifferente Stadien, H—L Ovarien, M, N Hoden.

cp Narbenportion des Keimepithels, *cp*₁ Cupularportion des Keimepithels, *ck* Epithelkeil, *f* Follikelepithel, *g* Gefäß (V. cardinalis), *gl* Genitallacune, *kh*₁ primäre Keimhöhle, *kh*₂ sekundäre Keimhöhle, *lp* Lateralportion des Keimepithels, *mst* mediale Stützlamelle, *n* Höhle des Muttersomiten, *n-1* Höhle des nächstvordern Somiten, *na* Narbe, *nb* Nabel. *np* Nabelportion des Keimepithels, *pb* parietales Blatt des Genitalkammerepithels, *pre* Atrialepithel, *st* Stiel, *vb* viscerales Blatt des Genitalkammerepithels.

Gonaden einander homolog sind und daß der Cupularteil dem Narbenteil entspricht; die Homologa der Follikelschicht dürften in den wenigen kleineren Zellen des Narben- und Nabelteils des Hodens zu suchen sein.

Die weiteren Stadien bringen noch weitere Unterschiede der beiderlei Gonaden mit sich. Die Hoden (*N*) bewahren ihr primitives Aussehen und nehmen nur an Größe zu; das Gefäß tritt in Verbindung mit einem Lacunensystem, welches von dem Genitalkammer-epithel einerseits und von der Lateralportion des Keimepithels andererseits begrenzt wird, auch der Nabelabschnitt ist teilweise daran beteiligt. Die Narbenportion ist von dem Genitalkammer-epithel durchwachsen worden und bildet die Anlage der Narbe. Eine ganz andere Richtung haben die Ovarien (Schema K und L) eingeschlagen. Die Lateralportion des Ovarialepithels und die Follikelschicht haben sich noch weiter verdünnt. Sie haben die eigentliche Funktion der Keimdrüse aufgegeben und stellen bloß Hüllen des Ovars dar, ein wichtiger Gegensatz zu der Lateralportion des Hodens, welche die Hauptmasse des proliferierenden Keimepithels ausmacht. Der Cupularteil hat sich samt dem ihm überziehenden (visceralen) Genitalkammer-epithel von dem parietalen Blatt des letztern (*pb*) abgehoben und stülpt sich zur Cupula ein, die in Schema L bereits vollkommen ausgebildet ist. Die Cupula schließt die sekundäre Keimhöhle (*kh*₂) ein; in diese fallen, wie wir später sehen werden, die reifen Eier unter Zerreißung des visceralen Blattes des Genitalkammer-epithels. Der Cupula gegenüber ist durch Verdickung der medialen Lamelle der Kammerepithelfalte die Narbe entstanden. Jener Teil des Keimepithels, welcher im Hoden seine eigentliche Funktion aufgibt und in der Narbe aufgeht oder, wie man auch annehmen kann, durch die Narbenzellen verdrängt wird, stellt im Ovar die Hauptmasse des Keimepithels dar. Die primäre Keimhöhle des Ovars spielt eine ganz andere Rolle als die des Hodens, sie bleibt von Keimprodukten frei; ihrer lateralen Wandung dürfte die Bedeutung einer schützenden Hülle der vom Follikel-epithel überzogenen Eierpakete zukommen. Die Blutlacunen des Eierstockes liegen zwischen dem Follikelepithel und dem Cupularteil des Keimepithels; sie können daher den Hodenlacunen nicht als direkt homolog erachtet werden.

Die Verhältnisse der Gonaden des Amphioxus zeigen inbezug auf die Keimhöhlen eine merkwürdige Übereinstimmung mit den Geschlechtsorganen der Cranioten. Wie bei den letztern die Spermien

in eine innerhalb des Hodens liegende Höhle gelangen und von dort in die Ableitungsbahnen, so sammeln sie sich auch im Amphioxushoden in der Keimhöhle an. Die Eier der Cranioten fallen hingegen durch Platzen des Eiüberzuges in einen andern Abschnitt der Leibeshöhle; dasselbe ist auch bei den Amphioxuseiern der Fall, die durch Zerreiung des visceralen Blattes in die sekundäre Keimhöhle gelangen, welche letztere einen Abschnitt der zum Ovar in keiner nähern Beziehung stehenden Leibeshöhle darstellt. Die Entwicklung dieser Organe zeigt jedoch, daß es sich bei dieser Ähnlichkeit zwischen Acraniern und Cranioten nur um eine Analogie handeln kann.

IV. Formverhältnisse der reifen Geschlechtsorgane.

Mustert man Schnitte durch die Kiemenregion erwachsener Tiere, so erscheinen die Gonaden als durch zahlreiche Einfaltungen und Einsenkungen zerklüftete Massen, die von der Einfachheit der jüngern Stadien wenig erkennen lassen. Während die jungen Geschlechtsorgane kaum für das freie Auge wahrnehmbar sind, fallen die reifen Ovarien und Hoden schon bei der Betrachtung des Tieres von außen als rundliche, dem untern Rande der Myotome ansitzende Ballen auf. Die Größe und leichte Wahrnehmbarkeit der reifen Gonaden brachte es mit sich, daß sie schon gleich den ersten Beobachtern auffielen und auch als Geschlechtsorgane erkannt werden konnten.

COSTA (11) war der Erste, der die Geschlechtsorgane von Amphioxus beschrieb, er unterschied schon die Hoden von den Ovarien. Ihm folgte RATHKE (47), bei dem sich Angaben über die Lage der Gonaden finden. Bald darauf gab JOHANNES MÜLLER (40) eine genauere Darstellung dieser Organe, er sah auch schon jüngere Stadien, wo die Gonaden einander noch nicht berührten. QUATRE-FAGES (44) beschreibt die reifen Ovarien und macht aufmerksam auf die bräunliche Pigmentierung des die Gonaden überziehenden Atrialepithels. Die erste detaillierte Darstellung der Geschlechtsorgane gibt STIEDA (58); er beschreibt das weibliche Keimepithel und die Form der Eier; die Hoden sollen einen drüsigen Bau haben, „etwa wie die Magenschleimhaut“. Auf spätern Stadien verschwindet diese Anordnung, und die Hoden sind gleichmäßig erfüllt mit Spermien. Ähnliche Angaben über den Bau der Hoden macht auch WILH. MÜLLER (39), er unterscheidet eine von Keimzellen gebildete Rinden-

substanz und eine durch ein bindegewebiges Netzwerk dargestellte Marksubstanz, die Kanälchen des Netzwerkes sollen sich dann zu einem Vas deferens vereinigen, der nach außen mündet. ROLPH (48) stellt in seiner Schrift das Vorhandensein eines derartigen Ausführungsganges in Abrede. Als ein wesentlicher Fortschritt in der Kenntnis der Geschlechtsorgane ist die schöne Arbeit von LANGERHANS (31) zu bezeichnen. Er erkannte die Bedeutung des Hüll-epithels des Ovars als eines Follikeleithels der Eier und macht genauere Angaben über die Entwicklung der letztern. Der Auffassung STIEDA's und W. MÜLLER's, daß die Hoden einen tubulösen Bau haben, tritt er entgegen mit dem Nachweis, daß die reifen Hoden einfache Säcke darstellen und nur die Anordnung der Spermien einen tubulösen Bau vortäuscht. Er sah auch schon die Narben und beschreibt sie als Wandverdünnungen, er verfällt allerdings dem Irrtum, daß er sie als die Einstülpungsstelle auffaßt, wo das Keimepithel vom Peribranchialepithel aus seinen Ursprung genommen haben soll. A. SCHNEIDER (51) sagt nur wenig über die Gonaden; er sah die Narben an Totalpräparaten und faßt sie als die Stellen auf, wo sich die Gonade in den Peribranchialraum eröffnet. Die nächstfolgende Arbeit ist die von R. LEGROS (32). Sie hat den Charakter einer vorläufigen Mitteilung und bringt einiges über die Entwicklung der Gonaden, was wir schon in den betreffenden Kapiteln besprochen haben. Die Verhältnisse der Gefäßversorgung sind ziemlich klar dargestellt.

E. BURCHARDT (10) teilt einiges über die Narbe mit und faßt hauptsächlich die Blutversorgung der Gonaden ins Auge. In dem Lehrbuche K. C. SCHNEIDER's (52) findet sich eine gute naturgetreue Abbildung des Hodens (im Querschnitt), allerdings bei sehr schwacher Vergrößerung; er sagt auch einiges über die Anordnung der Spermatozoen. Die schon oft citierte ausführliche Arbeit von NEIDERT u. LEIBER (41) enthält sehr genaue Beobachtungen über den Bau der Ovarien, erläutert durch ausgezeichnete Abbildungen und ein sehr klares Schema. Ihren Angaben habe ich in bezug auf die Ovarien nur wenig hinzuzufügen. Was die spätere Entwicklung der Eier und ihre Reifung anlangt, liegen sehr eingehende Untersuchungen VAN DER STRICHT's (60) und SOBOTTA's (57) vor.

Wir verließen die Hoden auf dem Stadium, wo alle ihre wesentlichen Teile schon ausgebildet sind: sie haben eine Narbe, einen fast kontinuierlichen Blutmantel, die Keimhöhle ist sehr umfangreich, nur das Keimepithel ist noch einfach, meist einschichtig. Die weitere

Entwicklung des Hodens besteht wesentlich in einem Wachstum, wobei sich die Keimzellen stark vermehren. Charakteristisch für diese Periode, die man als Reifungsperiode bezeichnen kann, ist, daß das Wachstum des Keimepithels oberhalb des Gefäßes viel intensiver ist als im untern Teil, so daß die Gonade mehr und mehr das Gefäß überwächst, dieses kommt dadurch immer mehr in die mittlere Zone der Gonade zu liegen. Das Keimepithel läßt schon Spermatogonien erkennen, große Zellen, welche die Spermatocyten liefern; während die erstern noch im Keimepithelverbande liegen, sind die letztern nur locker mit dem Epithel verbunden, sie können auch ganz frei in der Keimhöhle liegen. Dadurch wird das Keimepithel vielschichtig. Bald treten auch Spermien auf, zunächst in geringer Zahl, später wird die Keimhöhle von ihnen ganz erfüllt. Den feinem Bau des Keimepithels und der Spermien will ich weiter unten beschreiben. Fig. 27 stellt uns einen Hoden dar, dessen Keimepithel eben begonnen hat, Spermien zu bilden. Die Keimhöhle ist nur zum geringen Teil mit Spermien erfüllt, welche häufig zu je vierein beisammen liegen. Wir sehen die Spermatocyten, als solche sind die kleinern runden Zellen, die sich auf dem Stadium des dichten Knäuels befinden, aufzufassen, der Lateralportion des Keimepithels anliegen, sie haben also offenbar ihren Ursprung aus diesem Epithelabschnitt genommen, während die Nabelportion nur Spermatogonien und indifferente Keimzellen enthält. Die Behauptung LEGROS', daß die laterale Wand keine Spermien liefert, sondern eine Art Hülle bildet, ist also sicher unrichtig. Der untere Abschnitt der Nabelportion besteht aus einem einfachen kubischen Epithel, welches sich kontinuierlich in die Narbe fortsetzt. Dieses großzellige Epithel dehnt sich später noch weiter aus, so daß dann fast die ganze Nabelportion bloß von diesem Epithel gebildet wird, welches keine Keimprodukte liefert. Innerhalb des Gefäßes ist in unserer Figur ein halbmondförmiger Zellenhaufen zu sehen, es ist dies eine quergetroffene Falte, ein Recessus des Genitalkammerepithels, wie solche in variabler Weise häufig angetroffen werden.

Bei dem Eintreten der ersten Reife haben die Gonaden meist noch die beschriebene Form. Die Keimhöhle wird ganz erfüllt mit Spermatozoen, welche meist einen größern Klumpen bilden, der einige, gegen die Narbe zu radiär verlaufende Streifen erkennen läßt, die von Spermienköpfen frei sind und die Schwänze der letztern enthalten, und zwar schauen die Spermienköpfe lateralwärts, die Schwänze kehren sie also der Narbe zu.

Ganz ähnlich ist die Form älterer Hoden, die schon mehrere Reifungen durchgemacht haben. Der Umfang der Gonade nimmt während des weitem Wachstums rasch zu und steht in keinem Verhältnis zu dem Körperwachstum. Während das Tier, von dem Fig. 27 stammt, 27 mm lang war, fand ich, wie ich schon anfangs erwähnt habe, ein Tier von 18 mm Länge, dessen Hoden keine jugendlichen Charaktere mehr aufwiesen und relativ ebenso groß waren wie die vollkommen ausgewachsenen Tiere. Auf jüngern Stadien nimmt die Gonade noch einen sehr bescheidenen Platz in der Genitalkammer ein, sie vergrößert sich jedoch nach einigen Reifungsperioden so sehr, daß sie die Kammer ganz ausfüllt. Bald muß nun auch die Kammer dem rasch wachsenden Keimepithel nachgeben und nimmt dementsprechend an Umfang zu. Sobald die Gonade die Kammer ganz ausgefüllt hat, kann sie nicht mehr ihren ovalen Querschnitt beibehalten, sondern sie paßt sich in ihrer Form an die angrenzenden Organe an. Wie wir sahen, bilden der Bauchmuskel und das Skleralblatt des entsprechenden Seitenmuskelsegments die untere und laterale Wand der Genitalkammer. Der Querschnitt der jungen Genitalkammer ist demnach dreieckig; auch die Gonade nimmt daher einen dreieckigen Querschnitt an. Wenn sie sich noch weiter vergrößert, kann dabei nur die mediale Wand der Kammer in Betracht kommen, da die andern Wände sehr wenig nachgeben können. Die mediale Wand wird daher in den Peribranchialraum vorgewölbt, sie nimmt bald derart an Umfang zu, daß ca. $\frac{9}{10}$ der Kammerwandung auf die anfangs mediale Wand entfallen. Die ursprünglichen Ansatzstellen der letztern an dem Skleralblatt des Myotoms und an dem Bauchmuskel verschieben sich hingegen nicht, es kommen daher oben und unten tiefe Falten des Peribranchialepithels, wie am besten aus der Fig. 28 zu ersehen, zustande, so daß die Gonade zum größten Teil in den Peribranchialraum hineinhängt, an der Körperwand gleichsam durch zwei Ligamente befestigt.

Das Keimepithel faltet sich oft bei seinem Wachstum, besonders an dem vordern und hintern Rande des Hodens treten häufig nach innen vorspringende Falten auf, welche schon STIEDA erwähnt. Das sonstige Verhalten des Keimepithels können wir aus der Fig. 28 ersehen. An dem Nabel befindet sich jenes schon oben erwähnte kubische Epithel mit großen, hellen Kernen, es setzt sich gegen die Spermienmassen scharf ab, so daß wir wohl annehmen dürfen, daß es keine Spermatocyten liefert. Sonst finden sich an der Peripherie

überall Samenbildner. Die Spermatocten sind zum größten Teil auf dem Knäuelstadium, sie sind daher dunkler gefärbt als die Spermatocten. An der Einbuchtung oberhalb des Nabels befindet sich ein besonders großer Haufen von Spermatocten, den ich bei sehr vielen Gonaden wiederfinden konnte. Dies mag vielleicht LEGROS, dem, wie es scheint, nur wenig Material zu Gebote stand, veranlaßt haben, den medialen Teil des Keimepithels als den allein proliferierenden anzusehen. An die Spermatocten schließen sich nach innen die Spermien an, deren Köpfe zu radiär gegen das Centrum des Hodens verlaufenden Strängen angeordnet sind; der Raum zwischen den dunklen Strängen wird von den Schwänzen eingenommen. Daß STIEDA und W. MÜLLER bei der damaligen mikroskopischen Technik den Hoden für ein tubulös gebautes Organ erklärt haben, machen die geschilderten Verhältnisse wohl begreiflich. An der Peripherie des Hodens sind Anschnitte von Blutlacunen sichtbar, welche jetzt gesonderte Blutbahnen darstellen, sie anastomosieren jedoch vielfach miteinander, so daß man auch bei reifen Gonaden von einem Blutmantel sprechen kann. Das Peribranchialepithel, das an der Narbe sehr verdünnt ist, zeigt eine starke Pigmentierung, die trotz der schwachen Vergrößerung immerhin noch zu erkennen ist.

Die Formverhältnisse des reifen Ovars sind von NEIDERT u. LEIBER ausführlich geschildert worden, in bezug auf Details verweise ich daher auf ihre Arbeit, der ich nur wenig hinzuzufügen habe. Infolge des Wachstums der Eier nimmt das Ovar bedeutend an Größe zu, wobei in bezug auf die Genitalkammer und das Atrialepithel dieselben Verhältnisse zu beobachten sind wie bei Testikeln, nur daß das Atrialepithel oberhalb und unterhalb des Ovars keine so tiefen Falten bildet wie bei Hoden. Etwa $\frac{1}{5}$ des Genitalkammerepithels liegt direkt den Muskeln auf. Die Perigonialhöhle (prim. Keimhöhle) wird durch die sich vermehrenden und vergrößernden Eier fast ganz ausgefüllt, so daß die Ovarialhülle den vom Follikel-epithel überzogenen Eiern sehr eng anliegt, andererseits wird aber auch die sekundäre Keimhöhle so eingeengt, daß sie fast völlig verschwindet. Es bilden sich nämlich zahlreiche gegen dieselbe vorspringende Falten des Keimepithels. Das die sekundäre Keimhöhle auskleidende Kammerepithel bleibt auch bei den reifen Ovarien erhalten. Das NEIDERT-LEIBER'sche Schema (ihre fig. 20) ist also in diesem Sinne zu ergänzen. In Fig. 29 ist ein Stück eines reifen Ovars dargestellt. Rechts liegt die sekundäre Keimhöhle, links die

primäre, gegen welche die zum Teil schon sehr großen Eier vor-springen. Die der sekundären Keimhöhle zugekehrte Oberfläche des Keimepithels wird von einem scharfen Kontur begrenzt, dem mehrere kleinere, längliche dunkle Kerne ansitzen, es ist dies, wie aus der oben geschilderten Entwicklungsweise hervorgeht, ein Teil des visceralen Blattes des Kammerepithels.

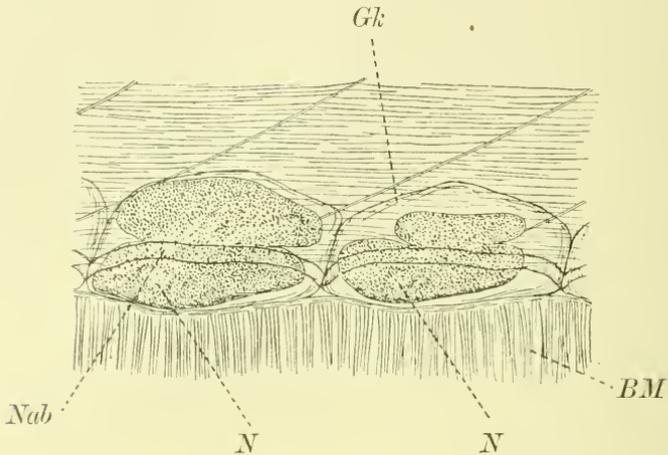


Fig. 0.

Hoden in der ersten Reife. 62:1.

BM Bauchmuskel, Gk Genitalkammer, N Narbe, Nab Nabel.

Die äußere Form der Ovarien und Testikel erwachsener Tiere ist eine sehr übereinstimmende. Solange jedoch die Genitalkammer von der Gonade nicht ganz ausgefüllt wird, sind einige Unterschiede zu bemerken, abgesehen davon, daß die Geschlechtsprodukte ein sehr deutliches Unterscheidungsmerkmal bilden. Wie schon STIEDA bemerkt, zeigen die Hoden auf der medialen hintern Seite eine Einschnürung. STIEDA dürfte wohl ähnliche Gonaden vor sich gehabt haben, wie solche in Fig. 0 abgebildet sind. In unserm Falle handelt es sich allerdings nicht nur um eine hintere, sondern auch eine vordere Einschnürung; doch konstant scheint diese Lappung nicht aufzutreten. Die Hoden sind auf diesem Stadium noch so durchsichtig, daß die Anordnung der Spermien wahrgenommen werden kann. Sie zeigen auch bei dieser Ansicht eine radiäre Anordnung, und zwar konvergieren die Stränge gegen eine hellere Partie (N) unterhalb des Gefäßes, deren Durchsichtigkeit wohl dadurch zustande kommt, daß dort die Keimhöhle noch zum Teil von Spermien frei

ist; aus der Vergleichung der Querschnitte und der Totalpräparate ergibt sich, daß diese hellere Partie der Narbe entspricht. Die Hoden haben also nur eine Narbe. Ovarien dieses Stadiums sehen ähnlich aus, nur daß sie keine Lappung zeigen und, wie NEIDERT u. LEIBER gezeigt haben, mit 2 Narben versehen sind. Indem bei dem weitem Wachstum die Genitalkammern von den Gonaden ganz ausgefüllt werden, stoßen die letztern aneinander, so daß in der Richtung nach vorn und hinten eine Vergrößerung nicht mehr möglich ist. Die Vergrößerung erfolgt dementsprechend in vertikaler Richtung und zum Teil auch in die Quere. Die sich gegenseitig abflachenden Gonaden bekommen so die Form von Prismen, die an der Stelle, wo das Gefäß verläuft, eine Einschnürung zeigen. COSTA (11) beschreibt diese Form sehr treffend „ciascun sacchetto è simile a cilindro schiacciato nè due opposti lati, colle basi convesse, e piegato nel mezzo ad angolo ottuso“. Der obere Lappen des Hodens vergrößert sich nämlich so sehr, daß das Gefäß nun in die Mitte zu liegen kommt. Das die Gonaden überziehende Atrialepithel ist meist braun pigmentiert, so daß sie sich scharf von den Muskeln abheben. Nur die Narben sind pigmentlos, dies beruht wohl darauf, daß das Atrialepithel dort sehr verdünnt ist. An der Peripherie der Narben zeigt das Epithel in vielen Fällen eine viel stärkere Pigmentierung als in den übrigen Bezirken. Die Narben treten daher sehr deutlich hervor, sie sind schon mit freiem Auge erkennbar. Man kann mithin ganz leicht schon mit freiem Auge die Geschlechter unterscheiden, denn die Männchen haben, wie gesagt, eine Narbe, das Weibchen hingegen zwei Narben, eine oberhalb des Gefäßes, die andere unterhalb von demselben. Es ist mir unverständlich, daß A. SCHNEIDER (51), der angibt, Hoden untersucht zu haben, von zwei Narben spricht und sie auch abbildet; es dürfte sich wohl um eine Verwechslung mit Ovarien gehandelt haben. Die Form der Narben ist eine längliche, oft ist sie auch birnförmig, indem ein Faserzug zum Gefäß verfolgbar ist; die Begrenzung ist eine zackige. Die Lage der Narben (N) ist aus der Skizze Fig. P, die uns

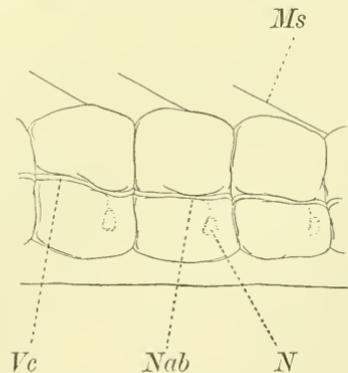


Fig. P.

Hoden eines erwachsenen
Tieres. 25 : 1.Ms Myoseptum, N Narbe, Nab
Nabel, V. c Vena cardinalis.

einige mittlere Hoden bei auffallendem Lichte zeigt, ersichtlich. Unmittelbar vor der Laichung nehmen die Gonaden derart an Umfang zu, daß ihre Höhe zwei- bis dreimal so groß wird wie ihre Breite. An den Ovarien ist da meist von den Narben nicht viel zu sehen, dagegen schimmert die sekundäre Keimhöhle, die einen engen, tiefen Spalt darstellt, durch den Überzug durch, so daß es bei schwacher Vergrößerung so aussieht, als ob die Ovarien an der betreffenden Stelle einen Riß hätten.

Die Form der Gonaden ist jedoch nicht immer eine so regelmäßige wie in unserer Skizze. Besonders bei ganz großen Tieren zeigen sich manche Unregelmäßigkeiten, die man als den Ausdruck eines „Kampfes der Teile“ auffassen kann. Es kommen nämlich Gonaden vor, die ganz verkümmert sind; auf ihre Kosten sind dann die benachbarten Gonaden zu ganz unförmigen Massen ausgebildet, die oft zwei- bis dreimal so breit sind wie die normal entwickelten.

Die Zahl der funktionierenden Gonaden jeder Seite beläuft sich auf 23—27, und zwar beginnt die Gonadenreihe im 9.—11. Segment. Vorn und hinten spitzt sich die Reihe zu, indem ihre Elemente an Größe abnehmen; die vorderste und hinterste Gonade sind sehr niedrig und oft nicht einmal halb so groß wie die mittlern. Den funktionierenden, Geschlechtsprodukte liefernden Gonaden schließen sich vorn und hinten noch einige metamere Zellenhaufen an, die ab und zu noch die Struktur der Keimdrüsen erkennen lassen; es handelt sich um rudimentäre Gonaden. Ihre Zahl ist wechselnd (1—4).

Was die Blutversorgung der Geschlechtsorgane anlangt, habe ich noch einiges nachzutragen. Das Gefäß, das an den Gonaden vorüberzieht und an dem Nabel mit ihren Lacunen kommuniziert, ist, wie LEGROS (33) zeigte, die Vena cardinalis und zwar entweder die V. card. ant. oder post., je nachdem es sich um die Region vor oder hinter dem Ductus Cuvieri, der in der Gegend des 27.—28. Segments entspringt, handelt. Die Cardinalis posterior nimmt rechts aus der Caudalvene ihren Ursprung, links ist, offenbar infolge der asymmetrischen Lage des Afters, eine derartige Verbindung nicht vorhanden. Außerdem stehen die Cardinales in Verbindung mit Septalarterien, die an der Innenseite der Myosepta verlaufen. Das Lacunensystem der Hoden kann, wie schon gesagt, nicht direkt mit dem der Ovarien homologisiert werden; doch können beide auf eine einheitliche Anlage zurückgeführt werden, nämlich auf Gewebs-

spalten, die sich zwischen den Elementen der primitiven Keimballen vorfinden.

Im speciellen zeigen sich hier einige Unterschiede zwischen den beiden Geschlechtern. Bei dem Männchen geht die Cardinalvene direkt in die Lacunen über, ohne daß zunächst irgendwelche von einander gesonderte Blutbahnen unterschieden werden könnten, bei den Weibchen hingegen entspringen, wie NEIDERT u. LEIBER gezeigt, aus der Cardinalis mehrere Gefäßzweige (6 und mehr), die sich rasch verzweigen und erst dann in ein Lacunennetz sich auflösen.

Wie NEIDERT u. LEIBER für die Ovarien nachgewiesen und wie ich es schon an anderer Stelle (71) betont, stehen die Gonaden mit keinem Blutgefäß außer der V. cardinalis in Verbindung. E. BURCHARDT (10) behauptet allerdings, daß die Stiele auch bei reifen Gonaden erhalten bleiben und ein Gefäß enthalten, welches mit der Septalarterie in Verbindung steht; das Blut würde demnach aus der Septalarterie in die Gonadenlacune einströmen und seinen Abfluß in die Cardinalvene nehmen. Den Ausführungen BURCHARDT's schließt sich auch K. C. SCHNEIDER (52) an. Wie wir sahen, ist schon auf der letzten Entwicklungsphase der Keimdrüsen kein derartiger Stiel mehr vorhanden, geschweige denn bei reifen Gonaden; das Vorhandensein einer solchen Arterie ist daher wohl als ausgeschlossen zu betrachten. Die Gonaden erhalten also ihr Blut einzig und allein aus der Cardinalvene; die Weite des Gefäßeintritts läßt es wohl sehr wahrscheinlich erscheinen, daß hier ein Blutwechsel stattfindet; vielleicht kommt die Bluterneuerung dadurch zustande, daß die Gonadenlacunen sich von Zeit zu Zeit völlig in die Cardinalis entleeren, um dann wieder mit neuem Blut gefüllt zu werden. Dabei handelt es sich wohl vor allem um eine Versorgung der Keimdrüsen mit Nährstoffen, die respiratorische Funktion des Blutes dürfte erst in zweiter Linie in Betracht kommen. Seinen Abfluß nimmt das Blut der Cardinalvenen durch den Ductus Cuvieri und die ihm homodynamen Quervernen. Das aus der Caudalvene in die Cardinalvene eintretende Blut durchströmt ein im morphologischen Sinn rein venöses Capillarlacunensystem, um sich wieder in größern Blutgefäßstämmen zu sammeln. Ein derartiges venöses Netz wird im allgemeinen als Pfortadersystem bezeichnet. Wir können also bei Amphioxus von einem Genitalpfortadersystem sprechen; den caudalwärts von den Gonaden liegenden Teil der Cardinalis posterior können wir daher als Genitalpfortader bezeichnen.

V. Excrete in der Keimdrüse.

Wie ich es schon in einem der vorhergehenden Kapitel dar- getan, tritt bei Männchen unmittelbar vor der Reife in der Keim- drüse eine sog. Excretleiste auf, ein Haufen von kleinern Zellen des Kammerteiles des Keimepithels, welche gelbliche Konkreme- te enthalten; Keimzellen sind an dieser Stelle sehr spärlich. Die Kerne der kleinen Zellen zeigen anfangs dasselbe färberische Verhalten wie die Kerne der Keimzellen; später zeichnen sie sich meist durch eine inten- sivere Färbekraft aus, ähnlich wie die übrigen kleinen Kerne des Keimepithelverbandes. Das Plasma der Zellen der excretorischen Zone beginnt bald Differenzierungen einzugehen. Es nimmt eine körnige Beschaffenheit an; die Körnchen sind anfangs nur schwer von der Grundsubstanz zu unterscheiden, sie sind farblos, d. h. sie tingieren sich so wie das übrige Plasma. Allmählich nehmen die Körnchen an Größe zu und zeichnen sich durch eine gelbliche Fär- bung aus, sie tingieren sich bei Anwendung der oben beschriebenen Färbungsmethoden nun nur sehr schwach oder gar nicht. Das Plasma der erwähnten Zellen wird von diesen gelben Körnchen so stark erfüllt, daß seine übrigen Strukturen sehr zurücktreten. Die Körnchen vergrößern sich und gehen miteinander Verschmelzungen ein, woraus größere Körner resultieren. Oft bleibt es bei diesem Verhalten, meist bilden sich jedoch noch größere Konkreme- te, die bald eine körnige Struktur zeigen, bald als homogene kuglige Ballen auftreten, sie sind dann meist von einem hellen Hof umgeben. Der Kern liegt diesen Ballen und Schollen oft sehr eng an und zwar hat er eine halbmondförmige Gestalt oder zeigt wenigstens einen konkaven Rand, mit dem er sich der Scholle anschmiegt. Wenn das Plasma der Zellen mit Konkrementen ganz erfüllt ist, so be- ginnt es zu zerfallen; die Zellgrenzen schwinden und ebenso alle andern plasmatischen Strukturen, nur die Kerne bleiben noch be- stehen und liegen in die formlosen Körnchen- und Schollenmassen eingebettet. Die Fig. 30, welche einem Männchen von 27 mm Länge entstammt (demselben wie Fig. 27), und auch Fig. 16 a u. b geben uns Auskunft über die geschilderten Prozesse. In Fig. 30 sehen wir alle Entwicklungsstadien der gelben Körnchen. An dem obern und an dem untern Rande befinden sich Anfangsstadien; die hier in Betracht kommenden Zellen sind in bezug auf die Größe und den Kern von den Keimzellen gar nicht zu unterscheiden, auch in

Fig. 16b liegt eine größere Scholle einem zwar etwas länglichen aber sonst den Keimzellenkernen äußerst ähnlichen Kern an. Es scheint, daß während der Zellfunktion d. i. der Excretion eine Schrumpfung des Kerns erfolgt, die später durch eine Degeneration des letztern abgelöst wird. Die Lappung, welche wir in Fig. 30 an mehreren Kernen wahrnehmen können, dürfte wohl als der Vorbote der Degeneration aufgefaßt werden; dieser Lappung folgt eine Schrumpfung oder vielleicht auch ein Zerfall der Kerne; Fig. 30 zeigt mehrere derartige Kerne oder Kernbrocken, die keine deutlichen Strukturen mehr erkennen lassen. Die erwähnten Konkreme-
mente treten nicht nur im Keimepithel auf, sondern auch in der benachbarten Partie des Kammerepithels; entsprechend deren Zellenarmut, kann die Abscheidung der Konkreme-
mente hier keinen so großen Umfang annehmen wie im Keimepithel. Den Beginn der Bildung der Konkreme-
mente im Kammerepithel zeigt uns Fig. 16a; der Zellkörper der Kammerepithelzellen hat sich sehr vergrößert, auch haben sich die Zellen vermehrt. Das Plasma zeigt feine Körnchen, die zum Teil schon einen gelblichen Ton angenommen haben. In Fig. 30 ist dieser Vorgang bereits weiter fortgeschritten. Einige Zellen des Kammerepithels zeigen Auftreibungen, die größere Schollen enthalten; ein Kern ist noch verhältnismäßig groß, während die andern bereits viel kleiner sind als die normalen Epithelkerne.

Das spätere Schicksal der Körnchenmassen des Keimepithels ist bereits aus den Figuren zu ersehen. Nachdem der Zerfall des Plasmas erfolgt ist und infolge der abgelagerten Schollen die betreffende Zone an Dicke zugenommen hat, lösen sich die Konkrem-
massen mit ihren Kernen von ihrem Mutterboden los und kommen in die Keimhöhle zu liegen. Es ist möglich, daß sich ein Teil der Konkreme-
mente in der Keimhöhlenflüssigkeit auflöst, der größere Teil bleibt jedoch in der Genitalhöhle liegen. Ich fand in einigen reifen Hoden, die mit Spermien erfüllt waren, Anhäufungen dieser Konkreme-
mente mit dunkel sich färbenden Kernbrocken im Centrum der Keimhöhle schon nahe an der Narbe, rings umgeben von Spermienmassen. Da die Spermien später nach außen entleert werden, müssen wir annehmen, daß auch die Konkreme-
mente, welche, wie gesagt, in die Spermienmassen eingebettet liegen, nach außen gelangen.

Ganz ähnliche Konkreme-
mente finden sich auch in den Ovarien; ihre Lage ist aber nicht so constant wie in den Hoden. Bereits NEIDERT¹⁾ beobachtete, wie ich seinen Notizen entnehme, an Ovarien

1) Vgl. das Vorwort in der Arbeit von NEIDERT u. LEIBER.

und zwar an Totalpräparaten einzelne gelblich gefärbte Bezirke, er nannte sie „gelbe Flecke“. Unter seinen Schnittpräparaten fanden sich mehrere, in denen derartige gelbe Flecke getroffen waren; in Fig. 31 bilde ich einen solchen Schnitt ab. Es handelt sich, wie wir sehen, um eine gelbliche Schollenmasse, die mehrere kleine dunkel tingierte Kerne enthält. Vergleichen wir dieses Bild mit Fig. 16 oder 30, so können wir leicht erkennen, daß die beiden Bildungen einander sehr ähnlich sind. Es darf uns nicht befremden, daß die Schollen in Fig. 31 etwas dunkler sind; die Präparate von NEIDERT sind nämlich mit DELAFIELD'S Hämatoxylin und Boraxkarmin gefärbt worden, wobei die Schollen ziemlich viel Hämatoxylin festgehalten haben; um nicht fehlzugehen, habe ich sie in demselben Helligkeitston wiedergegeben, wie ihn das Präparat aufweist. Mit den Schollenmassen, die sich in der männlichen Genitalhöhle finden, stimmen die Konkreme der Ovarien sonst in allen Punkten so genau überein, daß es sich nur um identische Bildungen handeln kann.

Was die Lage dieser Konkreme in den Ovarien anlangt, so ist sie sehr wechselnd. Bald finden sie sich im obern Abschnitt, bald im untern, bald in den centralen Teilen. Ihr Mutterboden ist gleichfalls das Keimepithel; histologisch sind sie also in jeder Beziehung den Hodenkonkrementen homolog. Entsprechend der Orientierung des weiblichen Keimepithels kommen die Konkreme gegen die Perigonialhöhle (primäre Keimhöhle) zu liegen. Sie buchten das Follikelepithel in dieselbe vor und bildeten schließlich rundliche Ballen, die ähnlich wie reife Eier ringsum von Follikelepithel umgeben sind. Nur an einer Stelle bleiben sie mit dem Keimepithel in Verbindung. Fig. 31 stellt den Anschnitt eines solchen Schollenhaufens dar, die Konkrementmassen sind daher ringsum von Follikelepithel umgeben. Zwischen den Konkrementen einerseits und dem Follikelepithel andererseits ist ein leerer Zwischenraum zu erkennen; es ist höchst wahrscheinlich, daß es sich ähnlich wie in den Eifollikeln um eine Blutlacune handelt, doch da keine deutlichen Gerinnsel nachzuweisen waren (die Konservierung des Präparats scheint überhaupt nicht ganz befriedigend gewesen zu sein), habe ich den Zwischenraum weiß gelassen. Der Raum außerhalb des Follikels gehört zu der primären Keimhöhle, die zum Teil gefaltete Epithellamelle rechts ist mithin die Perigonialhülle. Ähnlich wie in den Hoden enthält auch hier die äußere Wandung der Lacune, in unserm Falle also das Follikelepithel, Konkreme eingelagert. Das weitere Schicksal

der Schollen in den Ovarien konnte ich nicht direkt feststellen; sehr wahrscheinlich ist es, daß sie mit den Geschlechtsprodukten ebenso wie bei Männchen nach außen entleert werden, zumal alle Bedingungen für eine solche Entleerung gegeben sind.

Es fragt sich nun, was für eine Funktion, was für eine Bedeutung für den Organismus diese Konkremeute haben könnten. Man könnte zunächst annehmen, daß es sich um Reservestoffe der Geschlechtsprodukte handelt; besonders was die Hoden anlangt, könnte man versucht sein, diese Konkremeute als Homologa des Dotters zu betrachten, doch spricht schon ihre Übereinstimmung mit den Ovarialkonkrementen dagegen. Gegen eine Auffassung als Reservestoffe spricht auch ihr Auftreten in dem äußern Überzug der Keimdrüse, wo sie für die Keimprodukte keine Verwendung finden können, außerdem wird die Keimdrüse während ihrer Funktion so reichlich mit Blut versorgt, daß eine Aufspeicherung von Nährstoffen in diesem Sinne zwecklos wäre. Dazu kommt noch, daß die Konkremeute nicht ganz konstant auftreten; in vielen Gonaden habe ich keine finden können. Viel wahrscheinlicher als die erste Annahme ist die Deutung der Konkremeute als Excrete. Ihr ganzes Schicksal spricht dafür, daß es sich um Stoffe handelt, die im Organismus keine Verwendung finden können und daher in diesem so reichlich mit Blut versorgten Organe abgelagert werden, um schließlich nach außen zu gelangen. Diese Annahme findet ihre Bestätigung in der Reaktion der fraglichen Konkremeute bei der Murexidprobe, die ich folgendermaßen anwandte. Die vorher in Balsam untersuchten Schnitte wurden in Xylol ausgewaschen, durch Alkohol in Wasser übergeführt und im Thermostaten getrocknet. Hierauf brachte ich unter der Lupe mit einem feinen Glasfaden ein kleines Tröpfchen Salpetersäure auf die Stelle des Schnittes, wo sich die Konkremeute befanden; die Salpetersäure wurde nun im Thermostaten bei 60° C eingedampft. War der Tropfen sehr klein, so blieb der Schnitt schön gestreckt und ließ alle seine Teile erkennen; die Konkremeute nahmen nach dieser Behandlung einen bräunlichen Ton an. Es wurde darauf Kalilauge oder Ammoniak zugesetzt und die Reaktion unter dem Deckglas verfolgt. Der bräunliche Ton der Konkremeute ging in einen schwach rosaroten über; am besten ließ sich die Reaktion mit Objektiv 5 LEITZ verfolgen. Bei stärkerer Vergrößerung treten die Diffraktionserscheinungen zu sehr in den Vordergrund, was eine Unterscheidung dieser zarten Farbnuancen sehr erschwert.

Die Konkremeute der Amphioxusgonaden bestehen also offenbar aus einer harnsauren Verbindung oder enthalten eine solche; sie sind mithin als Excrete aufzufassen. Die Keimdrüse von *Amphioxus* fungiert also auch als Excretionsorgan. Sie nimmt in dieser Beziehung eine Mittelstellung ein zwischen einer Speicherniere und einer ihre Produkte ständig entleerenden Niere.

Der reichliche Zufluß des Blutes dürfte hier vor allem ausschlaggebend sein und sein langsamer Wechsel in der Gonadenlacune infolge des einseitigen Anschlusses der letzteren an die *V. cardinalis*. Wir können uns nun auch erklären, warum Excrete nicht nur im Keimepithel, sondern auch im Überzugsepithel auftreten.

Die excretorische Funktion der Geschlechtsorgane von *Amphioxus* steht nicht einzig da in der Tierreihe, sondern es sind auch von andern Tierklassen einige derartige Befunde bekannt. In der letzten Zeit wies Russo (50) nach, daß die Keimdrüsen der Holothurien zeitweise als Excretionsorgane fungieren. Es handelt sich hier allerdings um eine Verschleppung der Excrete durch Wanderzellen; dies zeigt uns jedoch immerhin, daß eine derartige Funktion den Geschlechtsorganen nicht unzutraglich ist. Mein Freund Dr. K. THON teilte mir mit, in den Ovarien von Hydrachniden seltsame Konkremeute gefunden zu haben, er hatte auch die Güte, mir seine Präparate zu zeigen. Die Konkremeute der Hydrachniden entsprechen genau denen in den Ovarien von *Amphioxus*, ja sie sind ihnen zum Verwechseln ähnlich. Es dürfte sich also in diesem Falle auch um eine excretorische Funktion der Gonaden handeln.

Die morphologische Bedeutung dieses Befundes bei *Amphioxus* will ich in einem spätern Kapitel besprechen.

VI. Histologisches.

Die Narbe.

Ein ganz eigenartiges Organ ist die schon vielfach erwähnte Narbe, deren verschiedene Entstehung in beiden Geschlechtern wir bereits kennen gelernt haben; wir wollen nun noch auf ihren histologischen Bau etwas genauer eingehen.

Sowohl auf Querschnitten als auch auf Frontalschnitten präsentiert sich die Narbe als ein sphärisches Zweieck, dessen laterale Seite

von der medialen an Konvexität bedeutend übertroffen wird. Die Form der Narbe ist also die einer Linse, nur daß ihr Rand, wie schon oben bemerkt, gezackt ist. Die innere (also laterale) Fläche der Narbe zeigt im Centrum oft eine Einsenkung und zwar meist nur bei jungen Tieren, später wird diese Grube verwischt. Die Hauptmasse der Narbe besteht aus einem Gewirre von spindeligen Zellen, deren Plasma größtenteils in Fasern, die ein feines Netzwerk bilden, umgewandelt ist. Es handelt sich um ein zartes fasriges Bindegewebe, das allerdings viel reicher an Zellen ist, als ähnliche Gewebsformen anderer Wirbeltiere. BURCHARDT (10) hat die bindegewebige Natur der Narbe richtig erkannt, er hält sie jedoch für ein zelliges Bindegewebe, welches keine Fasern enthalten soll; im übrigen kann ich der Darstellung, welche er von der Narbe gibt, noch weniger beipflichten. Er spricht von mehreren Zellschichten, von deren Vorhandensein ich mich ebensowenig wie NEIDERT u. LEIBER überzeugen konnte, auch die Figur, die er von der Narbe gibt, entspricht wenig der Wirklichkeit. Wie bereits NEIDERT u. LEIBER zeigten, handelt es sich in der Narbe um eine circuläre Anordnung von Fasern. Dies trifft allerdings nur für jugendliche Narben zu, bei erwachsenen Tieren konnte ich von einer solchen Anordnung nichts mehr wahrnehmen, die Narbe wird da durch ein regelloses Faserwirre dargestellt. NEIDERT u. LEIBER sprechen von Lücken, die in der Narbe vorhanden sein sollen. Ich konnte an gut fixierten Objekten von solchen Lücken nichts erkennen, weshalb ich es für wahrscheinlich halte, daß die betreffenden Lücken auf Schrumpfung zurückzuführen sind.

Was die chemische Beschaffenheit der Narbenfasern anlangt, so handelt es sich in den ersten Entwicklungsstadien um collagene Binde substanz, denn die Fasern färben sich nach der Methode von APÁTHY, die ja der VAN GIESON-Färbung sehr nahe steht, intensiv rot und bei Behandlung mit Pikroindigkarmin blau oder blaugrün. Die Fasern entwickelter Narben geben jedoch nicht mehr diese Farbenreaktion. Sie färben sich nur mit Ammoniumpikrat oder Pikrinsäure und heben sich dadurch scharf ab von der roten resp. blauen Stützlamelle. Mit MALLORY'S Hämatoxylin tingieren sich auch Narbenfasern erwachsener Tiere sehr intensiv; für die HEIDENHAIN'SCHE Schwärzung sind sie nicht empfindlich. Außer den Fasern und Kernen finden sich im Narbengewebe kuglige Körper von durchaus homogener Beschaffenheit (Fig. 26, 32, 33 *hk*) zwischen die Fasern eingebettet. Sie färben sich sehr intensiv mit Pikrinsäure

und Ammoniumpikrat, durch Hämatoxylineisenlack werden sie geschwärzt und lassen sich fast gar nicht entfärben. Sie zeigen mithin ein ähnliches färberisches Verhalten wie die Kiemenstäbe. Diese homogenen Kugeln sind meist von einem hellen Hof umgeben, der vielleicht auf teilweise Schrumpfung der erstern bei der Fixierung zurückzuführen sein dürfte.

Die Anordnung der besprochenen Narbenelemente zeigt uns Fig. 33, die einen centralen Querschnitt der Narbe eines erwachsenen Männchens darstellt. Oben sehen wir noch einen Teil des Längsgefäßes, welches von einer dicken Stützlamelle umgeben ist, die sich zwischen der Narbe und dem Atrialepithel nach unten fortsetzt. Das Keimepithel des Nabels geht direkt in das Narbengewebe über. Zunächst zeigt es noch eine epitheliale Anordnung, weiter unten dagegen verschwindet letztere vollkommen und macht dem fasrigen Gewebe Platz. Die Fasern zeigen an den Rändern der Narbe vorwiegend einen schrägen Verlauf, sie spannen sich zwischen der Stützlamelle und der lateralen Fläche aus; die letztere wird durch ein dichteres Gefüge von Fasern charakterisiert, man könnte fast von einer lateralen Stützlamelle sprechen. Die mediale, also eigentliche Stützlamelle verschmälert sich gegen das Centrum der Narbe, wo sie nur durch einen ganz feinen Kontur angedeutet wird. Im centralen Bereich sehen wir die Narbenfasern in einen mit der Oberfläche mehr parallelen Verlauf einbiegen.

Die Kerne der Narbe sind von verschiedener Größe; die meisten haben eine ovale Form, die auf Schnitten rund aussehenden Kerne sind wohl als quergetroffene ovale Kerne zu deuten. Die Kerne sind sehr hell, ihr Chromatingerüst ist nur spärlich. Die schon erwähnten kugligen Körper sehen wir von circular verlaufenden Fibrillen umgeben, die sich jedoch in andere Fasersysteme fortsetzen. Das Atrialepithel, welches die Narbe überzieht, verdünnt sich, ebenso wie die Stützlamelle in der centralen Region der Narbe sehr stark, auch ist es, wie oben angedeutet, in diesem Bezirke sehr schwach pigmentiert. Die Narben der Ovarien zeigen trotz ihrer etwas abweichenden Entwicklung genau denselben Bau wie die männlichen Narben, man vergleiche nur Fig. 32 mit Fig. 42, in welcher letzterer beide Narben eines Ovars central getroffen sind.

Sehr instruktiv ist die Fig. 33, welche einen Flachschnitt, also einen Sagittalschnitt der Narbe, darstellt, und zwar seine centrale Partie. Sie zeigt uns deutlich, daß es sich in der Narbe um wirkliche Fasern handelt.

Die Hüllen der Keimdrüse.

Die reifen Keimdrüsen haben zweierlei Hüllen, einerseits das „viscerale“ Blatt des Kammerepithels, andererseits die Genitalkammerwand; die letztere ist zum größten Teil von Atrialepithel überzogen, welches sich, wie schon erwähnt, an den beiden Ligamenten umschlägt, nur ein kleiner Bezirk der Genitalkammerwand grenzt direkt an die Muskeln. An den Ovarien kann man noch eine dritte Hülle unterscheiden, die sich aus dem Keimepithel selbst differenziert hat, nämlich das Follikelepithel. STIEDA (58) spricht bereits von einer bindegewebigen kernhaltigen Hülle, er konnte wahrscheinlich die verschiedenen Hüllen, die bei reifen Gonaden einander sehr eng anliegen, nicht unterscheiden, sie imponierten ihm dann als ein kernhaltiges Bindegewebe. LANGERHANS (31) unterschied an den Ovarien 3 Hüllen; die mittlere, die vielleicht der Perigonialhülle entspricht, faßt er als Muscularis auf; er spricht aber auch bei den Hoden von 3 Hüllen, einer bindegewebigen, einer locker aufliegenden muskulösen und einem „Peritonealüberzug“ (Atrialepithel); was für ein Gebilde seiner muskulösen Hülle entsprechen soll, ist mir ganz unklar, wahrscheinlich handelte es sich um eine künstliche Abhebung des parietalen Kammerepithels. NEIDERT u. LEIBER (41) geben eine klare Darstellung von den Hüllen der Ovarien; sie halten es nicht für unmöglich, daß die Perigonialhülle muskulöse Elemente enthält.

Was zunächst die Kammerwand anlangt, so stellt sie eine verhältnismäßig starre Hülle dar, die zwar dem Wachstum der Keimdrüse folgt, beim Einschrumpfen der Keimdrüse nach ihrer Entleerung aber nur wenig einsinkt. Der innere Epithelbelag der Kammerwand ist ein Plattenepithel, das fast kein Plasma unterscheiden läßt. Seine Kerne sind linsenförmig und tingieren sich meist sehr dunkel. In der Flächenansicht zeigt das Kammerepithel zackige Zellgrenzen, ähnlich wie das Peritoneum der Cranioten, sie treten nach Behandlung mit Silbernitratlösung sehr scharf hervor. Zwischen dem Kammerepithel und dem Atrialepithel befindet sich eine Schicht von Stützsubstanz, die bei ältern Tieren meist ganz homogen ist; bei jüngern Tieren ist auf Querschnitten eine Faserung zu erkennen, die, wie Flächenanschnitte zeigen, auf einen Aufbau aus feinen Lamellen zurückzuführen ist. Die Stützsubstanz dürfte wohl von dem Kammerepithel gebildet werden, denn das Atrialepithel ist von ihr oft abgehoben. Dieses Stützlamellensystem beherbergt

die Vena cardinalis, die durch einen einfachen Spalt in der Binde-
substanz dargestellt wird. Ein Endothel fehlt, wie ich schon an
anderer Stelle gezeigt, vollkommen. Nur bei ganz ausgewachsenen
Tieren findet sich innerhalb der Stützsubstanz in der Nähe des
Gefäßes hier und da ein Kern, der oft von dem Gefäßlumen durch
eine Lamelle getrennt wird. An der Stelle, wo das Gefäß in die
Gonade eintritt, schlägt sich der innere Teil der Lamelle, ent-
sprechend dem Kammerepithel, um und geht, sich stark verdünnend,
in die feine Binde-
substanzlamelle zwischen dem „visceralen“ Kammer-
epithel und Keimepithel über. Das die Gonade überziehende Kammer-
epithel ist besonders für den Hoden von großer Wichtigkeit, weil es
die äußere Wandung der Lacune bildet. Die Beschaffenheit des
visceralen Blattes ist im allgemeinen dieselbe wie die des Wand-
epithels der Kammer; nur an den Umschlagstellen ist es plasma-
reich und zeichnet sich durch plumpere Kerne aus. Das Überzugs-
epithel des Hodens grenzt sich gegen das Keimepithel, insofern es
nicht durch Lacunen von demselben getrennt ist, durch eine feine
Lamelle von Binde-
substanz ab, die direkt in die Zellgrenzen der
Keimzellen übergeht. Außer der Binde-
substanz liefert das Überzugs-
epithel auch Muskelfasern; so glaube ich wohl faserige Gebilde, die
sich mit HEIDENHAIN'S Eisenhämatoxylin intensiv schwärzen, deuten
zu dürfen. K. C. SCHNEIDER (52) hat auch diese Fasern gesehen.
Fig. 35, welche einen Schnitt durch das Keimepithel des Hodens
darstellt, zeigt uns derartige Fasern; die Kerne liegen ihnen sehr
innig an, und es scheint fast, als ob sie zum Teil in die Fasern selbst
eingebettet wären. Die Fasern sind in einer Schicht angeordnet
und durchflechten sich, wie Flächenanschnitte zeigen, in allen mög-
lichen Richtungen, so daß man nicht von mehreren gesonderten
Fasersystemen sprechen kann. Nach andern Methoden sind diese
Fasern meiner Erfahrung nach nicht darstellbar.

Ähnliche Fasern sind auch in der Perigonialhülle der Ovarien
nachweisbar. Die beiden Epithellamellen dieser Hülle werden durch
Binde-
substanz getrennt. Der Außen- wie der Innenseite dieser
Bindelamelle liegt ein System von Muskelfasern auf; die äußern
Fasern, die eine parallele Anordnung zeigen, haben einen mehr
vertikalen Verlauf; die innern Fasern, untereinander gleichfalls
parallel, kreuzen sie in einem fast rechten Winkel, indem ihnen ein
mehr wagrechter Verlauf zukommt. Auf Querschnitten (Fig. 36a)
sind die äußern Fasern meist als längere Züge zu unterscheiden,
während die innern durch dunkle Punkte markiert werden; Flächen-

anschnitte (Fig. 36 b) zeigen uns deutlich die Durchkrenzung beider Fasersysteme. Die Lage der Fasern macht es wahrscheinlich, daß die äußern Fasern ihren Ursprung dem Kammerepithel zu verdanken haben, die innern hingegen dem Perigonialepithel, das wir aus dem Keimepithel hervorgehen sahen. Das Follikelepithel der Eier bildet eine äußerst feine Lamelle und läßt keine Fasern oder Bindsbstanz unterscheiden; sonst ist es genau so beschaffen wie das Kammer-epithel, seine Zellen haben auch eine zackige Begrenzung.

Keimzellen und ihre Produkte.

Ausführliche Angaben über die weiblichen Keimprodukte finden sich in den Arbeiten von VAN DER STRICHT (60), SOBOTTA (57) und NEIDERT u. LEIBER (41), weshalb ich mich auf die männlichen Geschlechtsprodukte beschränken kann.

Was das männliche Keimepithel anlangt, so haben wir seine Differenzierung schon bei der Entwicklung der Gonaden kennen gelernt, nur einiges betreffs der kleinen Zellen hätte ich noch nachzutragen. Diese Zellen könnten als sog. „Stützzellen“ aufgefaßt werden, doch scheint diese ihre Rolle nur eine vorübergehende zu sein, denn im Keimepithel reifer Hoden ist von diesen Zellen keine Spur mehr vorhanden. Im allgemeinen machen die kleinen Zellen nicht den Eindruck von Stützgebilden (vgl. Fig. 16 a und b), nur in einem Falle beobachtete ich eine Anordnung der kleinen Zellen, die sehr an die Stützelemente des Craniotenhodens erinnert (Fig. 34). Es handelte sich um ein Tier von 19 mm Länge, das mit Osmium-tetraoxyd fixiert war; alle Gewebe außer dem Keimepithel waren sehr stark maceriert, es dürfte daher das Keimepithel auch nicht ganz den wirklichen Verhältnissen entsprechen. Die kleinen Zellen sehen wir hier zwischen den Keimzellen angeordnet, sie haben längliche Kerne, die zwischen die großen Zellen eingekleilt sind. Doch glaube ich diese Anordnung der kleinen Zellen als rein zufällig betrachten zu dürfen, denn eine so regelmäßige Verteilung dieser Zellgattung habe ich sonst nie beobachtet. Das Keimepithel des reifen Hodens besteht nur aus einer Zellart, den Ursamenzellen; sie sind einschichtig angeordnet und sind bedeutend kleiner als die indifferenten Geschlechtszellen, was sich aus einer Vergleichung der Fig. 35 mit den andern Figuren (etwa Fig. 34), welche beide in genau der gleichen Vergrößerung gezeichnet sind, ergibt. Die Kerne der Ursamenzellen lassen einen centralen Nucleolus unterscheiden.

Außerdem sitzen der Kernmembran mehrere nucleolenartige Gebilde auf, wie sie auch in jungen Eiern zu sehen sind (vgl. Fig. 41). Die Spermatogonien sind kubisch und relativ reich an Plasma. Die weitem Zellgenerationen liegen, wie aus Fig. 35 zu ersehen ist, sehr locker den Ursamenzellen auf. Die Spermatocyten sind in unserer Figur fast alle auf dem Knäuelstadium. So war es leider bei allen untersuchten Tieren, weshalb mir nicht möglich war, die Vorgänge der Spermatogenese, was ja übrigens außerhalb des Bereiches dieser Arbeit liegt, genauer zu untersuchen. Die Spermatogenese dürfte sich sehr rasch im Laufe des Winters vollziehen, mein Material ist aber im Sommer und im Herbst konserviert worden. Oberhalb der Region der Spermatocyten finden sich in unserm Präparat Spermatiden, die schon einen Schwanz hervorsprossen lassen. In einem Falle beobachtete ich (Fig. 27), daß die Spermatiden zu vierten in einer gemeinsamen Hülle lagen; dieser Befund legt den Gedanken nahe, daß wir in jeder solchen Gruppe die 4 Abkömmlinge je einer Spermatocyte I. Ordnung vor uns haben; doch beobachtete ich einmal auch 5 Spermien beisammen, LANGERHANS (31) will sogar 7 Schwänze aus einer derartigen Hülle hervorrage gesehen haben. Eine sichere Deutung dieses Befundes ist mir daher vorderhand nicht möglich.

Die reifen Spermatozoen liegen, wie schon oben beschrieben, in der Keimhöhle zu Strängen angeordnet. Bei einer Verletzung des Hodens treten sie als eine milchige Flüssigkeit zutage. Sie sind im Jahre 1843 von KÖLLIKER (26) entdeckt worden; später beschrieb sie wieder LANGERHANS (31), und zwar soll nach seinen Angaben der Kopf reifer Spermien herzförmig sein. SOBOTTA (57) fand hingegen den Spermienkopf an Eisenhämatoxylinpräparaten kugelig, wie ihn KÖLLIKER beschreibt; mitunter sah er hinter dem Kopf noch ein Körnchen, in einigen Fällen eine halbmondförmige Masse. WALDEYER (65) untersuchte auch die Amphioxusspermien; er bestätigt im wesentlichen die Angaben SOBOTTA's und hält die Spermien, welche LANGERHANS beschrieben, für unreife Stadien.

Die Spermien, die ich untersuchte, sind aus dem Monat Juni, und zwar stammen sie von Tieren, die im hiesigen Institut gehalten wurden. Sie können wohl als reif angesehen werden, denn die Laichzeit des Neapler Amphioxus fällt in diese Jahreszeit. Was zunächst die äußere Form anlangt, so gibt uns Fig. 37 darüber Auskunft; sie stammt von einem Abstrichpräparat, das mit Eosin gefärbt wurde. An dem Kopf können wir eine Pars anterior und

eine Pars posterior unterscheiden; die erstere bildet einen Kegel, der mit seiner Basis der kugligen sich dunkel färbenden Pars posterior aufsitzt. Die Pars anterior kann wohl als Perforatorium gedeutet werden. Der Pars posterior schließt sich ein etwa halbmondförmiges Mittelstück an, welches sich in den feinen Schwanz auszieht. Den feinem Bau der Spermien können wir an Präparaten, die mit Hämatoxylin und Rubinammoniumpicrat gefärbt sind, studieren. Fig. 28 gibt uns ein solches Präparat wieder. Der Spieß läßt zwei Abschnitte unterscheiden, eine vordere Kappe, die oft eine feine Längsstreifung erkennen läßt und eine hintere basale Zone. Die Pars posterior des Kopfes ist kuglig, bei mittlerer Einstellung (f) zeigt sie in ihrer hintern Fläche eine kleine Vertiefung. Im Gegensatz zu Spermien anderer Tiere, die meist basophil sind, zeigt dieser Teil ein acidophiles Verhalten, indem er sich sowohl mit Rubin wie auch Eosin intensiv rot färbt. Das Mittelstück weist in unserm Bilde eine sehr verschiedene Form auf; bei a, b, c und e übertrifft es den Kopf an Breite, während es in d und f relativ schmal ist. Die letztere Form dürfte dem reifen Spermium entsprechen, sie war auch bei den meisten untersuchten Tieren die vorherrschende, die erstere Form war nur spärlich vertreten. Sie gibt uns aber interessante Aufschlüsse über die Formverhältnisse der reifen Spermien. In dem hell gelb gefärbten Plasma sehen wir in a einen schwarzen Querstreifen, der sich bei mittlerer Einstellung (b) in zwei seitliche symmetrische Stücke auflöst; es handelt sich also offenbar um eine ringförmige Bildung. Aus dem Centrum des Ringes entspringt der Schwanz. In e ist der Ring entfärbt, ein feiner schwarzer Punkt stellt den Ursprung des Schwanzes dar. In den reifen Spermien d und f ist der Ring viel kleiner geworden; ihm sitzt ein Körnchen auf, welches sich auch intensiv schwärzt; wir dürften wohl ziemlich sicher gehen, wenn wir die beiden sich schwärzenden Elemente als Centrosomen deuten. Die Verhältnisse dieser Centrosomen treten noch deutlicher an Macerationspräparaten, die mit MALLORY'S Hämatoxylin gefärbt sind, hervor (vgl. Fig. 39). a zeigt uns ein isoliertes Mittelstück; das vordere Centrosom ist als ein feines Knöpfchen unterscheidbar. Ebenso wie an seiner Vorderseite hat das Mittelstück auch an seiner Hinterseite eine knopfförmige Verdickung, die in den Faden übergeht (b und c). Das Spermium von Amphioxus besteht demnach (vgl. Schema Q) aus einem Kopf, der eine Pars anterior, die wieder aus einem vordern längsgestreiften und einem



Fig. Q.
Schema des Kopfes
eines Amphioxus-
spermiums.
ca. 10000:1.

basalen hellern Abschnitt besteht, und eine Pars posterior unterscheiden läßt; an den Kopf schließt sich das Verbindungsstück an, es enthält ein vorderes Centrosom, welches in einer Vertiefung des Kopfes liegt und den Ursprung der Geißel darstellt, und ein von der Geißel durchsetztes ringförmiges Centrosom; beide sind eingebettet in ein hell sich färbendes Plasma, das vielleicht im definitiven Zustand noch weitere Reduktionen erfährt. Auf den Faden setzt es sich eine Strecke fort und bildet eine knopfförmige Verdickung desselben; der Faden selbst läßt keine Differenzierungen unterscheiden.

Die Amphioxusspermien zeigen manche Ähnlichkeiten mit den von BALLOWITZ (2) beschriebenen Spermien von *Perca fluviatilis*, nur daß den letztern ein Perforatorium abgeht. Durch Maceration erzielte BALLOWITZ ähnliche Bildungen wie Fig. 39a.

Die Größenverhältnisse des Amphioxusspermiums sind folgende: Gesamtlänge 28—32 μ , Perforatorium 0,8—0,9 μ , Pars posterior des Kopfes 0,8—0,9 μ , Mittelstück 0,5—0,6 μ .

Die Amphioxusspermien sind daher bei weitem die kleinsten in der Wirbeltierreihe.

VII. Die Entleerung der Geschlechtsprodukte.

Die Entleerung, das Ausstoßen der Geschlechtsprodukte aus dem Körper ist zuerst von KOWALEWSKY (27) beschrieben worden. Er gibt an, daß die Geschlechtsprodukte durch die Mundöffnung entleert werden. Dasselbe weiß auch HATSCHEK (19) zu berichten. Die spätern Beobachter hingegen, WILLEY (68), WILSON (69) und SOBOTTA (57), haben eine derartige Entleerung nie beobachten können, im Gegenteil fanden sie, daß die Keimprodukte aus dem Atrioporus ausgestoßen werden. Wie SOBOTTA dargetan, haben KOWALEWSKY und HATSCHEK wahrscheinlich nicht ganz normale Tiere vor sich gehabt. Der Amphioxus ist nämlich gerade in dieser Beziehung äußerst empfindlich, in Gefangenschaft laicht er bekanntlich nie, trotzdem er sich sonst ganz gut halten kann. Außerdem ist es auch nach den anatomischen Verhältnissen kaum zu verstehen, wie eine Entleerung der Keimprodukte, insbesondere der Eier durch den Mund normalerweise zustande kommen könnte, da sich der Wasser-

strom gerade in entgegengesetzter Richtung durch den Atrialraum bewegt und außerdem die Kiemenspalten sehr eng sind, so daß kaum ein Ei durch dieselben durchtreten könnte. Wie SOBOTTA angibt, geschieht die Entleerung stoßweise; die Keimprodukte erscheinen dann am Atrioporus in der Form von weißen Wölkchen.

Was die innern Vorgänge bei der Entleerung der Geschlechtsprodukte, mit denen wir uns hier beschäftigen wollen, betrifft, so begnügte man sich früher im allgemeinen mit der Äußerung, die Keimprodukte würden durch „Platzen“ der Gonaden in den Peribranchialraum entleert. Nachdem wir gesehen haben, daß die Keimdrüsen nicht einfache formlose Haufen von Geschlechtsprodukten sind, daß sie im Gegenteil in allen Lebensperioden einen sehr gesetzmäßigen Bau haben, wird sich wohl die Frage aufdrängen, wie etwa dieses „Platzen“ vor sich gehen soll, damit die normale Gestalt der Gonade erhalten bleibt oder wie nach der Entleerung wieder die normale Form erreicht wird. LEGROS (32) versuchte bereits, diese Frage im letztern Sinne zu beantworten; nach seinen Angaben sollen die Eier unter vielfacher Zerreißen des Ovars in das Atrium ausbrechen, die Keimdrüse soll sich dann wieder vom Nabel aus regenerieren. Abgesehen davon, daß eine derartige gewaltsame Ausstoßung der Keimprodukte an sich schon sehr unwahrscheinlich ist, konnte ich kein Tier finden, welches sich auf dem Stadium einer solchen Regeneration befunden hätte, trotzdem das meiste Material im Sommer und im Herbst konserviert wurde. Die Beobachtungen LEGROS' dürften sich wohl auf Tiere beziehen, die sich nicht unter normalen Bedingungen befunden haben. Gegen eine derartige gewaltsame Entleerung der Eier sprechen sich auch NEIDERT u. LEIBER (41) aus. Durch die Betrachtung des Narbenbaues kommen sie zu der Vermutung, daß die Narben den Zweck haben, die Kammerwand zur Zeit der Laichung aufzulösen. Sie nehmen an, daß sich die Narbe ganz auflöst, was, wie wir sehen werden, jedoch nur in beschränktem Maße der Fall ist.

Wenn die Gonaden reif sind, wenn sie von Keimprodukten strotzen, so zeigen sich im Bereiche der Narben einige Veränderungen; die infolge der enormen Ausdehnung der Keimdrüsen schon ohnehin sehr abgeflachten Narben zeigen in ihrem centralen Bereich eine Verdünnung. Die Fasern des Narbengewebes weichen allmählich in der centralen Zone auseinander, die letztere wird daher zu einem Locus minoris resistentiae. Solche Narben dürfte schon LANGERHANS gesehen haben, denn er spricht von einer verdünnten keimepithel-

freien Stelle der Keimdrüse, während normalerweise die Narbe eine polsterartige Verdickung darstellt und sofort als eine solche auffallen muß. Der *Locus minoris resistentiae* gibt bald nach, und die Keimdrüse bekommt eine Öffnung.

Die Entleerung des Samens verläuft nun sehr einfach. Die Hodenwandung schrumpft sehr stark, es dürfte sich wohl um eine Contraction der beschriebenen Muskelfasern handeln. Die Spermien gelangen in kleinen Ballen durch die Narbenöffnung nach außen. So wird die Keimhöhle sehr stark reduciert. Nach der Entleerung bildet das zusammengeschrumpfte Keimepithel ein ganz unscheinbares Klümpchen; die Genitalkammer hingegen bewahrt ihre Gestalt.

Viel komplizierter ist die Entleerung der Ovarien; während das Sperma bereits in der Keimhöhle liegt und daher direkt nach außen gelangen kann, müssen sich die Eier, die in dem vielfach gefalteten Keimepithel eingebettet sind, zunächst von allen Hüllen befreien, um in die sekundäre Keimhöhle zu kommen, welche durch die Narbenöffnung mit dem Atrialraum kommuniziert. Was die beiden Narben des Ovars anlangt, so bekommt meist nur die untere eine Öffnung, die obere habe ich nur in sehr wenigen Fällen geöffnet gesehen. Trotzdem die Eier so zusammengedrängt im Keimepithel liegen, verursacht ihre Entleerung keine Zerreißen des Epithels, denn sie geschieht successive, indem zuerst die dem Lumen der sekundären Keimhöhle zunächst liegenden Eier frei werden und dann erst die andern, welche in tiefen Falten ihren Platz haben. Fig. 40 stellt uns einen centralen Querschnitt durch ein laichendes Ovar dar. Die Mehrzahl der Eier liegt in der Keimhöhle; das Keimbläschen ist bereits verschwunden, denn die Bildung der ersten Polocyte erfolgt, wie SOBOTTA (57) zeigte, in der Keimhöhle. Das Keimepithel ist durchaus kontinuierlich und zeigt keine Zerreißen; im obern Abschnitt des Ovars ist noch ein Ei mit einem Keimbläschen. Es liegt scheinbar in der Perigonialhöhle, es ist nämlich nicht central getroffen; in Wirklichkeit hängt es durch sein Follikelepithel mit dem Keimepithel zusammen. Wie uns die Figur zeigt, erfolgt die Entleerung der Eier in das Atrium einzeln; es ist ein Ei sichtbar, das sich durch die Narbenöffnung hindurchzwängt, eins ist bereits im Peribranchialraum.

Ein Epithelüberzug des Eies zerreißen allerdings, dies ist nämlich das die Begrenzung der sekundären Keimhöhle darstellende „viscerale“ Blatt des Kammerepithels. In Fig. 41 sind diese Verhältnisse deutlicher zu erkennen; sie stellt die untere Partie eines Querschnittes durch

ein laichendes Ovar dar. Die meisten Eier liegen schon in der Keimhöhle; sie platten sich gegenseitig ab, so daß ihr Querschnitt sehr verschiedene Formen aufweisen kann. In der obern Ecke des Bildes ist ein entwickeltes Ei zu sehen, das sich noch im Verbande des Keimepithels befindet. Es hat noch einen großen Kern mit dem charakteristischen Nucleolus. Solange sich nämlich die Eier noch in ihren epithelialen Hüllen befinden, bewahren sie das Keimbläschen. Wie SOBOTTA angibt, werden zuweilen auch Eier mit einem Keimbläschen entleert, sie sollen dann unbefruchtet bleiben. Das Ei in der Figur ist eben im Begriffe in die Keimhöhle zu treten. Gegen die Perigonialhöhle zu wird es von dem Follikelepithel umhüllt. Wie NEIDERT u. LEIBER (41) angeben, wird mit der Entwicklung der Eier ihr Blutmantel allmählich ganz rückgebildet; dementsprechend ließen sich auch in unserm Präparat unter der Follikelhülle keine Blutgerinnsel nachweisen. Es ist sehr wahrscheinlich, daß infolge des innern Druckes in den Ovarien die Gefäße komprimiert werden, was offenbar den Vorteil hat, daß es bei dem Austritt der Eier zu keinen Blutverlusten kommt; daß sich letzteres wirklich so verhält, zeigt uns die Tatsache, daß sich in der Keimhöhle laichender Ovarien keine Blutgerinnsel vorfinden. In unserer Figur wird das Ei durch das viscerele Blatt des Kammerepithels von der Keimhöhle getrennt, ein Kern desselben ist deutlich zu sehen. Wenn nun das Ei in die Keimhöhle sinkt, so muß das viscerele Blatt nachgeben und zerreißen; diese Zerreißung des visceralen Blattes dürfte es wohl mit sich bringen, daß es in ältern Ovarien nicht mehr eine kontinuierliche Epitheldecke darstellt, sondern vielfache Unterbrechungen zeigt. Betrachten wir das Keimepithel in unserer Figur, so sehen wir Partien mit Keimzellen und Strecken die davon vollkommen frei sind und nur kleinere Kerne aufweisen. Die Partien mit kleinen Kernen sind vielfach gefaltet und daher auf dem Schnitt zum Teil von der Fläche getroffen, so daß sie den Eindruck eines Bindegewebes machen. In Wirklichkeit handelt es sich um ein einfaches Epithel, was übrigens bei aufmerksamer Betrachtung leicht zu erkennen ist. Dieses Epithel geht in das Follikelepithel des noch unreifen Eies über, es ist also selbst nichts anderes als Follikelepithel. Die keimepithelfreien Strecken sind also Reste der Hüllen der in die Keimhöhle gefallenen Eier; es dürften wohl auch einige Fetzen des visceralen Blattes den Follikelepithelfalten anhaften, doch der Umfang des Follikelepithels, welches alle Eier umhüllt, ist im Vergleich mit dem visceralen Blatt, welches nur die zu einer ganz

schmalen Spalte reducierte Keimhöhle auskleidet, so groß, daß die Reste des letztern dagegen ganz verschwinden. Dieser Schnitt zeigt uns klar, daß das Keimepithel in seinem ganzen Umfang bestehen bleibt und daß, mit Ausnahme des zarten visceralen Blattes, kein Teil der Wandung zerreißt.

Sind nun die Eier entleert worden, so schrumpft die Gonadenwand so stark ein, daß die einzelnen Keimepithelbezirke an ihren Rändern zur Berührung kommen und offenbar miteinander verschmelzen, denn Unterbrechungen des Keimepithels lassen sich auf diesem Stadium nicht mehr nachweisen. Die Narbenränder nähern sich einander und verwachsen; das anfangs lockere Gefüge der centralen Region zeigt uns, wo früher die Öffnung gelegen war. Fig. 42 stellt uns ein Ovar, das die Laichungsperiode eben durchgemacht hat, dar; es ist im Juni in Neapel konserviert worden. Das Längsgefäß ist außerordentlich weit und ebenso auch die Follikellacunen. Wie wir sehen, sind nicht alle Eier entleert worden, das große Ei dürfte wohl schon soweit entwickelt gewesen sein, daß es die Polocyten hätte bilden können; es waren aber vielleicht die Faktoren, welche die Entleerung der Eier bewirken, nicht mehr tätig, und so mußte das Ei zurückbleiben, um nun einem Zerfall anheimzufallen. Sein gezackter Rand deutet darauf hin, daß eine Resorption der Eisubstanzen begonnen hat; viel weiter ist dieselbe bei den andern etwas kleinern Eiern fortgeschritten, sie zeigen einen vacuolären Zerfall, der besonders bei den obersten deutlich hervortritt. Diese Eier sind nun bedeutend kleiner als die reifen; es handelt sich offenbar um ähnliche klein gebliebene Oocyten, wie sie NEIDERT u. LEIBER (41) beschreiben. Nach den Angaben dieser beiden Autoren sind in reifen Ovarien außer den ausgebildeten Eiern noch kleinere Oocyten zu finden, die zwar in der histologischen Differenzierung mit ihren größern Schwesterzellen Schritt halten, jedoch, wahrscheinlich wegen mangelhafter Nahrungszufuhr, in der Größe zurückbleiben. Der Atrialepithelüberzug der Narben ist in unserer Figur noch nicht kontinuierlich; ob die obere Narbe sich auch geöffnet hatte, ist immerhin fraglich, denn das Atrialepithel ist normalerweise schon so stark verdünnt, daß es leicht möglich ist, daß es infolge der Ausdehnung der Keimdrüse gerissen ist.

Fragen wir uns nun nach den Faktoren, welche die Ausstoßung der Eier bewirken, so wird es wohl nur in beschränktem Maße möglich sein, eine befriedigende Antwort zu geben.

Wir sahen, daß in der Perigonialhülle Muskelfasern vorhanden

sind, doch scheint es mir sehr unwahrscheinlich zu sein, daß diese bei der Entleerung der Eier wirksam wären. Denn eine Kontraktion der Perigonialhülle konnte an laichenden Ovarien in keinem Falle konstatiert werden. Im Gegenteil fand ich die Perigonialhülle bei vielen laichenden Ovarien der lateralen Kammerwand so eng angeschmiegt, daß sie kaum von der letztern unterschieden werden konnte (vgl. Fig. 41). Nachträglich scheint sich, wie Fig. 42 zeigt, die Perigonialhülle wohl zu kontrahieren, es könnte sich allerdings auch bloß um ein rein passives Einschrumpfen handeln.

Die Körpermuskulatur dürfte an der Entleerung der Eier jedenfalls beteiligt sein. Dies läßt sich auch experimentell nachweisen. Präpariert man nämlich eine Wand des Peribranchialraums mit den dazu gehörigen Gonaden, die im Reifestadium sein müssen, frei und legt sie in eine die Muskeln reizende Flüssigkeit, z. B. in ein Fixiermittel, so kontrahieren sich die Muskeln so stark, daß die Körperwand nach außen konkav wird; die Narben platzen dabei und die Geschlechtsprodukte treten aus. Wird jedoch das abpräparierte Stück festgeheftet, damit eine so ergiebige Kontraktion nicht erfolgen kann, so bleiben die Gonaden intakt. Es dürfte daher möglich sein, daß die Entleerung der Keimprodukte auch normalerweise durch eine kräftige Kontraktion der ganzen Körpermuskulatur der betreffenden Seite veranlaßt wird.

VIII. Die morphologische Bedeutung der Gonaden von Amphioxus.

Die Geschlechtsorgane verleihen den Acraniern ein sehr charakteristisches Gepräge; während ihre höhern Verwandten unsegmentierte Keimdrüsen haben, zeigen die Amphioxusgonaden eine metamere Anordnung.

Die Tatsache, daß sich bei reifen Lanzettfischen oft vor und hinter den funktionierenden Gonaden noch mehrere rudimentäre finden, läßt wohl den Schluß zu, daß sich die Keimdrüsen bei den Vorfahren des Amphioxus noch über eine größere Zahl von Segmenten ausdehnten als gegenwärtig. Wollen wir weitere Anknüpfungspunkte an niedere Tierformen suchen, so müssen wir von den entwickelten Keimdrüsen mit ihren Genitalkammern absehen, denn Gebilde, welche mit den letztern zu vergleichen wären, finden sich bei Wirbellosen nicht. Fassen wir hingegen die unreifen Gonadensäckchen, welche durch Stiele mit ihrem Mutterboden im Zusammen-

hang stehen, und noch jüngere Stadien ins Auge, so wird es nicht schwer sein, vergleichbare Bildungen bei den Wirbellosen zu finden. Wie wir oben sahen, besteht höchst wahrscheinlich ursprünglich eine Kommunikation der Keimhöhle mit der Höhle des Muttersomiten; falls auch eine derartige Kommunikation nicht immer vorhanden sein sollte, so können die Befunde, bei denen es sich um eine solche Verbindung der Höhlen handelt, und die frühern Stadien nur so gedeutet werden, daß ursprünglich eine gemeinsame Keim- und Somitenhöhle bestanden hat. Die meiste Ähnlichkeit mit diesem Verhalten zeigen die Polychäten; die Keimzellen treten in einer größern Anzahl von Körpersegmenten auf, und zwar gehen sie aus dem Epithel der Leibeshöhle hervor. Formen, bei denen die Keimzellen der Hinterwand der Dissepimente ansitzen, zeigen manches Übereinstimmende mit den erwähnten Stadien des Amphioxus; die Keimzellen brauchen sich nur in das nächstvordere Segment etwas vorzubuchten, und wir haben ein Säckchen, das eine große Ähnlichkeit hat mit den Gonadanlagen von Amphioxus. Die Entleerung der Geschlechtsprodukte bei Amphioxus durch einen Riß der Peribranchialwand ist, obschon sie vollkommen gesetzmäßig verläuft, doch mehr ein Gewaltakt, denn es handelt sich um eine Zerreißung der Körperwand, um die Entstehung einer Wunde, was der relativ hohen Organisationsstufe des Amphioxus wenig zu entsprechen scheint. Das Zustandekommen dieses Prozesses in der phylogenetischen Entwicklung könnte mit der Ausbildung des Peribranchialraumes und mit der Trennung der Muskeltaschen von den Seitenplatten in Verbindung gebracht werden. Es wäre daher nicht undenkbar, daß die Entleerung früher durch die Nierenkanälchen erfolgte.

Die Ausbildung der Geschlechtsprodukte von Amphioxus scheint mir also einige Anhaltspunkte zu bieten für die Annahme, daß die Vorfahren des Amphioxus mit denen der Anneliden zusammenhängen; diese Annahme findet auch in der sonstigen Organisation des Amphioxus einige Bestätigung.

LEGROS (32) versuchte die reifen Gonaden von Amphioxus mit denen der Ascidien in Verbindung zu bringen. Obschon ich überzeugt bin, daß die Tunicaten und Acranier sehr nahe verwandte Gruppen darstellen, scheint mir eine derartige Homologisierung doch nicht durchführbar zu sein; die Entwicklung der Geschlechtsorgane in beiden Klassen, einerseits aus einem Strang mesenchymatischer Zellen, andererseits aus dem Epithel der Muskelkammern, erscheint vorläufig so verschieden, daß sie gar keinen Vergleich zuläßt, und

dasselbe ist mit den reifen Gonaden der Fall. Die Schemata, welche LEGROS von den beiderlei Geschlechtsorganen gibt, sind zu schematisch, als daß man darauf eine vergleichend-anatomische Hypothese gründen könnte, denn auf diese Art ließe sich auch ein Vergleich zwischen den Geschlechtsorganen des Amphioxus und den Gonaden irgend eines beliebigen Tieres, etwa eines Mollusken, durchführen.

Auf viel sicherem Boden bewegen wir uns, wenn wir die Gonaden des Amphioxus mit dem Urogenitalsystem der Cranioten vergleichen. BOVERI (6, 7, 8) hat die hierbei auftretenden Fragen sehr ausführlich und gründlich erörtert; wenn ich hier trotzdem diese Verhältnisse einer Besprechung unterziehe, so tue ich es, da ich glaube, durch die an entwickelten Gonaden gemachten Befunde einiges beitragen zu können zur Festigung der Homologisierung der Geschlechtsorgane des Amphioxus mit der Urniere der Cranioten.

BOVERI faßte bei seinen Untersuchungen die embryonalen Entwicklungsstadien der Selachier ins Auge und verglich sie mit den Verhältnissen bei Amphioxus. Der leitende Gesichtspunkt hierbei war ihm das scheinbare Fehlen eines der Urniere der Cranioten gleichzustellenden Mesodermabschnittes bei Amphioxus. RÜCKERT (49) hatte durch seine schönen Untersuchungen über die Entwicklung der Niere der Selachier gezeigt, daß die Gonaden- und die Urnierenanlage in den engsten Beziehungen zueinander stehen; die Urgeschlechtszellen treten in großer Menge in den segmentierten Teilen des Mesoderms auf, in der nächsten Nachbarschaft der Urniere, so daß RÜCKERT die ganze Bildung als *Gononephrotom* bezeichnet. Zu einer ähnlichen Auffassung kam VAN WIJHE (61), er spricht von *Gonotomen*. Vergleicht man dieses Gonotom mit der Amphioxusgonade, so ist man wohl berechtigt, diese Lagerung der Urgeschlechtszellen bei Selachiern als eine Recapitulation des Amphioxuszustandes aufzufassen; später findet dann bei Selachiern eine Verschiebung der Urkeimzellen in die unsegmentierte Leibeshöhle statt. RABL (46) fand die Angaben RÜCKERT'S und VAN WIJHE'S in bezug auf die Lagerung der Keimzellen in gewissem Sinne bestätigt. Neuere Untersuchungen von BEARD (5) und WOODS (70) haben allerdings gezeigt, daß die Urkeimzellen nicht aus dem Mesoderm ihren Ursprung nehmen, sondern schon von Anfang an als selbständige Bildungen auftreten; durch Wanderung kommen sie in verschiedene Teile des Mesoderms zu liegen, doch treten sie, wie vor allem WOODS hervorhebt, in größerer Menge in dem segmentierten Meso-

derm auf, was also den Angaben der frühern Autoren vollkommen entspricht.

Kehren wir nun zu den Ausführungen BOVERI's inbezug auf das Gononephrotom zurück. Er zeigte, daß die Lage der Gononephrotome der Selachier der Lage der Genitalkammern von Amphioxus entspricht: sie repräsentieren den untersten segmentalen Mesoblastabschnitt. Es folgt daraus, daß die Genitalkammern von Amphioxus potentia dieselben Elemente enthalten wie die Gononephrotome der Selachier. Da die Lage der Urkeimzellen bei Cranioten später eine andere wird, behält von den beiden Elementen des Gononephrotoms nur die Urniere die ursprüngliche Lagerung. Diese ist daher den Genitalkammern von Amphioxus homolog. Die Urniere ist nach der Ansicht BOVERI's also aus den Genitalkammern amphioxusähnlicher Craniotenvorfahren hervorgegangen und zwar, indem die zeitweise stattfindende Eröffnung derselben in den Peribranchialraum persistierte und sich zu dem Endabschnitt des Urnierenkanälchens ausbildete, die Keimzellen selbst dagegen sich in die unsegmentierte Leibeshöhle verschoben. Den Peribranchialraum homologisiert BOVERI mit dem Vornierengang der Cranioten. Der leitende Gesichtspunkt hierbei ist ihm das Vorhandensein der bekanntlich von ihm (und bald darauf auch von WEISS (66)) entdeckten Nierenkanälchen, welche BOVERI mit den Vornierenkanälchen homologisiert.

Gegen diese Auffassung des Nierensystems der Wirbeltiere sind viele Einwände erhoben worden, sie gründen sich hauptsächlich auf Verhältnisse bei höhern Cranioten. Trotz diesen Einwänden, auf die ich weiter unten eingehen will, glaube ich doch an der besprochenen Auffassung festhalten zu können, und zwar auf Grund der an reifen Gonaden von Amphioxus gemachten Befunde.

Wie wir im speziellen Teil sahen, treten in der Keimdrüse von Amphioxus richtige Excrete auf. Ich will hier die Äußerung BOVERI's inbezug auf die von ihm postulierte Umbildung der Genitalkammer in ein Harnkanälchen wörtlich anführen. „Sollte es nicht ganz wahrscheinlich sein,“ meint BOVERI (7), „daß diese aus den Genitalkammern entstandenen Kanäle der Excretion dienstbar gemacht werden? Die Bedingungen dafür sind vorhanden. Die Kanälchen münden in einen bereits als Harnleiter fungierenden Gang, den Vornierengang (d. i. Peribranchialraum) und es ziehen Blutgefäße an ihnen vorbei, die, nachdem sie früher die Geschlechtszellen zu ernähren hatten, sogar als sehr wohl entwickelt vorausgesetzt werden dürfen. So läßt sich wohl nichts gegen die Annahme

einwenden. daß diese Gefäße, anstatt wie früher Ernährungsflüssigkeit an die Kanälchen abzugeben, Zersetzungsprodukte in dieselben ausscheiden.“ Dies ist nun nicht nur wahrscheinlich, dies ist tatsächlich der Fall, die Gonaden enthalten Excrete, die allerdings zugleich mit der Nährflüssigkeit abgegeben werden. Inbezug auf einen Punkt glaube ich die Theorie BOVERI's auf Grund dieses Befundes erweitern zu dürfen. BOVERI spricht nämlich nicht von Gonaden selbst, sondern nur von Genitalkammern, indem er offenbar von der Tatsache ausgeht, daß sich in den meisten Fällen die Urkeimzellen schon auf sehr frühen Entwicklungsstadien von den Generationen der Somazellen trennen; dies ist bei Amphioxus nicht der Fall, indem eben Zellen, die von den Urkeimzellen gar nicht zu unterscheiden sind, doch zu Somazellen, zu excretorischen Zellen, werden. Wenn wir diese Tatsache berücksichtigen, so dürfen wir die Homologisierung mit der Craniotenurniere wohl auf den ganzen Gonadenkomplex von Amphioxus (also Genitalkammer + Keimdrüse) ausdehnen. Die Entstehung der Urniere hätten wir uns daher so vorzustellen, daß eine stärkere Excretion seitens der Gonaden, wahrscheinlich einhergehend mit einer Rückbildung der Vornierenkanälchen, eine Trennung der Keimzellen von dem excretorischen Teil der Gonade notwendig machte. Von einer hypothetischen Rekonstruktion der weiteren Differenzierungsvorgänge, für welche uns die Befunde bei Amphioxus keine Anhaltspunkte liefern, will ich hier absehen.

Die Tatsache, daß die Gonaden des Amphioxus, die ja aus einem Abschnitt des Mesoderms hervorgehen, der bei den Selachiern die Urniere liefert, Excrete produzieren, scheint mir, abgesehen von andern übereinstimmenden Merkmalen, an sich schon ein ungemein kräftiges Argument zu sein für die Annahme einer Homologie der Amphioxusgonade mit der Selachier-Urniere. Die excretorische Funktion der Amphioxusgonade zeigt uns, daß sich die Übereinstimmung der beiden Organe bis auf die feinsten histologischen Verhältnisse erstreckt, denn die Excretion ist ja nichts anderes als ein Ausdruck des feinem Baues der betreffenden Zellen.

Einen andern Beweis für die Homologie der Amphioxusgonade mit der Cranioten-Urniere erblicke ich in der Gefäßversorgung des erstern Organs. Die Gonaden von Amphioxus beziehen ihr Blut aus den Cardinalvenen. Daß es sich um Cardinalvenen handelt, hat LEGROS (33) durch Bezugnahme auf ihre Lage zu dem Gesamtgefäßsystem und auf die aus ihnen entspringenden Gefäßäste (die von

BURCHARDT [10] entdeckten Ductus Cuvieri¹⁾ nachgewiesen. Die ganze Ausbildung der Cardinalvenen von Amphioxus zeigt, daß sie im innigsten Zusammenhange mit den Gonaden stehen; wie wir sahen, ist ihr Auftreten in der embryonalen Entwicklung durch das Auftreten der Gonade bedingt; sie sind die eigentlichen Gefäße der Gonaden und richten sich in ihrer Weite nach der Entfaltung der Gonaden. Das gleiche Verhalten der Cardinalvenen, und zwar ist es hier die hintere Cardinalvene, in bezug auf ein bestimmtes Organ sehen wir auch bei Selachiern. Nach der Aussage der meisten Forscher, die sich mit der Entwicklung der Selachier beschäftigten, treten die hintern Cardinalvenen bei Embryonen erst auf, wenn sich dieses Organ zu entfalten beginnt, und bleiben von nun an im innigsten Zusammenhange mit demselben. Dieses Organ ist die Urniere.

Bei andern Wirbeltierklassen liegen die Verhältnisse allerdings etwas anders, doch zeigt auch hier die *Cardinalis posterior* einen sehr engen Anschluß an die Urniere, außerdem sind die Verhältnisse bei Selachiern als die primitivern aufzufassen, denn von ihnen lassen sich alle Komplikationen, die wir bei höhern Cranioten antreffen, sehr einfach ableiten, nur die einfachen Verhältnisse bei Selachiern ermöglichen uns eine einheitliche Auffassung des Gefäßsystems der Cranioten. Es stimmen ja übrigens alle Autoren in dieser Auffassung des Selachiergefäßsystems überein. HOCHSTETTER z. B. stellt daher auch in seiner Bearbeitung der Entwicklungsgeschichte des Gefäßsystems in HERTWIG's Handbuch die Selachier allen übrigen Vertebraten an die Spitze.²⁾

1) Wie ich einer Fußnote bei VAN WIJHE (64), die ich früher übersehen, entnehme, gibt dieser Forscher an, daß auch ihm dieses Gefäß schon bekannt war. Auch er homologisiert es mit dem Ductus Cuvieri der Cranioten.

2) Da hier von diesem Werke HOCHSTETTER's die Rede ist, sei es mir gestattet, einiges in bezug auf eine Fußnote in meiner Arbeit „Über segmentale Venen etc.“ (71) nachzutragen. In der Fußnote 1 p. 627 machte ich darauf aufmerksam, daß das HOCHSTETTER'sche Schema der embryonalen Venenstämme von *Petromyzon* nicht ganz übereinstimmt mit der diesbezüglichen Figur (138) bei GOETTE, obschon es heißt „nach GOETTE“. Herr Prof. HOCHSTETTER hatte nun die Güte, mir mitzuteilen, daß er bei der Schematisierung die Verlaufsrichtung der *V. cardinalis* der Deutlichkeit halber etwas anders gezeichnet hat als GOETTE und zwar unter Berücksichtigung der Angaben GOETTE's im Text (deren Richtigkeit ich allerdings zum Teil anzweifle). Eine Verwechslung der

Wir sahen also, daß in bezug auf das Venensystem die Gonaden von Amphioxus genau das gleiche Verhalten aufweisen wie die Urniere der Cranioten, vor allem der Selachier.

Es kommen hier allerdings zunächst die Gonaden in Betracht, welche im Bereiche der hintern Cardinalvene, also caudalwärts vom Ductus Cuvieri gelegen sind, denn die Urniere der Selachier liegt im Bereich der hintern Cardinalvene, während bloß ein Drittel der Gonadenreihe des Amphioxus von der *Cardinalis posterior* versorgt wird. Müssen wir da wohl annehmen, daß sich die Homologie mit der Selachierurniere bloß auf diese hintern Gonaden erstreckt, daß sich also die vordern zwei Drittel der Gonadenreihe im Laufe der phylogenetischen Entwicklung rückgebildet haben? Diese Frage steht im engsten Zusammenhange mit dem schon oft diskutierten Problem des Amphioxuskopfes; wir müssen daher zunächst auf diesen Punkt eingehen. In der berühmten Schrift über das Kopfskelett der Selachier vertrat GEGENBAUR (15) die Ansicht, daß der ganze vom Kiemen Darm eingenommene Körperabschnitt des Amphioxus dem Kopfe der Cranioten entspricht. VAN WILHE (62) hingegen wies mit Rücksicht auf die Entwicklung des Kiemenkorbes darauf hin, daß derjenige Teil desselben, der durch die Bildung der tertiären Kiemenspalten zustande kommt, offenbar dem Kopfe nicht angehören kann, und statuierte die Zahl 9 für die Anzahl der dem Kopf der Cranioten entsprechenden Segmente des Amphioxus. BOVERI (7) konnte sich dieser Auffassung nicht ganz anschließen, faßt aber auch einen Teil des Kiemenkorbes als dem Rumpf angehörig auf, und zwar dies vor allem mit Rücksicht auf die Nierenkanälchen. Zu dieser Auffassung der Kiemenregion des Amphioxus, als eines der Kiemenregion und dem Vorderrumpf der Cranioten entsprechenden Gebildes, welcher sich meines Wissens die meisten Forscher angeschlossen (auch GEGENBAUR (16) acceptierte sie später in gewissem Sinne), scheint die Tatsache, daß der Ductus Cuvieri des Amphioxus hinter dem Kiemenkorb gelegen ist, im Widerspruch zu stehen. Bei Cranioten mündet bekanntlich der Ductus Cuvieri dicht hinter der Kiemenregion in das ventrale Gefäß, welches hier zum Herzen differenziert ist. Ich glaube jedoch zeigen zu können, daß dieser Widerspruch nur ein scheinbarer ist. Wie VAN WILHE (64) angibt, verschiebt

Cardinalvene mit der Darmlebervene seitens HOCHSTETTER's, von der ich in der betreffenden Anmerkung spreche, ist daher als ausgeschlossen zu betrachten.

sich das Herz von Amphioxus [so bezeichnet er meinen (Lit. 71) Sinus venosus] mit dem Auftreten der tertiären Kiemenspalten nach hinten, so daß es immer dicht hinter dem Kiemenkorb gelegen ist; die Verlagerung¹⁾, die der Sinus venosus erfährt, ist also ziemlich beträchtlich, sie entspricht der Länge des Bezirkes mit tertiären Kiemenspalten. Nach den Ausführungen VAN WIJHE'S wird der Sinus venosus des erwachsenen Amphioxus von weiter caudalwärts liegenden Spinalnerven versorgt als das Herz der Cranioten, und zwar eignet er sich bei der Verschiebung nach rückwärts immer weiter nach hinten liegende Nervenäste an. Bei der Rückbildung der hintern Kiemenspalten der amphioxusähnlichen Craniotenformen wird es sich daher offenbar wieder um denselben Vorgang, allerdings in umgekehrter Reihenfolge, gehandelt haben, denn für eine Homologie des Sinus von Amphioxus mit dem Herzen der Cranioten spricht sowohl die Lage wie auch das Verhalten zu dem übrigen Gefäßsystem. Bei dieser Verschiebung des Herzens nach vorn mußte sich auch der Ductus Cuvieri nach vorn verschieben, denn wir finden ihn überall in derselben Querebene wie den Sinus venosus. Es kamen daher bei dieser Verschiebung immer weitere Körperbezirke, welche anfangs im Bereich der Cardinalis anterior lagen, in das Gebiet der Cardinalis posterior zu liegen, mit andern Worten, die hintere Cardinalvene hat sich auf Kosten der vordern nach vorn verlängert. So kam nun auch der größte Teil der Gonaden in den Bereich der hintern Cardinalvene zu liegen, die Homologisierung mit der Urniere hat mithin auch für die vor dem Ductus Cuvieri gelegenen Gonaden des Amphioxus Geltung. Bloß die vordersten Gonaden dürften sich rückgebildet haben.

Die Ähnlichkeit der Amphioxusgonade mit der Urniere beschränkt sich aber in dieser Beziehung nicht bloß auf das Verhältnis zu den Körpergefäßstämmen, sondern sie geht noch weiter. Auch die feinen Verzweigungen der Gefäße an der Gonade entsprechen denen der Urniere. Ich gebe hier ein Schema von dem Venensystem des Amphioxus (Fig. R). Seitlich sehen wir den Cardinalvenen segmental angeordnete Gefäß-

1) Es wäre interessant, das Verhalten des Ductus Cuvieri bei dieser Verschiebung des Sinus venosus zu verfolgen; ich halte es für sehr wahrscheinlich, daß auf diesen primitiven Stadien noch vordere Quervernen vorhanden sind, welche bei der Verschiebung des Sinus venosus eine nach der andern die Rolle eines Ductus Cuvieri spielen und dann degenerieren; es mag aber auch sein, daß da noch alle Quervernen gleichmäßig ausgebildet sind.

netze ansitzen, es sind dies die Gonadenlacunen. Jedem, der mit den Verhältnissen des Venensystems bei Selachiern vertraut ist, wird gewiß sofort die große Ähnlichkeit mit der *Cardinalis posterior* der erwachsenen Selachier auffallen. Der einzige Unterschied ist der, daß bei *Amphioxus* diese Gonadenwundernetze unipolar sind, bei Selachiern aber bipolar. Doch dieser Gegensatz ist kein prinzipieller, denn man kann den bipolaren Zustand aus dem unipolaren leicht durch eine Spaltung der *Cardinalis posterior* von *Amphioxus* in zwei parallele Stämme, von denen der eine eine Verlängerung der Caudalvene darstellt, der andere aber die eigentliche *Cardinalis* ist, ableiten. Dies würde auch ungefähr den von BALFOUR (1) und von RABL (45) geschilderten Prozessen der Entwicklung des Selachiervenensystems entsprechen. Ich verweise in dieser Beziehung auf die bekannten RABL'schen und HOCHSTETTER'schen (24, 25) Schemata, die ja in alle Lehrbücher aufgenommen wurden. Das *Amphioxus*venensystem würde einem Stadium der Selachierentwicklung entsprechen, wo die *Cardinalis posterior* kontinuierlich in die Caudalvene übergeht (vgl. auch fig. 1, Lit. 71). Wäre auf diesem Stadium

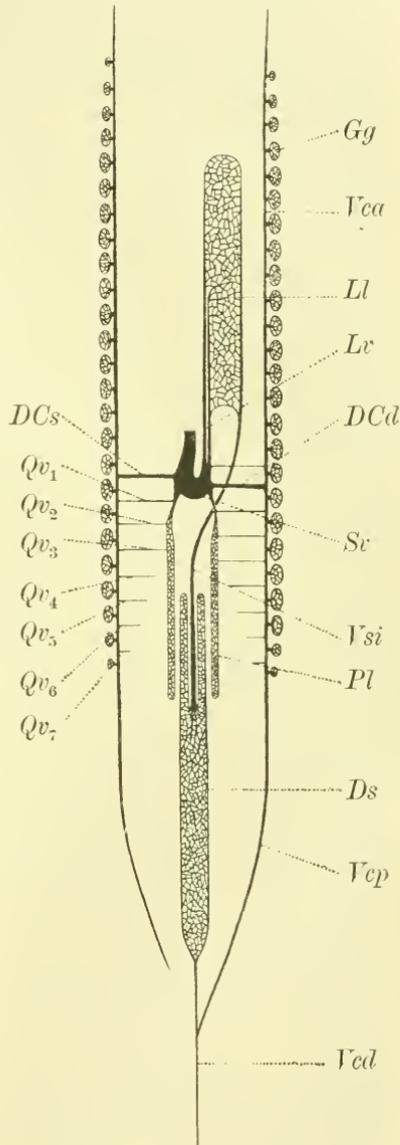


Fig. R.

Schema des venösen Kreislaufes von *Amphioxus*.

DCd Ductus Cuvieri dexter, *DCs* Ductus Cuvieri sinister, *Gg* Genitalgefäße. *Ll* Leberlacunen, *Lv* Lebervene, *Pl* Parietal-lacune, *Qv₁—Qv₇* Quervernen, *Vca* Vena cardinalis anterior, *Vcd* Vena caudalis, *Vcp* Vena cardinalis posterior.

Fig. R.

schon eine entwickelte Urniere vorhanden, so wären wahrscheinlich ihre Wundernetze auch unipolar. Diese Erwägungen berechtigen uns wohl dazu, das Nierenpfortadersystem der Selachier mit dem Genitalpfortadersystem von *Amphioxus* (vgl. Kap. IV) zu homologisieren.

Betrachten wir alle die besprochenen Ähnlichkeiten zwischen der *Amphioxus*gonade und der Cranioten-Urniere, so wird gewiß jeder Unbefangene die behauptete Homologie als sehr wohl begründet anerkennen müssen.

Um an diese Homologie noch weitere Vergleiche anknüpfen zu können, halte ich es für angezeigt, die Einwände, welche gegen die angeführten Auffassungen von der Vorniere und von den Gonaden des *Amphioxus* erhoben wurden, zu besprechen. Ich will hier nur die Punkte hervorheben, die speziell für *Amphioxus* in Betracht kommen. Über das Verhältnis der Vorniere zu der Urniere gibt es bekanntlich zwei Auffassungen. Nach der ältern Ansicht (GEGENBAUR, W. MÜLLER und FÜRBRINGER), die auch gegenwärtig von der Mehrzahl der Forscher vertreten wird, sind die Vorniere und die Urniere nicht homodyname Teile desselben Organsystems, sondern sie sind aus verschiedenen Anlagen hervorgegangen, oder, wie andere annehmen, die Urniere ist eine „vervollkommnete Generation“ der Vorniere. Nach der andern Auffassung, die von SEDGWICK (54) begründet wurde, sind die Vorniere und Urniere (und auch die Nachniere) bloß verschiedene Abschnitte desselben Organsystems. Diese Ansicht fand anfangs wenig Anklang, später sind jedoch einige Forscher, so FIELD (14), PRICE (43) und vor allem BRAUER (9) für dieselbe eingetreten. Mit den oben besprochenen Theorien über die Homologa der Cranioten-Excretionsorgane bei *Amphioxus* verträgt sich begreiflicherweise nur die erstere Ansicht, während die Vertreter der letztern Auffassung zum mindesten die Homologie der *Amphioxus*gonaden mit der Urniere nicht anerkennen können. Die Ansicht, daß die Nierenkanälchen von *Amphioxus* der Vorniere der Cranioten homolog sind, verträgt sich jedoch ganz gut mit beiden Auffassungen der Cranioten-Excretionsorgane. Es hat daher auch die Mehrzahl der Forscher diese Theorie BOVERI's mehr oder weniger acceptiert. PRICE und BRAUER setzen selbstredend konsequenterweise die Nierenkanälchen von *Amphioxus* ihrem Holonephros, auf welchen ich noch später zu sprechen komme, homolog. Gegen die Auffassung der Nierenkanälchen von *Amphioxus* als einer Vorniere oder überhaupt als eines den Excretionsorganen der Cranioten

irgendwie homologen Organs hat sich VAN WIJHE (9) ausgesprochen. VAN WIJHE glaubt nämlich in der Thymus der Cranioten ein Homologon der „epibranchialen“ Kanälchen von Amphioxus zu erkennen, und zwar scheint ihm die Branchiomerie der letztern und überhaupt ihr enger Anschluß an die Kiemenbogen im Widerspruch zu stehen mit einer Vergleichung mit der Vorniere; auch das Vorkommen der Nierenkanälchen in der Kopfregion scheint ihm dagegen zu sprechen, „da der Pronephros sämtlicher Cranioten auf den Rumpf beschränkt ist“. Was zunächst die Deutung der Nierenkanälchen als Homologa der Thymus anlangt, so liegt ihre Willkürlichkeit auf der Hand. Es läßt sich wohl keine embryologische Tatsache anführen, die für diese Hypothese sprechen würde, im Gegenteil machen die Untersuchungen von DOHRN (12), DE MEURON (37), VAN BEMMELEN (59), MAURER (35, 36) und BEARD (4) eine solche Annahme sehr unwahrscheinlich. Die Thymus entsteht bei niedern Wirbeltieren aus dorsalen Epithelknospen [Thymusplacode (BEARD)] einer oder mehrerer Kiemenspalten, bei Vögeln aus einem langen Strang, der dem Gipfel der dritten Kiemenspalte entstammt und einer schwachen Wucherung des Gipfels der vierten Spalte, bei Säugetieren sind die Thymusanlagen ein ventraler Schlauch der dritten Kiemenspalte und auch ein doppeltes Divertikel derselben. Ihre Anlage ist also auf das Entoderm zurückzuführen. (Nach HIS (23) soll der Sinus praecervicalis die epitheliale Anlage beim Menschen abgeben, diese wäre also ektodermal, doch hat dies hier nichts zu bedeuten, denn die Thymus der Säuger ist ja ein ganz anderes Organ als die Thymus der andern Cranioten.) Die Entwicklung der Nierenkanälchen ist zwar noch nicht bekannt, doch zweifelsohne haben sie mit dem Entoderm nichts zu tun. Was nun die Branchiomerie der Nierenkanälchen anbetrifft, so wird da etwas behauptet, was bei der Beurteilung einer solchen Homologie gar nicht in Betracht kommt, denn sobald sich die Kiemenspalten rückbilden, kann es keine Branchiomerie mehr geben. Daß sich die Nierenkanälchen nun segmental anordnen, ist nichts Unmögliches; wir sehen ja dasselbe auch bei andern Organen. So zeigen z. B. die Sinnesorgane der Seitenlinie der höhern Fische und Amphibien eine streng segmentale Anordnung, während sie bei Cyclostomen [LANGERHANS (30)] noch ganz unregelmäßig über den Körper zerstreut sind. Ihre Metamerie bei den erstern Gruppen ist also eine sekundäre, übrigens ist auch die Embryonalanlage der Seitenlinie bei diesen Formen anfangs gar nicht metamer. Was speziell die

Excretionsorgane anlangt, so bietet uns eine von LANG (29) beschriebene Seeplanarie, *Gunda segmentata*, interessante Verhältnisse; hier folgen nämlich die Excretionsorgane der Körpersegmentierung, die Excretionscapillaren sind zwar regellos zerstreut, hingegen sind gewisse Knäuel, welche von den Sammelgefäßen gebildet werden, streng segmental angeordnet und ebenso die Mündungen der Excretkanäle nach außen. Wie aus dem ganzen Bau dieses Tieres hervorgeht, ist die Segmentierung der Excretionsorgane nur eine Anpassung an die Segmentierung der übrigen Organe (Darm, Geschlechtsorgane), also sekundär.

Daß zwischen der Segmentierung und Nichtsegmentierung kein so großer Gegensatz besteht, wie vielfach angenommen wird, zeigen uns übrigens auch die Geschlechtsorgane von Amphioxus, die ja segmental sind, während die der Cranioten einfach sind; man muß doch, mag man das Verhältnis der beiderlei Geschlechtsorgane auffassen wie man will, einen Übergang des einen Zustandes in den andern annehmen.

Der zweite Einwand, daß die epibranchialen Kanälchen auf die Kopfreion beschränkt sind, wird schon dadurch hinfällig, daß, wie wir seit den Untersuchungen PRICE'S (43) wissen, bei Myxinoiden Vornierenkanälchen auch in der Kiemenregion zur Anlage kommen; dasselbe gibt HATTA (21, 22) für die Petromyzonten an.

Der Homologisierung der Nierenkanälchen von Amphioxus mit der Vorniere der Cranioten dürften also wohl keine stichhaltigen Bedenken entgegenstehen.

Die Homologisierung der Genitalkammern mit der Urniere ist hingegen von den verschiedensten Seiten angegriffen worden. Die große Übereinstimmung der Vorniere und Urniere bei höhern Wirbeltieren schien den meisten Autoren dagegen zu sprechen. Es haben daher auch Forscher, die eine Verschiedenheit der Anlagen beider Systeme anerkennen, die erwähnte Theorie abgelehnt; vor allem wäre hier SEMON (55) zu erwähnen, der in der Urniere bloß eine „zweite Generation“ der Vorniere erblickt. Da bereits BOVERI gezeigt hat, daß man sich unter dieser Phrase keinen phylogenetischen Vorgang vorstellen kann, brauche ich auf diesen Einwand wohl nicht einzugehen. SEMON (56) findet in dem PRICE'Schen Befund einen Beweis für seine Auffassung des Nierensystems. PRICE (42, 43) untersuchte junge Entwicklungsstadien von *Bdellostoma* und fand bei jüngern Stadien (A und B) ein aus metameren Kanälchen bestehendes Nierensystem, das sich durch den ganzen Körper erstreckt.

Auf einem ältern Stadium (C) ist in dem vordern Körperabschnitt eine Vorniere ausgebildet, in dem hintern hingegen eine Urnieren. Ganz richtig vergleicht PRICE jenes primäre Nierensystem mit den Nierenkanälchen von Amphioxus. Die Tatsache, daß auf dem Stadium C zwei differente Nierensysteme entwickelt sind, läßt ihn annehmen, daß die Urnieren aus dem hintern Abschnitt des primitiven Nierensystems hervorgegangen ist, die Vornieren aus dem vordern, er faßt daher beide Systeme unter dem Begriff eines Holonephros zusammen. Der PRICE'sche Befund beweist uns in Wirklichkeit, was FELIX (13) schon sehr klar diskutiert hat, in dieser Hinsicht gar nichts, denn, da das Stadium C schon sehr viel älter ist als B, kann es ebensogut möglich sein, daß sich auf den Zwischenstadien das primäre Nierensystem in dem hintern Rumpfabschnitt ganz rückbildet und durch ein neues, aus einem andern Teil des Mesoderms hervorgegangenes Nierensystem, die Urnieren, ersetzt wird. Bis also nicht neue Untersuchungen vorliegen, kann man sich in dieser Hinsicht auf die PRICE'schen Befunde in keiner Weise berufen. Im Gegenteil glaube ich, daß durch die Untersuchungen von MAAS (34) an *Myxine* die letztere Deutung der PRICE'schen Befunde, daß sich das primäre Nierensystem im hintern Rumpfabschnitt rückbildet und durch ein neues ersetzt wird, sehr wahrscheinlich geworden ist. Wie MAAS zeigte, erinnert die Vornieren von *Myxine* mit ihren Kanälchen lebhaft an die entsprechenden Bildungen bei Amphioxus, während die Urnieren ganz andere Verhältnisse aufweist. Mit Recht sagt MAAS von den Myxinoiden: „Sie vermitteln auch in ihrem Excretionssystem zwischen Amphioxus und den niedersten eigentlichen Fischen.“ Es ist meiner Meinung nach wohl kaum denkbar, daß zwei Abschnitte eines einheitlichen Systemes trotz gleicher Funktion so different werden sollten wie die Vor- und Urnieren von *Myxine*.

Einen ähnlichen Standpunkt wie PRICE vertritt auch BRAUER (9). Auf Grund seiner Untersuchungen über die Entwicklung des Urogenitalsystems von *Hypogeophis* kommt er zu dem Schluß, daß die Vornieren und Urnieren der Cranioten verschiedene Abschnitte eines Holonephros sind, und zwar ist der vordere Abschnitt desselben das larvale Excretionsorgan (Vornieren), der hintere Abschnitt hingegen das Excretionsorgan des erwachsenen Tieres (Urnieren) und ist daher höher ausgebildet worden. Mit dieser Auffassung des Nierensystems stehen vor allem die Beobachtungen über das Vorkommen von Vornieren- und Urnierenanlagen in demselben Segment im Widerspruch. Es kommen hier besonders die übereinstimmenden Angaben RÜCKERT'S

(49), VAN WIJHE'S (61) und RABL'S (46) für das Nierensystem der Selachier in Betracht. BRAUER sucht diesen Angaben dadurch zu begegnen, daß er die Urnierenanlagen der in Frage kommenden Segmente nicht als solche anerkennt, sondern er hält sie für Teile der Vornierenephrotome. Er knüpft an RABL'S fig. 3 c, tab. 15 an, welche einen Schnitt durch die Anlage des zweiten Urnierenkanälchens darstellt, und meint, dies sei kein Urnierenkanälchen, weil die Wände dieser Bildung nicht in allen ihren Teilen das gleiche Epithel aufweisen, während die Anlage eines Nierenkanälchens stets in allen Wänden ein Cyliinderepithel hat. Der Schnitt fig. 3 c trifft das Kanälchen an seiner Peripherie und läßt schon deshalb keine Aussage über die Ausbildung des Kanälchenepithels zu; er zeigt uns nur, daß das Kanälchen nach oben zu gegen das Sklerotom nicht scharf abgegrenzt ist. Die weiter vorn liegenden Schnitte durch dasselbe Kanälchen (fig. 3 a und b) zeigen uns das schönste Cyliinderepithel. RABL bemerkt nun ausdrücklich: „Ganz ähnliche Bilder wie vom zweiten Urnierenkanälchen erhält man von den nächstfolgenden. Weiter nach hinten ändern sich allmählich¹⁾ die Bilder, und wenn auch die Entwicklung der Urnierenkanälchen im ganzen Rumpf in der gleichen¹⁾ Weise erfolgt. . . .“; fig. 4, tab. 15, welche das 20. Urnierenkanälchen darstellt, zeigt uns, daß es sich hier um die dieselben Wandungsverhältnisse handelt wie bei dem zweiten Urnierenkanälchen. Die Einwände BRAUER'S, daß die Form der in fig. 3 dargestellten Urwirbelkommunikation der eines Urnierenkanälchens nicht entspricht, werden vollkommen entkräftet durch die angeführten Worte RABL'S, daß sich die Bilder von vorn nach hinten allmählich ändern, daß es sich also um allmähliche Übergänge handelt, woraus es sich ergibt, daß die Urwirbelkommunikationen der vordern Segmente demselben System angehören wie die andern Urnierenanlagen. Es genügt übrigens bloß ein Blick auf die Abbildungen der klaren RABL'Schen Modelle, um einzusehen, daß die Anlagen der Vorniere und Urnieren in bezug auf den Ort ihrer Entstehung von Anfang an verschieden sind: Die Vorniere geht aus einem den Seitenplatten näher liegenden Abschnitt des Mesoderms hervor als die Urnieren, was wohl auch sehr für eine Verschiedenheit beider Systeme sprechen dürfte.

Ebenso überzeugend wie die RABL'Schen Bilder sprechen auch

1) Im Original nicht gesperrt gedruckt.

die ältern Angaben RÜCKERT'S und VAN WIJHE'S für das Auftreten der Urniere und Vormiere in den gleichen Segmenten. Man vergleiche nur RÜCKERT'S (49) fig. 19. tab. 15 und VAN WIJHE'S (61) fig. 6 a—g, tab. 30.

Ich gebe gern zu, daß die Vormiere und Urniere der Gymnophionen in ihrem Bau sehr übereinstimmen, so daß bei alleiniger Berücksichtigung dieser Tiergruppe die Annahme, es handle sich um zwei Abschnitte eines einheitlichen Nierensystems, wohl sehr nahe liegen mag. Die Befunde bei Selachiern, die zweifelsohne eine sehr primitive Gruppe darstellen, sprechen jedoch, wie wir sahen, mit großer Entschiedenheit gegen eine derartige Homodynamie. Übrigens zeigen auch die Vormiere und Urniere der Gymnophionen in ihrer ersten Anlage einen Unterschied, der mir sehr beachtenswert zu sein scheint. Die Vormierenkanälchen entstehen nämlich aus der lateralen Wand des Nephrotoms, die Urnierenkanälchen aber aus einer mehr dorsal gelegenen Partie des letztern. BRAUER ist zwar bemüht, zu zeigen, daß dies bloß ein scheinbarer Unterschied sei, doch wird dies durch seine fig. 76, tab. 5, welche die erste Anlage eines Urnierenkanälchens darstellt, wenig bestätigt: es handelt sich um eine ganz deutlich dorsalwärts gerichtete Ausstülpung der obern lateralen Kante des Nephrotoms. BRAUER meint, diese Bildung käme „infolge der engen Lagerung des Nephrotoms am Vormierengang“ zustande; ob nicht vielleicht das Umgekehrte der Fall sein könnte, daß nämlich der Vormierengang eben infolge des dorsalen Auswachsens des Nephrotoms diesem so eng angelagert ist? Ich sehe wenigstens nicht ein, warum nicht das Nephrotom einfach lateralwärts eine Knospe treiben könnte, um mit dem Gange zu verschmelzen. Der Umweg, den das Kanälchen macht, um zu dem Gange zu gelangen, könnte vielleicht doch als ein palingenetischer Vorgang gedeutet werden.

Aus dem Gesagten scheint mir hervorzugehen, daß vom Standpunkte der Embryologie die Ansicht, daß die Vormiere und Urniere grundverschiedene Bildungen sind, mindestens ebensoviel Wahrscheinlichkeit für sich in Anspruch nehmen darf wie die entgegengesetzte Auffassung. Um hier eine Entscheidung zu treffen, bleibt zu untersuchen, welche von den beiden Auffassungen sich besser mit vergleichend-anatomischen Befunden vereinigen läßt. Die besprochenen Verhältnisse bei Amphioxus und bei *Myxine* (MAAS 34) sprechen nun in jeder Beziehung für die erstere Auffassung.

Für die Befunde BRAUER'S bei Gymnophionen bliebe sonach nur

die naheliegende Deutung als Convergenzerscheinung übrig; denn die Vorniere der Gymnophionen funktioniert eben als Larvenorgan, und es ist daher eine Annäherung an die Urniere, infolge der gleichen Function beider Organe, schon von vornherein zu erwarten.

Aus der hier vertretenen Auffassung der Excretionsorgane des Amphioxus und der Cranioten ergibt sich, daß der Vornierengang dem Peribranchialraum entspricht. Im speziellen verweise ich in dieser Beziehung auf die schon vielfach citierten Arbeiten BOVERT'S (6. 7). Durch die eingehenden Untersuchungen RABL'S (46) ist zwar die Beteiligung des Ektoderms an der Bildung des Vornierenganges der Selachier (RÜCKERT (49). VAN WILHE (61), LAGUESSE (28), BEARD (3)), die wohl als ein Argument für die erwähnte Theorie angesehen werden konnte, zweifelhaft geworden. VAN WILHE versuchte allerdings später (63) wieder seine Ansicht aufrecht zu erhalten, und ich muß gestehen, daß mir die von ihm abgebildete Zellteilungsfigur in der Tat für einen Übergang ektoblastischer Elemente in den Vornierengang zu sprechen scheint. Wie dem übrigens auch sein mag, ich glaube, daß die embryonale Entstehung des Ganges für die Entscheidung der Frage belanglos ist. Seit wir wissen, daß sich die Linse des Tritonanges ebensogut aus der Iris wie aus der Epidermis bilden kann, fehlt jede Berechtigung, vergleichend-anatomisch begründete Homologien auf Grund embryologischer Befunde anzufechten. Vergleichend-anatomisch aber steht folgendes fest: Wir haben bei Amphioxus eine Höhle, die sich durch den ganzen Rumpf erstreckt. In diese Höhle mündet einerseits eine Reihe von Nierenkanälchen, für welche wohl kaum bezweifelt werden kann, daß sie dem Pronephros homolog sind, andererseits eröffnen sich in dieselbe, wenigstens zeitweise, segmentale Organe, welche aus demselben Abschnitt des Mesoderms hervorgehen wie die Urniere, welche dieselben Beziehungen zum Venensystem aufweisen wie die Urniere, welche selbst auch excretorisch tätig sind, welche also höchst wahrscheinlich der Urniere homolog sind. Der durch diese Beziehungen charakterisierte Hohlraum des Amphioxus ist der Peribranchialraum. Diese Tatsache läßt meiner Meinung nach keine andere Deutung zu, als daß der Peribranchialraum des Amphioxus mit dem Vornierengang zu homologisieren ist, wenn es auch zweifelhaft bleiben mag, ob gerade der Zustand, den wir beim Amphioxus finden, den Ausgangspunkt für die Verhältnisse der Cranioten geliefert hat.

Stellen wir uns nun auf den hier vertretenen Standpunkt und

werfen wir einen Blick auf die Excretionsorgane einerseits der Cranioten, andererseits der Wirbellosen!

Bei Selachiern, wie bei höhern Cranioten, treffen wir einen innigen Zusammenhang zwischen der Gonade und den Excretionsorganen, der in der Ausbildung eines Urogenitalsystems seinen Ausdruck findet. Ein ganz ähnliches Verhältnis findet sich nun auch bei Amphioxus, auch hier können wir von einem Urogenitalsystem sprechen, da ja die Gonaden zugleich Excrete liefern. Diese Tatsache bildet eine Bestätigung der schon von BOVERI (7) geäußerten Ansicht, daß die Verbindung der Excretionsorgane mit dem Genitalsystem, wie wir sie bei Cranioten finden in ihrer Wurzel bis auf die Verhältnisse des Amphioxus zurückgehen könnte, denn ebenso wie bei Cranioten findet schon bei Amphioxus die Entleerung der Geschlechtsprodukte durch eine Öffnung statt, die der Mündung des spätern Urnierenkanälchens in den Urnierengang entsprechen dürfte. Der Zustand derjenigen Fischgruppen, wo die Geschlechtsprodukte unabhängig von den Leitungswegen des Nierensystems entleert werden, wäre hiernach ein sekundärer. Die Gonaden der Cranioten mit einem Urogenitalsystem hätten sich demnach ihre Leitungswege nicht erst erworben, sondern diese dienten schon von Anfang an diesem Zwecke oder sie waren Teile der Gonaden selbst.

Die Urniere und die Nachniere, die ja, nach den neuern Untersuchungen WIEDERSHEIM'S (67) und SCHREINER'S (53) zu urteilen, wahrscheinlich Teile eines einheitlichen Nierensystems sind, also die Dauerniere der Cranioten überhaupt, wäre nach unserer Auffassung ein ganz eigenartiges Organ; wir können dafür den Begriff des Gononephridiums aufstellen, eines Excretionsorgans, welches von den Geschlechtsorganen der Cranioten abhänge seinen Ausgang nahm. Ganz unabhängig davon wäre nach der oben vertretenen Auffassung die Vorniere, die, nach ihrer Entfaltung bei Amphioxus zu urteilen, das ursprüngliche Excretionssystem der Chordaten abhänge gewesen sein dürfte. Diese Erwägung legt den Gedanken nahe, daß man die Vorniere zu den Segmentalorganen der Anneliden in Beziehung setzen könnte. RÜCKERT (49) hat bereits, gestützt auf den von ihm an Selachier-Embryonen gemachten Befund, daß die Vornierenkanälchen für eine kurze Zeit mit dem Ektoderm in Verbindung treten, diese Meinung ausgesprochen. BOVERI (6) zeigte dann unter Hinweis auf die Nierenkanälchen von Amphioxus, daß eine solche Deutung der Vorniere manches für sich hat. Die interessante Entdeckung von GOODRICH (18), daß den

Nierenkanälchen von *Amphioxus* Zellen mit einer langen Wimper, sog. Solenocyten ansitzen¹⁾, ganz der gleichen Art, wie er sie in den Nephridien von Polychäten gefunden hat (17), scheint, wie ja Goodrich selbst schon betont hat, der angedeuteten Auffassung der Vorniere sehr günstig zu sein. Das einzelne Vornierenkanälchen könnte einem Metanephridium der Anneliden gleichgesetzt werden und ließe sich wie dieses in letzter Instanz auf ein „Protonephridium“ zurückführen. Bei Cranioten hat dieses Metanephridium seine Rolle im wesentlichen ausgespielt; es persistiert zum Teil noch als Larvenorgan, um bald von dem Gononephridium abgelöst zu werden. Der *Amphioxus* ist die einzige Form, bei welcher beide Arten von Excretionsorganen zeit lebens nebeneinander funktionieren, das Gononephridium allerdings excretorisch noch von untergeordneter Bedeutung.

Ist die ganze Argumentation zutreffend, so kommen wir zu dem Resultat, daß der *Amphioxus*, der für die Annahme einer genetischen Beziehung der Vertebraten zu gewissen segmentalen Wirbellosen so lange ein Stein des Anstoßes zu sein schien, sich gerade umgekehrt als ein höchst wertvolles Bindeglied zwischen beiden Typen erweisen würde.

1) Ich möchte bei dieser Gelegenheit bemerken, daß man die Schwingungen der Solenocytengeißeln bei *Amphioxus* am besten erst einige Stunden nach der Präparation des Kiemenkorbes beobachten kann, besonders deutlich werden die Schwingungen, wenn man die Tiere vorher mit irgend einem „vitalen“ Farbstoff z. B. Ammoniakkarmin behandelt hat. Dies dürfte wohl so zu erklären sein, daß die Bewegung der Geißeln anfangs viel zu schnell ist, als daß sie wahrgenommen werden könnte, und daß sie erst, wenn die Zellen im Absterben begriffen sind, eine Verlangsamung erfährt, die sie der Beobachtung zugänglich macht.

Literaturverzeichnis.

1. BALFOUR, F. M., A monograph on the development of the Elasmobranch Fishes, London 1878.
2. BALLOWITZ, E., Untersuchungen über die Struktur der Spermatozoen, III, in: Arch. mikrosk. Anat., V. 36, 1890.
3. BEARD, J., The origin of the segmental duct in Elasmobranchs, in: Anat. Anz., V. 2, 1887.
4. —, The origin and histogenesis of the Thymus in Raja batis, in: Zool. Jahrb., V. 17, Anat., 1902.
5. —, The germ cells, I, Raja batis, *ibid.*, V. 16, Anat., 1902, und Journ. Anat. Physiol., V. 38, 1903.
6. BOVERI, TH., Ueber die Niere des Amphioxus, in: SB. Ges. Morph. Physiol. München, V. 6, 1890.
7. —, Die Nierenkanälchen des Amphioxus, in: Zool. Jahrb., V. 5, Anat., 1892.
8. —, Ueber die Bildungsstätte der Geschlechtsdrüsen und die Entstehung der Genitalkammern beim Amphioxus, in: Anat. Anz., V. 7, 1892.
9. BRAUER, A., Beiträge zur Kenntnis der Entwicklung und Anatomie der Gymnophionen. III. Die Entwicklung der Excretionsorgane, in: Zool. Jahrb., V. 17, Anat., 1902.
10. BURCHARDT, E., Beiträge zur Kenntnis des Amphioxus lanceolatus, in: Jena. Z. Naturw., V. 34, 1900.
11. COSTA, A. G., „Genere Branchiostoma“, in: Fauna del Regno di Napoli, und in: OKEN's Isis, 1846.
12. DOHRN, A., Studien zur Urgeschichte des Wirbeltierkörpers, IV, in: Mitth. zool. Stat. Neapel, V. 5, 1884.

13. FELIX, W., Die PRICE'sche Arbeit „Development of the excretory Organs of a Myxinoid (*Bdellostoma stouti* LOCKINGTON)“ und ihre Bedeutung für die Lehre von der Entwicklung des Harnsystems, in: *Anat. Anz.*, V. 13, 1897.
14. FIELD, H. H., The development of the pronephros and segmental duct in Amphibia, in: *Bull. Mus. comp. Zool. Harvard Coll.*, V. 21, 1891.
15. GEGENBAUR, C., Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere. III. Das Kopfskelett der Selachier, Leipzig 1872.
16. —, Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere, Leipzig 1898 u. 1901.
17. GOODRICH, E. S., On the nephridia of the Polychaeta, Pt. I, in: *Quart. J. microsc. Sc.*, V. 40, 1897; Pt. II, *ibid.*, V. 41, 1898; Pt. III, *ibid.*, V. 43, 1900.
18. —, On the structure of the excretory organs of *Amphioxus*. Pt. I, *ibid.*, V. 45, 1902.
19. HATSCHKE, B., Studien über Entwicklung des *Amphioxus*, in: *Arb. zool. Inst. Wien*, V. 4, 1881.
20. —, Ueber den Schichtenbau von *Amphioxus*, in: *Verh. anat. Ges.*, Würzburg, 1888.
21. HATTA, S., Preliminary note on the development of the pronephros in *Petromyzon*, in: *J. Coll. Sc. Imper. Univ. Tokyo*, V. 10, 1897.
22. —, Contribution to the morphology of *Cyclostomata*. II. On the development of pronephros and segmental duct in *Petromyzon*, *ibid.*, V. 13, 1900.
23. HIS, W., Anatomie menschlicher Embryonen. II. Zur Geschichte der Organe, Leipzig 1885.
24. HOCHSTETTER, F., Entwicklung des Venensystems der Wirbeltiere, in: *Ergeb. Anat. Entw.-Gesch.*, V. 3, 1893.
25. —, Die Entwicklung des Blutgefäßsystems, in: O. HERTWIG, *Handb. d. vergl. u. experiment. Entwicklungslehre d. Wirbelt.*, 1902 bis 1903.
26. KOELLIKER, Ueber das Geruchsorgan von *Amphioxus*, in: *Arch. Anat. Physiol.*, 1843.
27. KOWALEWSKY, A., Entwicklungsgeschichte des *Amphioxus lanceolatus*, in: *Mém. Acad. Sc. St. Pétersbourg*, V. 11, N. 4, 1867.
28. LAGUESSE, F., Sur le développement du mésenchyme et du pronéphros chez les Sélaciens (*Acanthias*), in: *CR. Mém. Soc. Biol. Paris* (9), V. 3, 1891.
29. LANG, A., Der Bau von *Gunda segmentata* und die Verwandtschaft der Plathelminthen mit Coelenteraten und Hirudineen, in: *Mith. zool. Stat. Neapel*, V. 3, 1882.

30. LANGERHANS, P., Untersuchungen über *Petromyzon Planeri*, in: Ber. naturf. Ges. Freiburg i. B., 1875.
31. —, Zur Anatomie des *Amphioxus lanceolatus*, in: Arch. mikrosk. Anat., V. 12, 1876.
32. LEGROS, R., Sur la morphologie des glandes sexuelles de l'*amphioxus lanceolatus*, in: CR. 3. Congrès internat. Zool., Leyde 1896.
33. —, Contribution à l'étude de l'appareil vasculaire de l'*Amphioxus*, in: Mitt. zool. Stat. Neapel, V. 15, 1902.
34. MAAS, O., Ueber Entwicklungsstadien der Vorniere und Urnieren bei *Myxine*, in: Zool. Jahrb., V. 10, Anat., 1897.
35. MAURER, F., Schilddrüse und Thymus der Teleostier, in: Morphol. Jahrb., V. 11, 1886.
36. —, Schilddrüse, Thymus und Kiemenreste der Amphibien, *ibid.*, V. 13, 1888.
37. DE MEURON, P., Recherches sur le développement du thymus et de la Glande thyroïde. Diss., Genève 1886.
38. MINOT, CH. S., Gegen das Gonotom, in: Anat. Anz., V. 9, 1894.
39. MÜLLER, W., Ueber das Urogenitalsystem des *Amphioxus* und der Cyclostomen, in: Jena. Z. Naturw., V. 9, 1875.
40. MÜLLER, JOH., Ueber den Bau und die Lebenserscheinungen des *Branchiostoma lubricum*, in: Abh. Akad. Wiss. Berlin aus dem Jahre 1842. Berlin 1844.
41. NEIDERT, L. und A. LEIBER, Ueber Bau und Entwicklung der weiblichen Geschlechtsorgane des *Amphioxus lanceolatus*, in: Zool. Jahrb., V. 18, Anat., 1903.
42. PRICE, G. C., Zur Ontogenie eines Myxinoiden (*Bdellostoma stouti*, Lockington), in: SB. math.-phys. Cl. Akad. Wiss. München, V. 26, 1896.
43. —, Development of the excretory organs of a Myxinoid, *Bdellostoma stouti* LOCKINGTON, in: Zool. Jahrb., V. 10, Anat., 1897.
44. QUATREFAGES, A. DE, Mémoire sur le système nerveux et sur l'histologie du Branchiostome ou *Amphioxus*, in: Ann. Sc. nat. (3) Zool., V. 4, 1845.
45. RABL, C., Ueber die Entwicklung des Venensystems der Selachier, in: Festschr. LEUCKART, Leipzig 1892.
46. —, Ueber die Entwicklung des Urogenitalsystems der Selachier, in: Morphol. Jahrb., V. 24, 1896.
47. RATHKE, H., Bemerkungen über den Bau des *Amphioxus lanceolatus*, Königsberg 1841.
48. ROLPH, W., Untersuchungen über den Bau des *Amphioxus lanceolatus*, in: Morphol. Jahrb., V. 5, 1876.

49. RÜCKERT, J., Ueber die Entstehung der Excretionsorgane bei Selachiern, in: Arch. Anat. Physiol., Anat. Abt., 1888.
50. RUSSO, A., Sulla funzione renale del organo genitale delle Oloturie, in: Ricerche Lab. anat. Roma, V. 8, 1901.
51. SCHNEIDER, A., Amphioxus lanceolatus, in: Beiträge zur vergleichenden Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Wirbeltiere, Berlin 1879.
52. SCHNEIDER, K. C., Lehrbuch der vergleichenden Histologie der Tiere, Jena 1902.
53. SCHREINER, K. E., Ueber die Entwicklung der Amniotenniere, in: Z. wiss. Zool., V. 71, 1902.
54. SEDGWICK, A., On the early development of the anterior part of the Wolffian duct and body in the chick, together with some remarks on the excretory system of the Vertebrata, in: Quart. J. microsc. Sc. (N. S.), V. 20, 1880.
55. SEMON, R., Studien über den Bauplan des Urogenitalsystems der Wirbeltiere. Dargelegt an . . . Ichthyophis glutinosus, Jena 1891.
56. —, Das Excretionssystem der Myxinoïden in seiner Bedeutung für die morphologische Auffassung des Urogenitalsystems, in: Festschr. GEGENBAUR, Leipzig 1896.
57. SOBOTTA, J., Reifung und Befruchtung des Eies von Amphioxus lanceolatus, in: Arch. mikrosk. Anat., V. 30, 1897.
58. STIEDA, L., Studien über den Amphioxus lanceolatus, in: Mém. Acad. Sc. St. Pétersbourg (7), V. 19, 1873.
59. VAN BEMMELEN, J. F., Die Visceraltaschen und Aortenbogen bei Reptilien und Vögeln, in: Zool. Anz., V. 9, 1886.
60. VAN DER STRICHT, O., Le maturation et la fécondation de l'oeuf d'Amphioxus lanceolatus, in: Arch. Biol., V. 19, 1896.
61. VAN WIJHE, J. W., Ueber die Mesodermsegmente des Rumpfes und die Entwicklung des Excretionssystems bei Selachiern, in: Arch. mikrosk. Anat., V. 33, 1899.
62. —, Die Kopfgregion der Cranioten beim Amphioxus nebst Bemerkungen über die Wirbeltheorie des Schädels, in: Anat. Anz., V. 4, 1889.
63. —, Ueber die Beteiligung des Ektoderms an der Bildung des Vorniereinganges, in: Verh. anat. Ges., Kiel 1898.
64. —, Beiträge zur Anatomie der Kopfgregion des Amphioxus lanceolatus, in: Petrus Camper, V. 1, 1901.
65. WALDEYER, W., Die Geschlechtszellen, in: O. HERTWIG, Handb. d. vergl. u. exper. Entwicklungslehre der Wirbeltiere, Jena 1903.
66. WEISS, F. E., Excretory tubules in Amphioxus lanceolatus, in: Quart. J. microsc. Sc. (N. S.), V. 31, 1890.
67. WIEDERSHEIM, R., Ueber die Entwicklung des Urogenitalapparats bei Crocodilen und Schildkröten, in: Arch. mikrosk. Anat., V. 36, 1890.

68. WILLEY, A., The later larval development of Amphioxus, in: Quart. J. microsc. Sc. (N. S.), V. 35, 1891.
 69. WILSON, E. B., Amphioxus and the mosaic theory of development, in: J. Morphol., V. 8, 1893.
 70. WOODS, F. A., Origin and migration of the germ-cells in Acanthias, in: Amer. J. Anat., V. 1, 1902.
 71. ZARNIK, B., Ueber segmentale Venen bei Amphioxus und ihr Verhältnis zum Ductus Cuvieri, in: Anat. Anz., V. 24, 1904.
-

Erklärung der Abbildungen.

Allgemeine Bezeichnungen.

<i>Af</i> Falte des Atrialepithels	<i>n—1</i> Höhle des nächstvordern Somiten
<i>At</i> Peribranchialraum	<i>N</i> Narbe
<i>Bm</i> Bauchmuskel	<i>No</i> Obere Narbe
<i>Cl</i> Cutislamelle	<i>Nu</i> Untere Narbe
<i>Cz</i> Centrale Zellen der Narbe	<i>Nb</i> Nabel
<i>Ei</i> Eier	<i>Pbl</i> Parietales Blatt des Kammer- epithels
<i>Ek</i> Epithelkeil	<i>Pg</i> Perigonialhöhle
<i>El</i> Excretleiste	<i>Pr</i> Peribranchialraumepithel
<i>Ep</i> Epidermis	<i>Pz</i> Periphere Narbenzellen
<i>F</i> Follikel­epithel	<i>Qr</i> Querverne
<i>G</i> Gefäß (Cardinalvene)	<i>R</i> Recessus der Kammerhöhle
<i>Gk</i> Genitalkammerhöhle	<i>Se</i> Spermato­cyten
<i>Gks</i> Genitalkammerseptum	<i>Se₁</i> Spermato­cyten 1. Ord.
<i>Gl</i> Genitallacune	<i>Se₂</i> Spermato­cyten 2. Ord.
<i>Hk</i> Homogene Kugeln des Narben- gewebes	<i>Sg</i> Spermato­gonien
<i>Ke</i> Keimepithel	<i>Sf</i> Seitenfaltenhöhle
<i>Kh₁</i> Primäre Keimhöhle	<i>Skbl</i> Stützlamelle des Skleralblattes
<i>Kh₂</i> Sekundäre Keimhöhle	<i>Sl</i> Stützlamelle
<i>Kz</i> Keimzellen	<i>Spd</i> Spermato­iden
<i>Lk</i> Gelappte Kerne	<i>St</i> Stiel
<i>M</i> Seitenmuskel	<i>Stz</i> Stützzellen
<i>Mf</i> Muskelfasern	<i>Usz</i> Ursamenzellen
<i>Ms</i> Myoseptum	<i>Vbl</i> Viscerales Blatt des Kammer- epithels
<i>Mst</i> Mediale Stützlamelle	<i>Ze</i> Zerfallende Eier
<i>n</i> Muttersomitenhöhle	

Tafel 17.

Fig. 1. Querschnitt durch den untern Teil der rechten Körperwand eines Neapler Tieres von 3 mm Länge. Fix. mit Pikrinsäure, gef. mit Hämalaun und Rubinammonpikrat. LEITZ, Hom. Imm. $\frac{1}{12}$. 1320:1.

Fig. 2. Querschnitt durch den untern Teil der rechten Peribranchialwand eines Neapler Tieres von 4,5 mm Länge. Fix. mit Sublimatessig, gef. mit Boraxkarmin, Pikrinsäure und Indigkarmin. LEITZ, Hom. Imm. $\frac{1}{12}$. 1320 : 1.

Fig. 3 a—c. Von hinten nach vorn aufeinanderfolgende Querschnitte (5 μ) durch die rechte Atrialwand eines Neapler Tieres von 7 mm Länge. Fix. mit Sublimatessig, gef. mit Hämalaun und Rubinammonpikrat. LEITZ, Hom. Imm. $\frac{1}{12}$. 1320 : 1.

Fig. 4 a, b. Zwei von oben nach unten aufeinanderfolgende Frontalschnitte (5 μ) der linken Atrialwand eines Neapler Tieres von 7 mm Länge. Fix. mit Pikrinesig, gef. mit Boraxkarmin, Pikrinsäure und Indigkarmin. LEITZ, Hom. Imm. $\frac{1}{12}$. 1320 : 1.

Fig. 5. Querschnitt durch die rechte Körperwand eines Neapler Tieres von 7 mm Länge. Fix. mit Sublimatessig, gef. mit Hämalaun und Rubinammonpikrat. LEITZ, Hom. Imm. $\frac{1}{12}$. 1320 : 1.

Fig. 6. Querschnitt durch eine linke vordere Keimdrüsenanlage eines Neapler Tieres von 12,5 mm Länge. Fix. mit Sublimatessig und Salpetersäure, gef. mit Hämalaun und Rubinammonpikrat. LEITZ, Hom. Imm. $\frac{1}{12}$. 1320 : 1.

Fig. 7. Querschnitt durch eine rechte mittlere Hodenanlage eines Neapler Tieres von 10 mm Länge. Fix. mit Sublimatessig, gef. mit Hämalaun und Rubinammonpikrat. ZEISS, Apochrom. Imm. 2 mm. 1320 : 1.

Fig. 8. Querschnitt durch eine linke mittlere Hodenanlage eines Neapler Tieres von 12,5 mm Länge. Fix. mit Sublimatsalpetersäure, gef. mit Hämalaun und Rubinammonpikrat. ZEISS, Apochrom. Imm. 2 mm. 1320 : 1.

Fig. 9. Querschnitt durch eine rechte mittlere Hodenanlage eines Neapler Tieres von 12,5 mm Länge. Fix. mit Sublimatsalpetersäure, gef. mit Hämalaun und Rubinammonpikrat. ZEISS, Apochrom. Imm. 2 mm. 1320 : 1.

Fig. 10. Zwei Querschnitte durch eine rechte mittlere Hodenanlage eines Neapler Tieres von 14 mm Länge. Fix. mit Sublimatsalpetersäure, gef. mit Hämalaun und Rubinammonpikrat. ZEISS, Apochrom. Imm. 2 mm. 1320 : 1.

Die Ebene des Schnittes a liegt 18 μ vor der Ebene des Schnittes b.

Tafel 18.

Fig. 11. Querschnitt durch eine rechte mittlere Hodenanlage eines Neapler Tieres von 18 mm Länge. Fix. mit Sublimatsalpetersäure, gef. mit Hämalaun und Rubinammonpikrat. ZEISS, Apochrom. Imm. 2 mm. 1320 : 1.

Fig. 12. Querschnitt durch den Narbenteil einer linken mittlern Hodenanlage desselben Tieres. ZEISS, Apochrom. Imm. 2 mm. 1320 : 1.

Fig. 13. Querschnitt durch eine rechte mittlere Hodenanlage desselben Tieres. ZEISS, Apochrom. Imm. 2 mm. 1320 : 1.

Fig. 14. Querschnitt durch den Narbenteil einer rechten mittlern Hodenanlage eines Helgoländer Tieres von 25 mm Länge. Fix. mit PERÉNYI's Gemisch, gef. mit Boraxkarmin, Pikrinsäure und Indigkarmin. ZEISS, Apochrom. Imm. 2 mm. 940 : 1.

Fig. 15. Querschnitt durch den Narbenteil einer andern Hodenanlage desselben Tieres. ZEISS, Apochrom. Imm. 2 mm. 940 : 1.

Fig. 16. Zwei Querschnitte durch einen rechten mittlern Hoden eines Neapler Tieres von 32 mm Länge. Fix. mit Sublimatessig, gef. mit Boraxkarmin, Thionin, Pikrinsäure und Indigkarmin. LEITZ, Hom. Imm. $\frac{1}{12}$. 855 : 1.

Die Ebene des Schnittes a liegt 15 μ vor der Ebene des Schnittes b.

Fig. 17. Querschnitt durch eine rechte mittlere Ovarialanlage eines Neapler Tieres von 7 mm Länge. Fix. mit Sublimatessig, gef. mit Boraxkarmin, Pikrinsäure und Indigkarmin. ZEISS, Apochrom. Imm. 2 mm. 1320 : 1.

Fig. 18. Querschnitt durch eine rechte mittlere Ovarialanlage eines Neapler Tieres von 10 mm Länge. Fix. mit Sublimatessig, gef. mit Hämalau und Rubinammonpikrat. LEITZ, Hom. Imm. $\frac{1}{12}$. 1320 : 1.

Tafel 19.

Fig. 19 a, b. Zwei von hinten nach vorn aufeinanderfolgende Querschnitte (5 μ) durch eine rechte mittlere Ovarialanlage eines Neapler Tieres von 10 mm Länge. Fix. mit Sublimatessig, gef. mit Hämalau und Rubinammonpikrat. LEITZ, Hom. Imm. $\frac{1}{12}$. 1320 : 1.

Fig. 20. Querschnitt durch eine rechte mittlere Ovarialanlage eines Neapler Tieres von 10 mm Länge. Fix. mit Sublimatessig, gef. mit Hämalau und Rubinammonpikrat. LEITZ, Hom. Imm. $\frac{1}{12}$. 1320 : 1.

Fig. 21. Querschnitt durch eine rechte vordere Ovarialanlage eines Neapler Tieres von 15 mm Länge. Fix. mit Sublimatessig, gef. mit Hämalau und Rubinammonpikrat. ZEISS, Apochrom. Imm. 2 mm. 1320 : 1.

Fig. 22. Querschnitt durch eine linke vordere Ovarialanlage eines Neapler Tieres von 16 mm Länge. Fix. mit Sublimatessig, gef. mit Hämalau und Rubinammonpikrat. ZEISS, Apochrom. Imm. 2 mm. 1320 : 1.

Fig. 23. Querschnitt durch eine rechte mittlere Ovarialanlage eines Neapler Tieres von 15 mm Länge. Fix. mit Sublimatessig, gef. mit Hämalau und Rubinammonpikrat. ZEISS, Apochrom. Imm. 2 mm. 1320 : 1.

Fig. 24. Querschnitt durch den untern Teil der medialen Wand einer rechten mittlern Ovariengenitalkammer eines Neapler Tieres von 16 mm Länge. Fix. mit Sublimatessig, gef. mit Hämalau und Rubinammonpikrat. ZEISS, Apochrom. Imm. 2 mm. 1320 : 1.

Fig. 25. Querschnitt durch eine rechte mittlere Ovarialanlage eines Neapler Tieres von 18 mm Länge. Fix. mit Sublimatessig, gef. mit Hämalau und Rubinammonpikrat. ZEISS, Apochrom. Imm. 2 mm. 1320 : 1.

Fig. 26. Zwei Querschnitte durch die untere Narbe eines rechten Ovars eines Neapler Tieres von 18 mm Länge. Fix. mit Sublimatsalpetersäure, gef. mit Boraxkarmin, Pikrinsäure und Indigkarmin. ZEISS, Apochrom. Imm. 2 mm. 1320 : 1.

Die Ebene des Schnittes a liegt 15 μ vor der Ebene des Schnittes b.

Fig. 27. Querschnitt durch einen rechten mittlern Hoden eines Bretagneres Tieres von 28 mm Länge. Fix. mit VOM RATH'scher Flüssigkeit, gef. mit Hämatein IA und Rubinammonpikrat. LEITZ, Hom. Imm. $\frac{1}{12}$. 575 : 1.

Fig. 29. Schnitt durch das Keimepithel eines reifen Ovars. Fix. mit Sublimatsalpetersäure, gef. mit Boraxkarmin, Indigkarmin und Pikrinsäure. LEITZ, Hom. Imm. $\frac{1}{12}$. 525 : 1.

Tafel 20.

Fig. 28. Mittlerer Querschnitt eines reifen Hodens. Fix. mit Sublimatsalpetersäure, gef. mit Hämalau und Rubinammonpikrat. LEITZ, Obj. 7. 245 : 1.

Fig. 30. Schnitt durch die Excretleiste eines reifenden Hodens. Fix. mit VOM RATH'scher Flüssigkeit, gef. mit Hämatein IA und Rubinammonpikrat. LEITZ, Hom. Imm. $\frac{1}{12}$. 780 : 1.

Fig. 31. Schnitt durch einen Excretballen eines reifen Ovars, nach einem Präparat von NEIDERT. Fix. mit Sublimateisessig, gef. mit Boraxkarmin und DELAF. Hämatoxylin. ZEISS, Apochrom. Imm. 2 mm. 780 : 1.

Fig. 32. Centraler Querschnitt der Narbe eines reifen Hodens. Fix. mit Sublimatsalpetersäure, gef. mit Hämalau und Rubinammonpikrat. ZEISS, Apochrom. Imm. 2 mm. 600 : 1.

Fig. 33. Mittlere Partie eines Sagittalschnittes durch die Narbe eines reifen Hodens. Fix. mit Sublimatsalpetersäure, gef. mit Boraxkarmin, Pikrinsäure und Indigkarmin. LEITZ, Hom. Imm. $\frac{1}{12}$. 960 : 1.

Fig. 34. Schnitt durch das Hodenepithel eines Neapler Tieres von 19 mm Länge. Fix. mit Osmiumtetraoxyd, gef. mit Hämalau und Rubinammonpikrat. ZEISS, Apochrom. Imm. 2 mm. 1320 : 1.

Fig. 35. Schnitt durch das Keimepithel eines reifen Hodens. Fix. mit VOM RATH'scher Flüssigkeit, gef. mit HEIDENHAIN's Hämatoxylin und Rubinammonpikrat. ZEISS, Apochrom. Imm. 2 mm. 1320 : 1.

Fig. 36. a Querschnitt, b Flachschnitt der Perigonialhülle eines reifen Ovars. Fix. mit FLEMMING's Gemisch, gef. mit HEIDENHAIN's Eisenhämatoxylin. ZEISS, Apochrom. Imm. 2 mm. 820 : 1.

Fig. 37. Spermien, Abstrichpräparat, gef. mit Eosin. ZEISS, Apochrom. Imm. 2 mm. 1800 : 1.

Fig. 38. Spermien, Abstrichpräparat, gef. mit HEIDENHAIN's Eisenhämatoxylin und Rubinammonpikrat. ZEISS, Apochrom. Imm. 2 mm. 1800 : 1.

Fig. 39. Spermien, Macerationspräparat, gef. mit Boraxkarmin und MALLORY's Hämatoxylin. ZEISS, Apochrom. Imm. 2 mm. 1800 : 1.

Tafel 21.

Fig. 40. Centraler Querschnitt durch ein laichendes Ovar. Nach einem Präparat des Herrn Prof. SOBOTTA. Fix. mit FLEMMING's Gemisch, gef. mit HEIDENHAIN's Eisenhämatoxylin. LEITZ, Obj. 5. 130 : 1.

Fig. 41. Schnitt durch die laterale untere Partie eines laichenden Ovars. Nach einem Präparat des Herrn Prof. SOBOTTA. Fix. mit FLEMMING's Gemisch, gef. mit HEIDENHAIN's Eisenhämatoxylin. LEITZ, Hom. Imm. $\frac{1}{12}$. 340 : 1.

Fig. 42. Centraler Schnitt durch ein Ovar, das seine Keimprodukte entleert hat und sich in Regeneration befindet. Fix. mit Sublimatsalpetersäure, gef. mit Boraxkarmin, Pikrinsäure und Indigkarmin. LEITZ, Obj. 7. 300 : 1.

*Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.*

Theoretische Betrachtungen über die ersten Anfänge des ambulacralen Wassergefäßsystems der Echino- dermen und die Abstammung ihrer bilateralen Vorfahren.

Von

Eduard Meyer in Kasan.

Mit 5 Abbildungen im Text.

Eines der anziehendsten Probleme der modernen Zoologie bildet unstreitig die Urgeschichte des Echinodermenkörpers. Mit Recht sagt ARNOLD LANG in seinem Lehrbuch der vergleichenden Anatomie (1894): „Kein Stamm steht in der Tierwelt so scharf abgegrenzt da, wie derjenige der Echinodermen. Alles in ihrer Organisation ist fremdartig, selbst der radiäre Bau ist fremdartig, insofern er im Gegensatze zu demjenigen vieler Cölenteraten nur die Maske ist, hinter welcher sich eine uns noch unverständliche, komplizierte Asymmetrie verbirgt.“ Und dennoch enthält dieser Ausspruch in sich zugleich das Zugeständnis, daß durch die geistreichen spekulativen Forschungen der Neuzeit die eigentümlichen Organisationsverhältnisse dieser Tiergruppe unserem Verständnisse bereits in bedeutendem Maße näher gebracht worden sind. Während uns die Ontogenie der Echinodermen belehrte, daß eine bilaterale Vorfahrenform den Ausgangspunkt der phylogenetischen Entwicklung des Echinodermenstammes gebildet haben muß, und eine umfassende

kritische Zusammenstellung der betreffenden Erscheinungen im Tierreiche gezeigt hat, daß ganz allgemein und also wohl auch im vorliegenden Falle die radiäre Körperform durch festsitzende Lebensweise erworben sei, haben bestimmte, bei allen Stachelhäutern in der Entwicklung wiederkehrende Störungen der Symmetrie die nur von wenigen nicht geteilte Überzeugung hervorgerufen, daß sich die Vorfahrenform einseitig und zwar mit der rechten Seite des Vorderkörpers festgesetzt hatte. Das wären die Hauptmomente in der Stammesgeschichte der Echinodermen gewesen, welche den Anstoß zur eigenartigen Umgestaltung der bilateralen Urform gaben. Doch welcher Art war diese uralte „Dipleurula“, und wo hatte sie ihren Anschluß an die übrigen Bilaterien? Das ist die Frage, auf welche wir bis heute noch keine befriedigende Antwort erhalten haben.

Dasjenige Organ im Echinodermenkörper, welches vor allen übrigen während der ontogenetischen Entwicklung den typischen, asymmetrisch-radiären Bauplan erkennen läßt, ist bekanntlich der Hydrocölapparat. Gleichzeitig ist es auch „dasjenige Organ-System der Echinodermen, welches diesen Tierstamm in erster Linie charakterisiert und die gesamte übrige Organisation desselben beherrscht,“ wie das ERNST HAECKEL (1896) in seiner „Systematischen Phylogenie“ durchaus zutreffend hervorhebt. Daher wird es uns vielleicht am ehesten gelingen, der Sache auf den Grund zu kommen, wenn wir unser Augenmerk auf diesen eigentümlichen Bewegungsapparat der Echinodermen richten und Umschau halten, ob nicht auch in andern Tiergruppen ähnliche Vorkehrungen bestehen, die sich aus ähnlicher, morphologischer Grundlage herausgebildet hätten. Doch dazu werden wir vor allem untersuchen müssen, was eigentlich die ursprüngliche Bedeutung des ambulacralen Wassergefäßsystems der Stachelhäuter gewesen sein könnte.

Die ältern Ansichten über diesen Punkt stimmen im allgemeinen darin überein, daß das Hydrocöl der Echinodermen ursprünglich ein Excretionsorgan war, das erst später zu lokomotorischen Zwecken verwertet worden sei und sich dem entsprechend differenziert habe. Nach dem Vorgange von LEYDIG (1857), welcher das Wassergefäßsystem von *Synapta* mit dem Excretionssystem der Plattwürmer, Rotiferen und Anneliden verglich, waren es hauptsächlich HARTOG (1887), P. u. F. SARASIN (1888) sowie KORSCHOLT u. HEIDER (1890) welche diese Ansicht vertraten, und auch noch HAECKEL (1896) sprach die Meinung aus, daß einst „die beiden Hydrocöl-Taschen

die excretorische Funktion von Nephridien“ besessen hätten. Allein, die von LUDWIG (1882) bei *Asterina* entdeckte und darauf von BURY (1889) bei andern Echinodermenlarven bestätigte Tatsache, daß sich der definitive Ausführungsgang des Ambulacralröhrensystems ontogenetisch aus zwei gesonderten Anlagen zusammensetzt, nämlich dem sog. Porenkanal und dem eigentlichen Steinkanal, mußte notwendigerweise zu einer Berichtigung jener Deutung des Hydrocöls führen.

Sowohl BURY (1889) als auch SEELIGER (1893) zogen hieraus den folgerichtigen Schluß, daß nur der primäre Porenkanal, welcher anfangs allein eine Kommunikation des Cölooms mit der Außenwelt herstellt, als Nephridium aufgefaßt werden dürfte, der proximale Hauptteil des spätern Steinkanals aber eine von der Hydrocölblase ausgehende Sekundärbildung sei. Diese, wie mir scheint, durchaus berechnete Auffassung hat seitdem weit verbreitete Anerkennung erworben. In übereinstimmender Weise fanden nun BURY und SEELIGER, daß den Echinodermenlarven typisch 2 Paare von Cöloμβlase zukommen, 1 vorderes und 1 hinteres Paar. Während jedoch SEELIGER die Hydrocölanlage noch als „ein umgewandeltes, vorderes linkes Cölomsäckchen“ betrachtete, also mit einem solchen „Cölomssegment“ identifizierte, hatte BURY bereits ganz richtig den Unterschied zwischen vorderm Cölom und Hydrocöl hervorgehoben und das letztere als eine Aussackung einer der linken Cöloμβlase, gewöhnlich der vordern, erkannt (1888, 1889). Im Gegensatz zu BURY (1889, 1895) lieferte endlich MACBRIDE (1893, 1896), gestützt auf seine eignen umfangreichen Untersuchungen an *Asterina* sowie auf die Beobachtungen von METSCHNIKOFF (1869) und FIELD (1892) den Nachweis, daß das Hydrocöl eine von Hans aus paarige Bildung gewesen sei. Diesen beiden Cölomdivertikeln, der linken und rechten Hydrocölanlage, schrieb er den Wert eines Paares Cöloμβlase ähnlich den übrigen zu.

So war man allmählich zur Vorstellung gelangt, daß die bilaterale Vorfahrenform der Stachelhäuter, welche sich in der Dipleurula-Larve ontogenetisch rekapituliere, eine in 3 paarige Abschnitte gegliederte, sekundäre Leibeshöhle besessen habe, wie sie sich ähnlich in der Entwicklung von *Balanoglossus* wiederfinde. Hiervon ausgehend wurde der schon früher auf Grund von andern Überlegungen ausgesprochene Gedanke an eine Verwandtschaft von Echinodermen und Enteropneusten wieder aufgefrischt. Im Einklang mit der vielfach vertretenen Auffassung der letztern als „Hemichordata“ folgerte

MACBRIDE dann weiter, daß auch die eigentlichen Chordaten, also Tunicaten, Amphioxus und Vertebraten, demselben Tierstamm angehören müßten.

Nach einem Vergleich der Tornaria mit einer Bipinnarie, welche sowohl in der Anordnung ihrer Wimperschnüre als auch besonders im Besitz eines mit einem linksseitigen Porus versehenen, präoralen Cöloms auffallende Ähnlichkeit darbieten, kam MACBRIDE zum Schlusse, daß die 5 cölomatischen Körperhöhlen des erwachsenen Balanoglossus ihrem Entstehen nach den 3 Paar Cölomabschnitten der zu völliger Symmetrie rekonstruierten Echinodermen-Dipleurula gleichwertig seien. Demgemäß entsprächen die beiden vordern Cölomsäcke der letztern, präoral zu einem Hohlraum vereinigt wie bei Larven von Asteriden, dem unpaarigen Eichelcölom von Balanoglossus, die beiden Hydrocölanelagen und die hintern Cölomsäcke dem paarigen Kragencölom und der sekundären Leibeshöhle des ganzen Hinterkörpers der Enteropneusten. Eine weitere Übereinstimmung dieser Tiergruppen fand MACBRIDE noch darin, daß sich bei *Cephalodiscus* die Kragenhöhle in lange, gefiederte Tentakel hinein fortsetze, was einen Vergleich mit den radiären Ambulacralkanälen der Echinodermen gestatte. Und ferner habe SPENGLER gezeigt, daß die Strömung in den Rüssel- und Kragenporen einwärts gerichtet sei, behufs Schwellung der bezüglichen Körperabschnitte zu lokomotorischen Zwecken. Die Funktion des Steinkanals sei eine ähnliche.

Allein mit dem Hinweis auf Balanoglossus und *Cephalodiscus* war für die Phylogenie der Echinodermen im Grunde sehr wenig, wenn überhaupt was gewonnen, da die Stammesgeschichte der Enteropneusten selbst noch als ein undurchdringliches Dunkel erscheint. So sah sich denn auch MACBRIDE in die Lage versetzt, für die verglichenen Tiergruppen eine ganz neue, hypothetische Ausgangsform schaffen zu müssen. Seiner Idee nach gehörten die Dipleurula- und Tornaria-Ahnen derselben zu den allerniedrigsten Cölomaten, die sich noch nicht weit von den Cölenteraten entfernt hätten. Diese „Protocöломata“ stellte er sich als pelagisch-kosmopolitische Bilaterien vor, versehen mit einem präoral-apicalen Sinnesnervorgan und einer als Enterocöl gedachten, jederseits dreiteiligen Leibeshöhle, von deren 3 paarigen Abteilungen das vorderste, präorale Paar gewöhnlich zu einer unpaarigen Blase vereinigt gewesen wäre. Von diesem Protocöломatenstamme hätten sich schon sehr früh, unter Annahme einer sessilen Lebensweise und dadurch erfolgtem radiären

Umbau des Körpers, die Echinodermen abgezweigt, deren Dipleurula-Ahnen am Kragensegmente wahrscheinlich mit hohlen, Nervengewebe enthaltenden Tentakeln und zum Unterschiede von der Urturnarie mit einer Öffnung, nämlich derjenigen des Steinkanals, in der Scheidewand zwischen dem vordern und mittlern Cölomabschnitte ausgestattet gewesen wären. Letzteres war entweder ein ursprüngliches oder ein sekundäres Verhalten, wonach im 2. Falle die Kragensporen verloren gegangen seien. Einen spätern Seitenzweig bildeten die Hemichordaten, die ihre eigenartige Organisation durch Wühlen im Meeresboden erworben hätten; der Hauptstamm aber behielt die pelagische Lebensweise bei und gab als höchstes Endresultat die Chordaten. Es hätten somit Vertreter des großen Chordatenstammes verschiedentlich ihre hohe Berufung vergessen und wären zu sedentärer oder limicoler Lebensweise übergegangen; die unvermeidliche Folge davon war Degeneration.

Die Ausführungen MACBRIDE's sind gewiß interessant und enthalten manchen wertvollen Gedanken, doch scheint mir Verschiedenes in dieser Hypothese nicht recht begründet. So hat vor allem MACBRIDE dem von ihm selbst hervorgehobenen Faktor in der Stammesgeschichte der Echinodermen, ich meine der Degeneration, zu wenig Rechnung getragen, wenn er z. B. die Seesterne als Tiere bezeichnet, die sich im Grade ihrer Differenzierung nur wenig über die Cölenteraten erheben sollen, und selbst die Plathelminthen als höher stehend betrachtet.

Es liegt auf der Hand, daß eine so lange andauernde Periode eines sessilen Zustandes, wie sie die Vorfahren der Echinodermen jedenfalls durchlebt haben müssen, bis die eigenartigen Grundzüge ihrer Organisation erreicht worden waren, für sie nicht ohne die tiefgreifendsten degenerativen Veränderungen vorübergehen konnte. Sehr häufig entstehen solche Rückbildungen dadurch, daß die betreffenden Organe in der histologischen Differenzierung und in ihren Beziehungen zu den sie hervorbringenden Keimblättern auf einem frühen Stadium der ontogenetischen Entwicklung stehen bleiben und dann uns eine scheinbar ursprüngliche Einfachheit vorspiegeln können. Sehen wir doch, daß bei vielen limicolen Anneliden zugleich mit einer allgemeinen Vereinfachung der Gesamtorganisation, die mit einer Reduktion der höhern Sinnesorgane und der äußern Leibesanhänge beginnt, die Blutgefäße teilweise oder ganz verschwinden, die Elemente der reduzierten Muskulatur, besonders der Längsmuskelbänder, den embryonalen Charakter von Epithelmuskelzellen

und das vereinfachte Nervensystem seinen Zusammenhang mit dem ektodermalen Körperepithel beibehalten, was unter anderm bekanntlich zu der verfehlten Auffassung der Polygordiiden als Uramneliden geführt hat. Ganz ähnlich wird es sich auch mit den entsprechenden Organsystemen bei den Echinodermen verhalten, deren Fehlen oder geringen Differenzierungsgrad MACBRIDE zugunsten einer ursprünglichen Einfachheit dieser Tiere anführt. Daß sie im ausgebildeten Zustande keine den übrigen Typen ähnlichen Excretionsorgane besitzen, ist ja richtig, bedeutet aber noch nicht, daß sie solche überhaupt nicht besessen hätten. Wie wir sahen, spricht vieles dafür, daß der primäre Porenkanal der Larven als ein umgewandeltes Metanephridium aufgefaßt werden muß, und andererseits können sich auch in den Ausführungswegen der Geschlechtsdrüsen, wenigstens in dem einfachsten Verhalten, wie wir es bei den Holothurien noch vorfinden, mit Gonaden verwachsene Segmentalorgane erhalten haben. Was ferner die Geschlechtsorgane der Echinodermen im allgemeinen betrifft, die nach MACBRIDE'S Meinung bei den Plathelminthen sehr viel komplizierter seien, so ist das doch noch kein Grund, um die letztern als höher stehende Tiere gelten zu lassen. Hier genügt, wie mir scheint, der Hinweis auf die Anneliden, bei welchen dieses Organsystem im großen und ganzen gewiß auch viel einfachere Verhältnisse aufweist, doch fällt es niemand ein, sie deswegen auf eine niedrigere Stufe als die Plattwürmer zu stellen. Wenn nun endlich MACBRIDE noch den Umstand hervorhebt, daß bei erwachsenen Crinoiden das stark reduzierte Ambulacralnervensystem durch ein in ganz anderer Lage entstehendes Nervensystem ersetzt werde, und daraus den Schluß zieht, „that we are at about as low a level as one could well imagine, since the central nervous system in all higher forms is a most persistent structure,“ so läßt sich dagegen folgendes erwidern. Einmal scheint mir der cölomatische Ursprung dieses apicalen Nervensystems noch lange nicht bewiesen, und dann dürften sich vielleicht doch noch Beziehungen desselben zu gewissen Teilen des für die Bilateraltiere typischen Centralnervensystems ermitteln lassen, wie weiter unten wenigstens andeutungsweise gezeigt werden soll.

Wenn die eben erwähnten Verhältnisse, die sich also viel eher durch retrograde Entwicklung erklären lassen, in gewisser Hinsicht auf einen niedern, richtiger vereinfachten, Zustand hinweisen, so weist in andern Beziehungen die Organisation des Echinodermenkörpers eine so hochgradige und mannigfaltige Kompliziertheit auf, daß die

Urdipleurula, wie sie MACBRIDE uns schildert, viel zu einfach erscheint, um als Ausgangsform für die phylogenetische Entwicklung des Echinodermen-Stammes angenommen werden zu können. Dasselbe gilt auch für seine Protocoelomata überhaupt, die in aufsteigender Richtung nichts weniger als den höchsten Tierstamm, die Chordaten, hervorgebracht haben sollen. Dazu sind sie zu arm an morphologischen Grundbausteinen. Alle diese Urformen, begonnen mit dem viel besprochenen Trochozoon, gehören zur Kategorie jener rein theoretischen Tierschemen, welche zu schwächlich gedacht sind, als daß sie in der Urgeschichte der Tierwelt eine hervorragende, prospektive Bedeutung gehabt haben könnten. Sie sind eben den pelagischen Larven, d. h. zu selbständigem Nahrungserwerb gezwungenen Embryonen zu genau nachgebildet, bei welchen alles vorläufig Entbehrliche aus der Organisation der entsprechenden phylogenetischen Entwicklungsstufen unterdrückt oder auf ein Minimum reduziert, bloß in Form von geringfügigen Anlagen vorhanden ist, um dann später, bei eintretender Metamorphose, in beschleunigtem Tempo und auf möglichst direktem Wege die endgültige, neue Ausbildung zu erreichen. Darum werden wir in jene Schemen noch eine Reihe von Charakteren nicht nur aus ältern ontogenetischen Stadien, sondern auch aus der Organisation der ausgebildeten Tiere, natürlich mit entsprechender Vereinfachung der bezüglichen Verhältnisse, eintragen müssen, um eine annähernde Vorstellung von der betreffenden Urform zu gewinnen, und auch diese noch aus einem Vergleiche mit wirklich vorhandenen Tierformen, falls sich ein solcher als möglich erweisen sollte, zu ergänzen haben.

Versuchen wir nun eine derartige Umwandlung mit der zu völliger Symmetrie rekonstruierten Echinodermen-Dipleurula vorzunehmen.

Das in Anlehnung an die Ausführungen MACBRIDE'S in LANKESTER'S Lehrbuch der Zoologie von F. A. BATHER (1900) gegebene Schema (s. folg. Seite) der Urdipleurula stellt eine längliche, bilaterale Tierform mit präoralem Gehirn und 1 Paar Bauchmarkstämmen dar. Zu beiden Seiten des Darmes liegen in der geräumigen, primären Leibeshöhle 3 Paar untereinander ungleicher Cölomblasen, von welchen das mittlere Paar, die beiden relativ kleinen Hydrocölblasen, mit den vordern Cölomhöhlen in Zusammenhang steht, und diese münden vermittels eines Paares kurzer Schläuche, den primären Porenkanälen, durch die beiden Rückenporen nach außen. Fügen wir noch hinzu, daß der fast gerade Darm aus seinen 3 typischen,

embryonalen Bestandteilen, dem Vorder-, Mittel- und Enddarm, besteht, der Mund vorn und der After hinten auf der Bauchseite liegen, die Gonaden aus dem Cölothel entstehen und ein zur Ablagerung von kohlensaurem Kalke geneigtes Mesenchym die primäre Leibeshöhle ausfüllt, so ist das so ziemlich alles, was diese pelagisch gedachte Dipleurula charakterisiert. Wir haben hier eben bloß ein Larvenschema und nichts weiter vor uns. So einfach aber werden wir uns die bilaterale Vorfahrenform der Echinodermen gewiß nicht vorstellen dürfen.

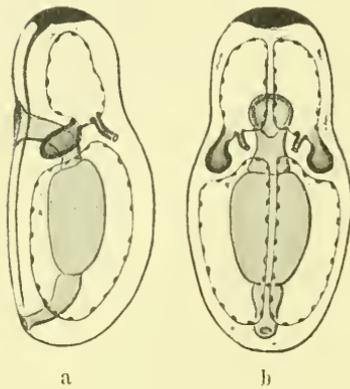


Fig. A.

Die völlig symmetrische Dipleurula-Larve der Echinodermen in Anlehnung an die Darstellung und Abbildung BATHER'S (1900).
a Profil-, b Dorsalansicht.

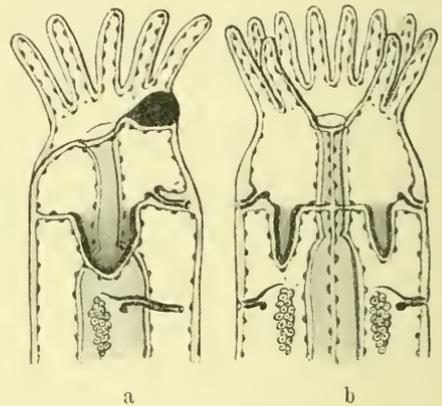


Fig. B.

Die entsprechenden Vermalieu-Ahnen der Echinodermen. Frühere Astrelminthen-Stufe mit offenen Diaphragmasäcken als phylogenetischer Anlagen des Hydrocöls.
a Profil-, b Ventralansicht.

In der Ontogenie sämtlicher Echinodermen tritt nach Ablauf des dipleuron Zustandes die Larve in das durch die 5 sog. Primärtentakel gekennzeichnete Pentactula-Stadium ein, was R. SEMON zu seiner allgemein bekannten Pentactaea-Theorie (1888) Veranlassung gegeben hat. Während jedoch R. SEMON das Auftreten der Tentakel erst dem Übergange zur festsitzenden Lebensweise zuschrieb, nahmen nach ihm BÜTSCHLI (1892) und, wie bereits erwähnt, auch MACBRIDE das Vorhandensein von derartigen Körperanhängen schon für ihre hypothetische, bilaterale Vorfahrenform der Echinodermen an, und dieser Standpunkt scheint mir aus verschiedenen Gründen der richtigere zu sein. Da wir es hier mit Cölomaten, also bereits höheren Bilaterien, zu tun haben, so ist es kaum annehmbar, daß eine bloße

Festsetzung genügen dürfte, um die Neubildung von solchen Körperanhängen hervorgerufen haben zu können. Ein Vergleich der meisten sedentären Tierformen mit ihren frei lebenden Verwandten zeigt uns vielmehr, daß deren Tentakelkranz durch Multiplikation eines ursprünglichen Paares ähnlicher Anhänge und Verlegung derselben zusammen mit dem Munde an das vordere Körperende zustande gekommen sein muß. Wenn wir dabei zunächst von den ganz aberranten Fällen absehen, wie sie uns *Rhabdopleura* und *Cephalodiscus* darbieten, so ergibt sich, daß bei sedentären Bilaterien die den Mund umgebende Tentakelkrone von präoralen, also Kopfanhängen gebildet ist. Daher ist es von vornherein am wahrscheinlichsten, daß solche auch den bilateralen Vorfahren der Echinodermen zukamen. Ins Phylogenetische übersetzt würde das heißen: die dipleuren Ahnen des Echinodermenstammes besaßen ursprünglich in der Nähe des noch ventral gelegenen Mundes 1 Paar präoraler Kopftentakel, die sich dann später vervielfältigten und zugleich mit dem Munde nach vorn verschoben wurden. Diese Tierform, obgleich bereits halb sedentär, aber dennoch zu freiem Ortswechsel befähigt, besaß zunächst, wie es auch R. SEMON für die Vorgänger seiner Pentactaea annimmt, eine unbestimmte Zahl von Kopfanhängen, die sich erst später definitiv feststellte. Nach dem Pentactula-Stadium des sich entwickelnden Echinoderms urteilend, bei welchem alle 5 Primärententakel eigentlich bloß der einen Seite angehören, werden wir für die noch vollkommen symmetrische Urform 10 in 2 gleiche Gruppen angeordnete Kopftentakel annehmen müssen. Diese Kopftentakel waren dehnbar und hohl, und da die Hydrocölblasen bei der Dipleurula als hintere Aussackungen der beiden vordern Cölomblasen angelegt werden, so ist es höchst wahrscheinlich, daß anfangs zwischen ihnen und den terminalen Kopfanhängen keine direkten Beziehungen bestanden, sondern sich einfach die vordern Wände der sekundären Leibeshöhle in die Tentakel hinein vorstülpten. Statt des spärlichen Larvenmesenchyms wird unter der Haut ein gut ausgebildetes Binde- und Muskelgewebe vorhanden gewesen sein und nach innen davon, wie bei den meisten Cölomaten, eine kräftige, vom Cölothel herstammende Längsmuskulatur. Bei der Dipleurula sind die beiden hintern Cölomblasen stets bedeutend größer als die vordern. Außerdem gelangt das ganze komplizierte Gonadensystem der „pentorchenen“ Echinodermen als einseitige, vom Epithel des linken hintern Cölomsackes ausgehende Bildung zur Anlage, wie denn bei den „monorchenen“ Holothuriern auch definitiv eigentlich nur eine, mit

einem einzigen Ausführungsgange versehene Geschlechtsdrüse besteht. Daher können wir, die gestörte Symmetrie wieder herstellend, schließen, daß bei der bilateralen Urform die besagten Cölblasen den bei weitem größern, hintern Abschnitt der allgemeinen Leibeshöhle lieferten, in welchem sich wenigstens 1 Paar ursprünglich peritonealer Flächengonaden und die sich von ihnen ablösenden Geschlechtsprodukte befanden, die durch 1 hinteres Nephridienpaar nach außen entleert werden konnten. Erst nachträglich wird die Abschnürung der Gonaden vom Cölom mit Hinzuziehung der betreffenden Segmentalorgane als spezieller Ausführungsgänge derselben erfolgt sein. Dagegen bildeten die beiden vordern Cölblasen, die sich bei der erwachsenen Form in den Kopfabchnitt und seine den Mund umgebenden Anhänge hinein fortsetzten, einen bedeutend kleinern, vordern Cölob Abschnitt, welcher, von der hintern Leibeshöhle durch ein Dissepiment geschieden, wahrscheinlich steril war und durch 1 Paar vorderer, den beiden Porenkanälen der Dipleurula entsprechender, rein excretorischer Nephridien mit der Außenwelt kommunizierte. Als nach hinten vorgestülpte Divertikel der beiderseitigen Hälften dieser vordern Leibeshöhle erscheinen endlich ihrer ontogenetischen Bildungsweise nach die beiden Hydrocölsäcke. Und nun kommt die Frage: was waren alle diese Cölobräume ursprünglich? Haben wir sie, wie manche Autoren es wollen, als 3 gleichwertige Cölobsegmente etwa im Sinne von Anneliden-Metameren zu deuten, oder ist eine andere Auffassung dieser Bildungen zulässig?

Wir haben im Obigen die Ansicht MAC BRIDE'S, der sich BATHER angeschlossen hat, referiert, wonach die Cölobverhältnisse der vollkommen symmetrischen Dipleurula der Dreiteilung der Leibeshöhle bei den Enteropneusten und ihnen annexen Formen entsprechen sollen. Dieses erschien nur dadurch gerechtfertigt, daß die beiden Hydrocöle den beiden Hälften des Kragencölobs von Balonoglossus gleichgesetzt wurden. Allein, wenn wir den Entwicklungsmodus der hier verglichenen Bildungen näher betrachten, so ergibt sich sofort ein recht bedeutender Unterschied. Während nämlich die Anlage des Hydrocöls bei den Echinodermlarven typisch vom vordern Cölob ausgeht, entsteht das Kragencölob der Enteropneusten nirgends im Zusammenhange mit dem Eichelcölob. Dagegen bildet es sich bekanntlich entweder vollkommen selbständig aus einem Paar besonderer Ausstülpungen der Urdarmwandung oder zusammen mit dem Rumpfcölob durch Abschnürung der vordern Teile eines

einzigem Paare seitlicher Enterocölsäcke. Außerdem erhält das Kragencöлом seine eignen Kragenpforten, die einem besondern Paare ursprünglich hier vorhanden gewesener Nephridien entsprechen dürften, wovon die Hydrocölblasen auch nicht die Spur aufweisen. Hieraus folgt, daß das Kragencöлом der Enteropneusten im allgemeinen eine weit größere Selbständigkeit beurkundet als die Anlage des Echinodermen-Hydrocöls, und schon daher, sowie infolge der eben angeführten, gewiß nicht unwesentlichen Differenz in der Bildungsweise, muß eine Homologisierung der betreffenden Cölomräume der verglichenen Tiere zum mindesten fraglich erscheinen.

Allerdings besitzen wir eine Angabe von BURY (1889), wonach beim Ophiuriden-Pluteus sich das Hydrocöl von der linken hintern Cölomblase abschnüren soll. Da jedoch in allen übrigen, bisher bekannt gewordenen Fällen, wo die Bildung der diversen Cölomabschnitte keinen allzu abgekürzten Verlauf nimmt, die Anlagen des definitiven linken und des rudimentären rechten Hydrocöls stets vom vordern Cölom ihren Ursprung nehmen, so bedarf jene abweichende Beobachtung BURY's gewiß erst noch einer genauern Nachprüfung, bevor ihr bei phylogenetischen Betrachtungen eine entscheidende Bedeutung zugeschrieben werden könnte.

Wir werden vielleicht am ehesten zum Ziele gelangen, wenn wir uns die rekonstruierte und mit den geschilderten Charakteren ausgestattete Echinodermen-Dipleuraea als eine an die heutigen Prosopygier erinnernde Vermalienform vorstellen. Wenn wir nun diese Tiergruppe zum Vergleich heranziehen, so müssen wir von demselben die Brachiopoden als einen vom Hauptstamme bereits sehr stark abweichenden Seitenzweig von vornherein ausschließen. Ferner erscheint die Verlagerung des Afters dorsal gegen das vordere Körperende hin als eine ganz spezielle Eigentümlichkeit der Gruppe, woher wir bei unsern Betrachtungen von diesem Verhalten absehen wollen. Wir können uns ja eine phylogenetische Vorstufe der Prosopygier denken, bei welcher der Hinterdarm noch in seiner ursprünglichen Lage am hintern Körperende nach außen ausmündete. Wichtig sind für uns hier vor allem der terminale Mund der typischen Prosopygier mit seinem Tentakelkranze und das charakteristische Verhalten der sekundären Leibeshöhle im Zusammenhange mit dem gänzlichen Fehlen einer äußern Segmentierung.

In der bezeichneten Wurmgruppe ist die Leibeshöhle durch ein Diaphragma, welches seinem Baue nach einem Anneliden-Dissepiment

entspricht, der Länge nach in 2 ungleiche Räume geteilt, nämlich einen vordern sterilen und einen weitaus größern hintern Abschnitt, welcher die Geschlechtsdrüsen enthält. Bei den Bryozoen und Phoronoiden ist diese Einteilung vollkommen klar, und das vordere Cölom, welches sich in die hier nicht retractilen Tentakel hinein fortsetzt, längst als sog. Lophophorhöhle bekannt. Nicht so deutlich erscheinen diese Verhältnisse auf den ersten Blick bei den Sipunculoiden. Früher sprach man hier bekanntlich von einem Blutgefäßsystem, bestehend aus einem den Schlund umgebenden Ringsinus, von welchem nach vorn die Tentakelgefäße, nach hinten bei den meisten Sipunculoiden ein dorsaler, bei *Sipunculus* außerdem noch ein ventraler Darmsinus ausgehen. Nun hat sich erwiesen, daß der ganze Binnenraum dieses Systems von einem eignen innern Epithel ausgekleidet ist, gleich demjenigen der allgemeinen Leibeshöhle, und daß in demselben, wie in der letztern, die gleichen Amöbocyten und freischwimmenden Wimperurnen enthalten sind. Daraus folgt, daß wir es hier nicht mit einem Hämocöl, sondern vielmehr mit einem echten Cölomraume zu tun haben, welcher der Lophophorhöhle der übrigen Prosopygier entspricht und ebenso wie dort bis in die hohlen Kopfanhänge hinein vordringt. Dabei ist die freie hintere Wand des sog. Ringsinus, welche aus 2 Peritoneallamellen und dazwischen eingeschlossenen Muskelfasern besteht, dem Diaphragma gleichzusetzen, und dann erscheint der contractile, dorsale und, wo vorhanden, auch der ventrale sog. Darmsinus als einfache hintere Aussackungen dieses Dissepiments, welches die beiden aufeinanderfolgenden Abschnitte der sekundären Leibeshöhle voneinander trennt.

Auch Y. DELAGE u. E. HÉROUARD machten in ihrer Zoologie concrète (1897) darauf aufmerksam, daß das eben besprochene vordere Cölom des Sipunculoiden unrichtig als Circulationsapparat bezeichnet werde, während es eigentlich bloß ein mechanisches System zur Schwellung der Tentakel vorstelle, und fügten die Bemerkung hinzu, daß es eine auffallende Ähnlichkeit mit dem entsprechenden Apparate der Synapten aufweise, wobei der contractile Blindsack, d. h. der vermeintliche Darmsinus, der POLI'schen Blase vergleichbar sei.

Natürlich ist trotz der übereinstimmenden Funktionsweise der einzelnen Teile ein direkter Vergleich des sog. Circulationsapparats der Sipunculoiden mit dem Ambulacralsystem der fußlosen Holothurien nicht zulässig, was auch DELAGE u. HÉROUARD offenbar nicht wollten. In dem neu erschienenen Echinodermen-Bande ihres Lehrbuches (1903) wenigstens erklären sie die zwischen Synapten und „gewissen

Gephyreen“ bestehende Ähnlichkeit für durchaus oberflächlich und nicht primär. Allein wenn wir die gesamten Cölovverhältnisse der Prosopygier mit denjenigen unserer hypothetischen Vermalien-Ahnen der Echinodermen zusammenstellen, so liegt die morphologische Übereinstimmung auf der Hand und würde vielleicht eine noch bedeutend größere sein, wenn uns die Entwicklungsgeschichte der verschiedenen Sipunculoiden genauer bekannt wäre.

Aus den Beobachtungen B. HATSCHKE'S (1883) wissen wir vorläufig nur, daß bei der Sipunculoiden-Larve die sekundäre Leibeshöhle zunächst als ein einziges Paar Cölomsäcke, in welche sich die beiden Mesodermstreifen umwandeln, angelegt wird. Weiter aber berichtet uns HATSCHKE, daß in der Schlundregion noch eine besondere „Mesodermblase“ auftritt, und diese dürfte vielleicht nichts anderes sein als ein median vereinigt Paar vorderer Cölomblasen, deren Anlagen möglicherweise durch Abschnürung der vordern Enden der noch soliden Mesodermstreifen entstanden sein könnten. Leider ist nun der wirkliche Ursprung sowie das weitere Schicksal dieser eigentümlichen Bildung HATSCHKE unbekannt geblieben und zwar, wie mir scheint, wohl aus dem einfachen Grunde, weil man damals von einem vordern Cölov der Sipunculoiden überhaupt noch nichts wußte, woher ihm eventuell auch der genetische Zusammenhang des angeblich erst später auftretenden vermeintlichen Blutgefäßsystems mit der sog. „Mesodermblase“ entgangen sein dürfte.

Wie dem auch sei, jedenfalls ist eine weitgehende Übereinstimmung in den ausgebildeten Cölovverhältnissen bei Prosopygiern und bei der von uns aufgestellten bilateralen Vorfahrenform der Echinodermen nicht zu verkennen. Besonders wichtig ist dabei der Umstand, daß bei den mit erektilen Kopfanhängen versehenen Sipunculoiden das vordere Cölov ebenfalls hintere Divertikel bildet, infolge deren sich das Septum in den hintern Abschnitt der Leibeshöhle hinein blindsackartig vorstülpt. Das Fehlen solcher kontraktiler Aussackungen der Lophophorhöhle bei den Bryozoen und Phoronoiden aber ist vollkommen begreiflich, wenn wir berücksichtigen, daß bei ihnen die Tentakel nicht dehnbar sind, woher eine derartige Vorkehrung zur Verstärkung der Druckverhältnisse im vordern Cölovabschnitte überflüssig sein würde.

Wenn wir nun die hervorgehobene Ähnlichkeit der verglichenen Formen gelten lassen wollen, so dürfen wir andererseits die Unterschiede, welche sich uns hier in den Einzelheiten darbieten, nicht außer acht lassen. Da wäre zunächst zu bemerken, daß der oder

die hintern Blindsäcke am Sipunculoiden-Diaphragma in der Medianebene liegen, während bei der Dipleurula der Echinodermen ursprünglich zwei symmetrisch zu beiden Seiten des Darmes angeordnete Hydrocölsäcke als hintere Aussackungen des vordern Cölooms vorhanden gewesen sein müssen, und zweitens, daß dieses letztere durch 1 Paar eigner, vorderer, rein excretorischer Nephridien, den beiden ursprünglichen Porenkanälen entsprechend, mit der Außenwelt kommunizierte, welche den Prosopygiern fehlen. Das hier vorkommende Nephridienpaar öffnet sich typisch in die hintere Leibeshöhle, wo sich die Gonaden befinden, und kann daher nur mit den ursprünglichen Gonoducten der Echinodermen-Ahnen verglichen werden, die mit dem hintern Cölom in offenem Zusammenhange standen.

Das notwendige Vorhandensein von also mindestens 2 Paar Nephridien bei den hypothetischen „Astrelminthen“, wie wir mit HAECKEL die dipleuren Vermalien-Ahnen der Echinodermen bezeichnen wollen, gibt uns Veranlassung, bei unsern phylogenetischen Betrachtungen noch weiter zurückzugreifen und nach Anhaltspunkten für die Erklärung der Organisation jener unter den segmentierten Cölomwürmern zu suchen. Tatsächlich finden wir denn auch bei gewissen sedentären Anneliden Verhältnisse, welche für die hier verfolgten Zwecke von durchgreifender Bedeutung sein dürften. Bei verschiedenen, im Schlamme wühlenden oder in ephemeren Röhren lebenden Polychäten finden wir deutliche Hinweise darauf, wie aus einer ursprünglich segmentierten Leibeshöhle ein steriles vorderes und ein umfangreiches hinteres, die Geschlechtsdrüsen enthaltendes Cölom sowie eine entsprechende Verwertung der betreffenden Segmentalorgane und endlich eine spezielle Anpassung des vordern Leibeshöhlenabschnittes zur Streckung erektiler Kopfanhänge zustande gekommen sein könnten.

Hier wären vor allem die Terebelloiden zu nennen, welche um den terminalen Mund einen meist nur ventral nicht geschlossenen Kranz von zahlreichen dehnbaren Kopftentakeln besitzen, die durch Einstromen der Leibeshöhlenflüssigkeit aus einem sich durch mehrere Segmente ununterbrochen fortsetzenden vordern Cölomraume gestreckt werden. Dieser Leibeshöhlenabschnitt, den ich als „vordern Thoracalraum“ bezeichnet habe (1887), besteht bei den typischen Vertretern der Gruppe aus den vereinigten Segmenthöhlen der 5 vordersten Somite, bei den Ampharetiden und Amphicteniden dagegen bloß aus 4 Segmenthöhlen und ist durch ein starkes Diaphragma gegen den darauffolgenden „hintern Thoracalraum“ vollkommen abgeschlossen.

Der letztere „ist immer viel größer als der vordere und umfaßt stets eine ansehnliche, je nach den Gattungen und Arten verschiedene Zahl von Segmenthöhlen, indem er sich häufig bis in die Schwanzregion oder das Abdomen hinein fortsetzt“. Hier erst treten regelmäßig angeordnete intersegmentale Septen auf, doch sind sie „in den meisten Fällen an bestimmten Stellen durchbrochen, so daß alle segmentalen Kammern des Hinterleibs nicht allein untereinander, sondern auch mit dem postdiaphragmalen Hohlraum des Vorderkörpers in offener Verbindung stehen“. Da nun im Endabschnitt des hintern Thorakalraums manchmal rudimentäre Dissepimente vorkommen und andererseits das Abdomen in den diversen Terebelloidenfamilien eine recht verschiedene Ausdehnung aufweist, die bei den Pectinariern, wo bekanntlich nur noch einige wenige abdominale Segmente übrig geblieben sind, ihr Minimum erreicht, so ist hierin eine deutlich ausgesprochene Tendenz zu allmählicher Vereinigung aller hinter dem Diaphragma gelegener Segmenthöhlen zu einem einzigen umfangreichen hintern Cölom unter gleichzeitiger Reduktion des Schwanzabschnitts nicht zu verkennen. In dem hintern Thorakalraum befinden sich die Geschlechtsdrüsen, meist in Gestalt weniger Paare peritonealer Gonaden, die gelegentlich median untereinander vereinigt sein können. Die sich von ihnen ablösenden Geschlechtsprodukte können von hier aus wohl in die abdominalen Cölomkammern, nie aber in den vordern Thorakalraum gelangen. Entsprechend einer derartigen Einteilung der gesamten Leibeshöhle in 2 voneinander getrennte und funktionell verschiedene Abschnitte sind bei den Terebelloiden die mit dem vordern Cölom kommunizierenden Nephridien als reine Excretionsorgane tätig, während die hintern Paare zugleich oder fast ausschließlich die Rolle von Ausführgewegen für die Geschlechtsprodukte übernommen haben. Für die vordern Nephridienpaare ist die Dreizahl typisch, doch sind sie nicht selten bis auf ein einziges Paar reduziert, und da ist für uns das für die Ampharetiden und Amphicteniden charakteristische Verhalten von besonderem Interesse. Bei ihnen ist nämlich nur dasjenige vordere Nephridienpaar erhalten, dessen innere Mündungen dem vordern Cölothelblatt des Diaphragmas angehören, was an die



Fig. C.

Die Cölomverhältnisse und die Lage der Diaphragmasäcke bei typischen Terebelloiden.
Profilsansicht.

Beziehungen der beiden primären Porenkanäle der Echinodermendipleurula zu den vordern Cölomblasen erinnert. Die hintern genitalen Nephridienpaare sind bei den Terebelloiden in verschiedener Anzahl vorhanden, wobei das hier erreichte Minimum 2 Paare sind, die gewöhnlich gleich hinter dem Diaphragma oder doch wenigstens in den vordersten Somiten des hintern Thorakalraums gelegen sind. Die endgültige Reduktion derselben sowie auch der peritonealen Flächengonaden zu einem einzigen Paare, wie wir das für die Vermalien-Ahnen der Echinodermen angenommen haben, läßt sich hier nach leicht vorstellen. Endlich haben wir noch einer interessanten Einrichtung zu gedenken, die wir bei vielen Terebelloiden vorfinden, nämlich der sog. Diaphragmasäcke.

In meiner I. Studie über den Körperbau der Anneliden (1887) habe ich 3 verschiedene Typen dieser Anhangsbildungen des Terebelloiden-Diaphragmas beschrieben. Überall, wo sie vorkommen, sind es stark muskulöse Aussackungen des bezeichneten Septums, welche mehr oder minder weit nach hinten in den postdiaphragmalen Thorakalraum hineinragen und, wie das Diaphragma selbst, aus einer vordern und hintern Cöllothellamelle mit dazwischen liegenden Muskelfasern bestehen. Physiologisch „sind es Vorrichtungen, deren sich unsere Würmer beim lebhaften Spiel der Kopftentakel und Kiemen bedienen, um die Leibesflüssigkeit behufs Streckung der genannten Organe in die letzteren einzutreiben, ohne daß der Hautmuskelschlauch dabei in Aktion zu treten braucht“. Und außerdem, das möchte ich hier hinzufügen, wird der durch Kontraktion der Diaphragmasäcke verstärkte Druck im vordern Thorakalraum auch noch das Vorstülpen des protraktilen Schlundsacks erleichtern. Bei *Amphitrite* sind 2 Paare solcher Blindsäcke am Diaphragma vorhanden, während z. B. bei der Ampharetiden-Gattung *Melinna* dorsal über dem Darne nur ein einziger, sehr langer Blindsack weit nach hinten in den hintern Thorakalraum hineinragt. Beide Fälle, von denen der letztere an die für die Sipunculoiden charakteristischen Beziehungen erinnert, repräsentieren ein abgeleitetes Verhalten, indem nämlich viel häufiger nur 1 Paar, symmetrisch zu beiden Seiten des Darms nach hinten vorspringender Diaphragmasäcke vorkommen, wie ich es beispielsweise bei *Lanice* beschrieben habe. Zwei ganz ähnliche Diaphragmasäcke finden wir nun auch noch bei Arenicoliden vor und zwar in derselben Lage am vordersten der hier übrigens in der Dreizahl vorhandenen Septen, welche zwischen den vordern und hintern Thorakalraum eingeschoben sind.

Bei diesen Würmern, die weder Kopfteutakel noch vordere Kiemen besitzen, dienen die beiden Diaphragmasäcke offenbar fast ausschließlich zum Vorstülpen und Schwellen des außerordentlich großen, beim Wühlen im Sande behilflichen Rüssels.

Nun fragt sich's aber, wie kamen Bildungen dazu, die einem mehrere Segmente weit nach hinten zurückliegenden Dissepimente angehören, zur Bewegung von Anhangsorganen des Kopfes Verwendung gefunden zu haben? Es ist von vornherein ziemlich selbstverständlich, daß dies nicht ihre ursprüngliche Bedeutung war. Natürlich werden die Diaphragmasäcke zunächst zur Bedienung von Schwellorganen entstanden sein, die entsprechenden Rumpfsegmenten angehörten, und das können eben nur erektile Parapodialkiemen gewesen sein. Darauf weisen die bei den Terebelloiden noch erhaltenen 3 Paare schwellbarer Rückenkiemen hin, die sich im Bereiche des vordern Thorakalraums über den dorsalen Parapodien erheben, noch mehr aber ein höchst bemerkenswerter Befund, wie ich ihn bei einer leider nicht näher bestimmten Cirratuliden-Art beobachtet habe.

Bekanntlich besitzen die Cirratuliden, abgesehen von den gewöhnlich vom Kopfende weiter nach hinten auf den Rücken hin verschobenen Tentakelfäden, an einer ganzen Reihe von Segmenten je 1 Paar langer, fadenförmiger Rückenkiemen, welche, während der Wurmkörper selbst dicht unter der Oberfläche des Sand- oder Schlammbodens eingegraben liegt, weit herum in das umgebende Wasser ausgestreckt werden. Zur Streckung dieser Organe sind nun bei der erwähnten Art an den betreffenden Septen, welche hier, wie bei sämtlichen Vertretern der genannten Wurmfamilie, alle successiven Segmenthöhlen vollständig voneinander abgrenzen, je 1 Paar kräftiger Diaphragmasäcke vorhanden. In diesem Falle entspricht also einem jeden Paar Rückenkiemen ein besonderes Paar Diaphragmasäcke, welche als hintere Divertikel des betreffenden Cölomsegments erscheinen, und dieses segmental-metamere Verhalten der in Rede stehenden Gebilde werden wir als das ursprüngliche zu betrachten haben, von welchem sich dasjenige der Terebelloiden und Arinocolen ungezwungen ableiten läßt. Wir brauchen uns eben nur vorzustellen, daß einige der vordersten Septen aus irgendwelchen Gründen verschwanden, wodurch die bezüglichlichen Segmenthöhlen zu einem kontinuierlichen, vordern Thorakalraume zusammenflossen, und dann ist es vollkommen verständlich, daß die Diaphragmasäcke des nächst erhaltenen Dissepiments unter ent-

sprechender Vergrößerung ihres Lumens und Verstärkung der Muskulatur die Bedienung aller nach vorn gelegenen Schwellorgane, einschließlich derjenigen des Kopfes, übernehmen konnten.

Was nun die Bildung eines aus mehreren vereinigten Segmenthöhlen bestehenden vordern Cöloms betrifft, wie es der für die Terebelloiden, Arenicolen, Opheliiden und einige andere Polychätenfamilien charakteristische vordere Thorakalraum vorstellt, so wird wohl den ersten Anlaß dazu die Ausbildung eines mehr oder minder weit vorstülpbaren Rüsselapparats gegeben haben, der sich im ruhenden Zustande durch mehrere Segmente erstreckte, beim Vorgestülptwerden aber beständig Zerrungen der betreffenden Dissepimente hervorrief und dadurch endlich das vollständige Schwinden derselben herbeiführte. Ähnliches finden wir übrigens auch bei verschiedenen Errantien, wo der meist bewaffnete Rüssel manchmal kolossale Dimensionen erreicht.

Dagegen scheint das Fehlen der Geschlechtsdrüsen im vordern Cölome einen andern Grund zu haben, der nicht mit dem Entstehen des vordern Thorakalraums im Zusammenhange steht. Es ist vielmehr eine bei den Anneliden allgemein verbreitete Erscheinung, daß die Gonaden erst ungefähr in der Mitteldarmregion auftreten, wo natürlich die für die Bildung und Reifung der Geschlechtsprodukte wichtigen Ernährungsprozesse am lebhaftesten verlaufen. Es wird also das Sterilwerden der vordern Körperregion eine Folge des gesteigerten Längenwachstums des nicht verdauenden Vorderdarms gewesen und gerade umgekehrt zustande gekommen sein, als noch alle Dissepimente vorhanden waren, die eben einem freien Vordringen der vom Mitteldarm in die Leibeshöhle hinein ausgeschiedenen Ernährungssäfte nach den vordern Segmenthöhlen hinderlich waren. So verhält sich die Sache in der Tat bei den meisten Polychäten, sowohl Sedentarien als auch Errantien, bei welchen die einzelnen Somiten in typischer Weise durch intersegmentale Septen voneinander geschieden sind.

Versuchen wir nun das Zustandekommen des großen, hintern Thorakalraums zu erklären. Wir finden ihn hauptsächlich bei solchen halbsedentären Anneliden vor, die im Schlamm oder Sande des Meeresbodens wühlen oder sich zwischen Gesteinen, Pflanzenwurzeln, Korallen, leeren Muscheln und dergleichen mehr eindrängen, um dort ihre ephemere Behausung aufzuschlagen. Da sehen wir, daß der Hautmuskelschlauch der betreffenden Würmer zu diesem Zwecke sehr ausgiebige peristaltische Bewegungen auszuführen hat, indem

der Körper bald an dieser, bald an jener Stelle stark aufgetrieben und dann durch Kontraktion der Ringmuskulatur wieder zusammengeschnürt wird. Derartige Veränderungen der äußern Körperform sind aber nur bei einem freien Hinundherströmen der Cölomflüssigkeit möglich, was natürlich bei regelmäßig segmentaler Kammerung der Leibeshöhle nicht in erforderlichem Maße erreicht werden kann. Daher mußten die Dissepimente, den entsprechenden innern Druckverhältnissen nachgebend, Durchbrechungen erleiden und allmählich einer von vorn nach hinten immer weiter fortschreitenden vollständigen Rückbildung unterliegen.

So finden wir, daß bei Arenicoliden, welche sich im Sandboden lange Gänge aushöhlen, sowie bei den limicolen Opheliiden, wo sich hinter dem den vordern Thorakalraum begrenzenden Diaphragma noch 2 weitere Dissepimente erhalten haben, auf einer großen darauffolgenden Strecke des Vorderkörpers die Septen ganz geschwunden sind, was der Leibesmuskulatur in dieser Körperregion einen weit freieren Spielraum gestattet. Bei den Terebelloiden, von denen auch die meisten im Sande oder Schlamm wühlen, wo sie ihre Röhren bauen, ist im ganzen Vorderkörper nur ein einziges Diaphragma übrig geblieben, welches den kleinen, vordern von dem durch viele Segmente hindurch ununterbrochenen hintern Thorakalraum scheidet, der außerdem noch, wie oben erwähnt, mit den Segmenthöhlen des Schwanzabschnittes durch bestimmte Durchbrüche in den Septen in offener Verbindung steht. In dieser Gruppe sind es besonders die nicht tubicolen Polycirriden, bei welchen die peristaltischen Bewegungen der Leibeswand am auffälligsten sind, wenn sie, für ihren dünnwandigen Körper Schutz suchend, in Schnecken- schalen oder Balanidengehäuse, in schmale Steinspalten oder zwischen eng aneinander liegende Blätter mariner Pflanzen sich hineindrängen.

Am weitgehendsten ist der Einfluß einer derartigen, peristaltischen Locomotionsweise offenbar bei den Echiuroiden zur Geltung gelangt, von denen ein Teil im Schlamm eingegraben, ein anderer in Felspalten hausend, eine ähnliche, halb-sedentäre Lebensweise führt. Da aber bei diesen Tieren die Vorwärtsbewegungen des Körpers überhaupt fast ausschließlich auf wechselweisem Auftreiben und Zusammenschnüren aufeinanderfolgender Strecken der Leibeswand beruhen, so verschwanden hier nicht nur alle Dissepimente, wodurch es zur Bildung einer durchaus einheitlichen Leibeshöhle kam, sondern es wurden auch die schon bei limicolen Anneliden stark reduzierten Parapodien nebst ihren Borsten überflüssig und gingen allmählich

verloren. Dadurch war im Anschluß an das Schwinden der intersegmentalen Scheidewände in der allgemeinen Leibeshöhle sowohl die Reduktion gewisser, ursprünglich metamerer, innerer Organe, wie z. B. der Nephridien und Gonaden, bis auf einige wenige oder ein einziges Paar ermöglicht, als auch durch Rückbildung der parapodialen Rumpforgane sowie durch gleichzeitige Ausglättung der äußeren Ringelung die ursprüngliche Metamerie des Körpers fast gänzlich verwischt.

Alles dies läßt sich nun, wie mir scheint, einerseits auf die Sipunculoiden und weiter auf die übrigen Prosopygier, wie auch andererseits auf die mit diesen verwandt gedachten hypothetischen Vermalien-Ahnen der Echinodermen in Anwendung bringen.

Allerdings ist von verschiedener Seite die Ansicht vertreten worden, daß die Sipunculoiden nicht von segmentierten Tieren abstammen, da in ihrer Entwicklungsgeschichte keine Spuren einer frühern Körpermetamerie erkennbar wären. Allein wenn wir die eben erwähnten Echiuroiden, an deren naher Verwandtschaft mit den Polychäten wohl niemand mehr zweifelt, als Paradigma nehmen, so ist es nicht einzusehen, warum bei den erstern nicht dieselben Momente zu einem Schwinden der innern und äußern Segmentierung geführt haben könnten. Auch hier ist die Peristaltik der Leibeshöhle zum ausschließlichen Mittel des Ortswechsels im Schlamm oder Sande und zwischen Gesteinen geworden, was gewiß auch im allgemeinen dieselben Veränderungen in der Gesamtorganisation zur Folge gehabt haben muß. Als letzte Reste einer äußern Segmentierung haben die Echiuroiden noch parapodiale Gebilde, die vordern und hintern Borsten, übrig behalten, von denen die letztern übrigens den Bonellien auch schon fehlen. Als innere Anzeichen einer frühern Körpermetamerie erscheinen bei ihnen die vordern und hintern Nephridien sowie in der Ontogenie noch das vorübergehende Auftreten der segmentalen Ganglienanlagen am Bauchmark und der metameren Cölomsomite, in welche sich die Mesodermstreifen gliedern, deren Hohlräume aber schließlich zu einer einheitlichen sekundären Leibeshöhle zusammenfließen. In dieser Beziehung scheinen mir die Sipunculoiden in derselben Entwicklungsrichtung nur noch einen Schritt weiter vorgeschritten zu sein, indem sie alle parapodialen Hautorgane eingebüßt und ihre Nephridien auf ein einziges Paar reduziert haben, in ihrer Larvenentwicklung aber die provisorische Segmentierung des Nervensystems und der Cölothelanlagen als überflüssiges und bloß zeitraubendes Zwischenstadium endgültig

unterdrückt worden ist. Und dennoch haben gerade die Prosopygier im definitiven Verhalten ihres Cöloms einen bei den ausgebildeten Echiuroiden nicht mehr vorhandenen Überrest einer frühern Segmentierung der sekundären Leibeshöhle aufzuweisen; ich meine das oben besprochene Diaphragma, welches nach Art eines Anneliden-Dissepiments bei den Sipunculoiden die Höhle des sog. Ringsinus, bei Phoroniden und Bryozoen die Lophophorhöhle von dem großen, dahinterliegenden Hauptcölome, also überhaupt ein vorderes von einem hintern Cölome, ähnlich den beiden Thorakalräumen der Terebelloiden, scheidet. Und ebendasselbe Verhalten besteht prinzipiell bei der Echinodermen-Dipleurula.

Wir können somit, wie mir scheint, eine natürliche Entwicklungsreihe aufstellen, welche, von typisch segmentierten Anneliden ausgehend, unter Übergang zu halbsedentärer, zum Teil tubicoler Lebensweise im Schlamm und Sande des Meeresbodens eine den heutigen Terebelloiden ähnliche Zwischenstufe durchgemacht hat und als Endresultat die 3 Gruppen der Prosopygier gab, nämlich die noch zu freier Ortsveränderung befähigten, sich im Schlamm eingrabenden Sipunculoiden, die tubicol-sedentären Phoroniden und die mit ihrem Körper selbst festsitzenden Bryozoen. Als einen Seitenzweig dieser Linie werden wir die oben charakterisierten hypothetischen Astrelminthen zu betrachten haben, welche in sehr reduzierter Form als pelagische Dipleurula in der Ontogenie der Echinodermen rekapituliert werden. Obgleich ihre Lebensweise und Organisation wohl im allgemeinen derjenigen der Sipunculoiden ähnlich gewesen sein dürfte, so werden sie sich dennoch schon vor diesen von dem gemeinsamen Vermalienstamm abgezweigt haben, da wir bei ihnen noch das Vorhandensein gewisser, auf einen ursprünglicheren Zustand hinweisender Charaktere voraussetzen müssen, nämlich eines noch endständigen Afters, eines vordern Paares im Bereiche des Diaphragmas nach innen mündender Nephridien und mehr typisch ausgebildeter, kräftiger, mit einer Flimmerrinne ausgestatteter Kopftentakel um den terminalen Mund sowie endlich eines Paares symmetrischer Diaphragmasäcke als Vorläufer des ambulacralen Wassergefäßsystems der Echinodermen.

Eine derartige phylogenetische Zusammenstellung der erwähnten Tierformen enthält in sich auch die Antwort auf die oben gestellte Frage, wie wir die für die Prosopygier und die Echinodermen-Dipleurula charakteristischen Cölomverhältnisse morphologisch zu deuten haben. Hiernach dürften die beiden Cölomabschnitte der

erstern sowie auch die 2 Paar Cölomblasen der letztern nicht als einfache Cölometameren aufgefaßt werden. Sie sind vielmehr, ähnlich dem vordern und hintern Thorakalraume der Terebelloiden, als durch Schwinden von regelmäßig intersegmentalen Septen entstanden und somit als je einer Summe von ursprünglich getrennten Segmenthöhlen gleichwertig zu denken. Wie viele Segmente in die Bildung des vordern und hintern Cöloms der genannten Vermaliden und Astrelminthen aufgegangen sein könnten, das wird sich wohl kaum mit Bestimmtheit ermitteln lassen, da das den vordern Thorakalraum begrenzende Diaphragma bei verschiedenen sedentären Anneliden und selbst in der Gruppe der Terebelloiden eine wechselnde Lage einnimmt, und andererseits zum hintern Thorakalraume eine verschiedene Anzahl Segmenthöhlen von dem einer allmählichen Rückbildung entgegengehenden Schwanzende hinzugezogen werden. Die Hydrocölblasen der Echinodermlarven dagegen, wie ähnlich auch die irrthümlich als Darmsinus gedeuteten hintern Blindsäcke des sog. Ringsinus der Sipunculoiden, haben, indem sie den Diaphragmasäcken der Terebelloiden entsprechen, offenbar bloß die Bedeutung von muskulösen Aussackungen eines zwischen dem vordern und hintern Cölom bestehenden gebliebenen Dissepiments. Das bestätigt übrigens auch die Ontogenie der Echinodermen, da beide Hydrocöl, das definitive und das rudimentäre, typisch als Ausstülpungen der hintern Epithelwand des vordern Cöloms entstehen. Daß es keine selbständigen Cölometameren waren, wird aber am besten durch das bei der erwähnten Cirratulidenart vorgefundene Verhalten bewiesen, wo das Vorkommen solcher paariger Säcke an einer Reihe aufeinanderfolgender Dissepimente dieselben als hintere Divertikel der betreffenden Segmenthöhlen, d. h. also nur als Teile von Cölometameren, zu erkennen gibt.

Wie konnte aber aus derartigen offenen Diaphragmasäcken am hintern Ende des vordern Cöloms ein in sich abgeschlossener, seine blinden Endzweige in die Tentakel hineinsendender, hydraulischer Druckapparat, wie ihn das Ambulacralsystem im *Pentactaea*-Stadium bei den Vorfahren der Echinodermen offenbar darstellte, hervorgehen? Da die Ontogenie der Stachelhäuter uns in dieser Beziehung bloß einen im Vergleich zum ursprünglichen Entwicklungsvorgang sehr abgekürzten und gewiß stark veränderten Bildungsmodus für unsere Betrachtungen zur Verfügung stellt, so bleibt uns vor der Hand nur der Hinweis darauf übrig, daß ein solches System auch schon bei einigen echten Anneliden tatsächlich zur Ausbildung gelangt ist.

Ein dem ambulacralen Wassergefäßsystem der Echinodermen sehr ähnlicher Bewegungsapparat der Kopftentakel ist längst bei *Saccocirrus* bekannt. Er wurde zuerst von MARION u. BOBRETZKY (1875) beschrieben und besteht aus einem Paare zu beiden Seiten des Vorderdarms gelegener, kontraktiler Ampullen, von welchen nach vorn in die beiden Kopftentakel hinein 2 dicht hinter dem Gehirn durch eine Queranastomose untereinander verbundener, blind endender Kanäle ausgehen. Der ganze Apparat soll zum Schwellen und Strecken der erektilen Kopfanhänge dienen. Diese Angaben sind neuerdings durch die Beobachtungen von GOODRICH (1901), die ich übrigens auf Grund eigener Untersuchungen auch meinerseits noch bestätigen kann, nachgeprüft und vervollständigt worden. Außerdem kommt GOODRICH nach Zusammenstellung der betreffenden Angaben von LANGERHANS, ULJANIN und HATSCHKE zum Schluß, daß ein derartiger Apparat außer bei *Saccocirrus* auch bei *Protodrilus* vorhanden sei.

GOODRICH ist nun der Meinung, daß bei *Saccocirrus* das sog. 1. Segment, d. h. das ziemlich lange, vorderste Körperstück vom Kopfende bis zum 1. Dissepiment, aus 2 verschmolzenen Segmenten bestehe, wobei das ganze, innere Kanalsystem der Tentakel nebst seinen Ampullen, welches er schlechtweg „head cavity“ nennt, die spezialisierte Cölmhöhle des peristomealen, also des eigentlichen 1. Segments vorstelle. Daß hier 2 Segmente vereinigt sein dürften, halte auch ich für sehr wahrscheinlich. Doch glaube ich nicht, daß das Kanal- und Ampullensystem der Tentakel das ganze Cölom des ursprünglichen Kopfmundsegments, resp. des vordersten Paares der larvalen Mesodermisomite repräsentiert. Es müßte nämlich in solch einem Falle der ganze übrige Hohlraum des gewöhnlich als 1. Segment bezeichneten vordersten Körperstücks aus dem 2. Paar Cöloometameren hervorgegangen sein. Nun finde ich, daß dieser vordere Leibeshöhlenabschnitt sich neben den Ampullenkanälen bis in die Spitze der Tentakel fortsetzt. Daß würde dann also bedeuten, daß die Segmenthöhle des ursprünglich 2. Rumpfsomites sich über den Mund hinaus nicht nur bis an das Gehirn, sondern auch in die

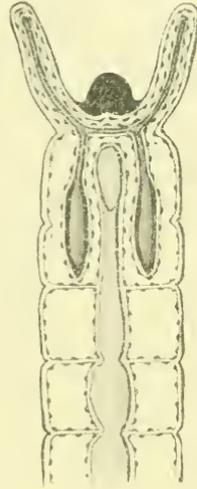


Fig. D.

Das Canal- und Ampullensystem zur Streckung der Kopftentakel, sowie die Cölomverhältnisse bei *Saccocirrus*. Dorsalansicht.

präoralen Kopfanhänge hinein nach vorn ausgedehnt hätte, und das ist gewiß recht unwahrscheinlich. Ich denke viel eher, daß hier das ursprünglich 1. Dissepiment verschwunden ist und sich auf diese Weise die 2 ersten Segmenthöhlen zu einem vordern Cölom vereinigt haben; dann ist auch das Eindringen dieses Hohlraums in die Kopftentakel verständlich. Ihren Hydrocölapparat aber, *sit venia verbo*, kann man als ein im Anschluß an 1 Paar Diaphragmasäcke des frühern 1. oder vielleicht auch 2., also des nunmehr vordersten, Dissepiments von *Saccocirrus* entstandenes System auffassen, das sich von den vereinigten Cölomhöhlen der beiden vordersten Segmente vollkommen emanzipiert hat.

Leider kennen wir auch bei *Saccocirrus* wiederum die Entwicklung dieser merkwürdigen Einrichtung nicht und müssen uns daher vorläufig mit bloßen Vermutungen, wie dieselbe phylogenetisch zustande gekommen sein könnte, behelfen. Denken wir uns, wie gesagt, daß hier zunächst 1 Paar Diaphragmasäcke, ähnlich denjenigen der Terebelloiden, vorhanden waren, welche durch ihre Kontraktionen die Leibeshöhle in die zu erstreckenden Kopftentakel trieb. Da nun der ausgebildete Kanal- und Ampullenapparat bei *Saccocirrus* dem Hautmuskelschlauche innen dicht anliegt, so können wir uns weiter vorstellen, daß sich, entsprechend den beiden, von den Diaphragmasäcken verursachten, nach vorn gerichteten Strömen, an der Innenseite der Leibeshöhle durch allmähliches Nachgeben und Auseinanderweichen gewisser Bündel der Längsmuskulatur 1 Paar in die Tentakelhöhlen führender peritonealer Längsrinnen bildeten, die sich endlich von der übrigen Leibeshöhle abschnürten. Daß sich dabei auch die am Ende der Rinnen gelegenen Diaphragmasäcke in 1 Paar abgeschlossener Ampullen verwandeln mußten, ist ziemlich selbstverständlich.

Einen ganz ähnlichen Vorgang möchte ich auch für die Astrelminthen-Arten der Echinodermen annehmen, um das Zustandekommen eines vom übrigen Cölome getrennten Ambulacralgefäßsystems aus einem Paar anfangs offener Diaphragmasäcke zu erklären. Dabei sei hier bemerkt, daß dieser Prozeß bei *Saccocirrus* in gewisser Hinsicht noch weiter vorgeschritten ist, als wir es für die bilateralen Vorfahren der Stachelhäuter anzunehmen brauchen. Dort nämlich ist erstens das ganze hydraulische Röhren- und Ampullensystem wirklich vollständig abgeschlossen, während bei den Astrelminthen am Übergange des Ampullenhalses in das eigentliche Kanalsystem jederseits noch eine in das vordere Cölom führende

Kommunikationsöffnung bestehen geblieben sein muß. Ein solches Verhalten kommt nicht nur in der Ontogenie bei verschiedenen Echinodermen deutlich zum Ausdruck, sondern es haben sich Andeutungen darauf gelegentlich auch noch im ausgebildeten Zustande erhalten, indem in gewissen Fällen der definitive Steinkanal zunächst in die sog. Madreporenampulle oder in der Achsensinus mündet und von da aus erst der oder die Porenkanäle nach außen führen. Zweitens sind bei *Saccocirrus* die symmetrischen Hälften des Systems durch eine Querbrücke vereinigt, welche für unsere

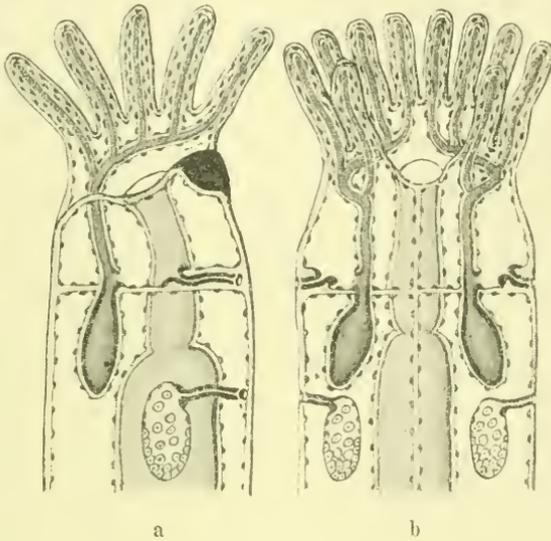


Fig. E.

Die bilateralen Verbalien-Ahnen der Echinodermen vor ihrer endgültigen Festsetzung und Umwandlung in die Pentactaea. Spätere Astrelminthen-Stufe mit abgeschlossenem, symmetrischem Hydrocölapparat.
a Profil. b Ventralansicht.

Zwecke überflüssig erscheint. Eine solche auch bei den Astrelminthen voranzusetzen, wäre nur dann von Nutzen, wenn wir annehmen müßten, daß der eine oder der andere von den 5 Primärtentakeln der Pentactaea ursprünglich der rechten Seite angehört habe. Zu einer derartigen Annahme haben wir jedoch vor der Hand keinen genügenden Grund.

Somit wären wir in der Urgeschichte der Echinodermen an einem Stadium angelangt, auf welchem die hypothetischen Vorfahren derselben bereits ein, wenn auch noch ziemlich einfaches, Ambulacral-

gefäßsystem zur Ausbildung gebracht hätten. Wie die ganze Körperform muß es noch vollkommen bilateral-symmetrisch gewesen sein. Am Vorderende des nun vielleicht mehr gedrungenen Körpers befand sich der Mund, dorsal und seitlich umgeben von den wohl 5 Paar kräftigen, dehnbaren Greiftentakeln des Prästomiums, deren Flimmerrinnen in die Mundöffnung führten. In den Tentakelhöhlen, welche entsprechende präorale Fortsetzungen des vordern Cölomraums darstellten, verliefen 5 Paar blind endender Ambulacralkanäle, die sich jederseits von einem halbringförmigen, den Schlund umbiegenden Sammelkanäle abzweigten. Diese zwei Sammelkanäle gingen hinten in die beiden, mit ihrem Halse im Diaphragma befestigten, muskulösen Ampullen, gleichsam 1 Paar primärer POLI'scher Blasen, über. An der Vorderseite des Septums standen die letztern durch je eine Öffnung, entstanden durch ein lokales Offenbleiben der ursprünglichen peritonealen Längsrinnen, aus welchen die beiden Sammelkanäle sich bildeten, mit dem vordern Cölom in Verbindung, und nicht weit davon befanden sich die Trichter eines vordern Nephridienpaares, welches sich später in die beiden primären Porenkanäle verwandelte. Die wahrscheinlich anfangs muskulös verschließbaren Mündungen der Ampullen in das vordere Cölom wurden dann weiter zum Ausgangspunkte für die Bildung zweier Steinkanäle. Im Anschluß an diese Öffnungen könnte, ähnlich wie wir das gelegentlich auch in der Ontogenie der Echinodermen sehen, jederseits eine neue Strecke der vordern Epithellamelle des Diaphragmas zur Bildung einer vom Ampullenhalse zum Nephridialtrichter führenden Rinne herangezogen worden sein, die sich nachträglich zu einer Röhre schloß und nur dicht vor dem Porenkanäle offen blieb. Doch kann diese Vervollkommnung des Apparats auch einer spätern phylogenetischen Entwicklungsstufe angehören und die Umbildung der Ampullenöffnung in eine Röhre, sowie die Streckung der letztern zu einem Steinkanäle möglicherweise erst durch die Verschiebungen verursacht sein, welche die Verwandlung der Bilateralform in das festsitzende, asymmetrisch-radiäre Urechinoderm begleiteten.

Das eben geschilderte Stadium entspricht der hypothetischen bilateralen Grundform, welche BÜTSCHLI (1892) als Ausgangspunkt für seinen geistreichen Erklärungsversuch der Echinodermen-Organisation gewählt hat. Im Gegensatz zu SEMON, welcher anfangs (1888) eine dorsale, später jedoch (1889) ebenfalls eine rechtsseitige Festsetzung seiner tentakellosen Dipleuraea annahm, um die Umgestaltung derselben zur Pentactaea zu erklären, hatte sich BÜTSCHLI, wie

bereits erwähnt, die freilebenden Bilaterien-Ahnen der Echinodermen mit Tentakeln versehen gedacht und gerade diesen Organen die Initiative bei der Festsetzung zugeschrieben. Obgleich er seinen Überlegungen zunächst eine Form mit seitlich am Körperende entspringenden Ambulacralfüßchen oder Tentakeln zu Grunde legte, so gab er doch als vielleicht wahrscheinlicher zu, „daß das System jeder Seite sich vorzugsweise in der präoralen Körperhälfte lagerte und nur wenig gegen den Mund nach hinten erstreckte.“ Mit andern Worten würde das heißen, daß es eine aus 2 symmetrischen Hälften bestehende Krone von Kopftentakeln zu beiden Seiten „des ursprünglich weiter vorn gelegenen Mundes“, wie BÜTSCHLI an einer andern Stelle seiner Darstellung sagt und wie auch wir es hier angenommen haben, gewesen sein muß.

Diesem wichtigen Punkte ist bei der weitern Ausarbeitung der grundlegenden Ideen SEMON'S und BÜTSCHLI'S durch SEELIGER (1893), LANG (1894), BURY (1895), HAECKEL (1896), MAC BRIDE (1896), BÄTHER (1900) und PERRIER (1902) zu wenig Rechnung getragen worden, indem alle, mit Ausnahme von HAECKEL, welcher SEMON'S frühere Hypothese einer Festsetzung mit der Rückenseite noch aufrecht zu erhalten suchte, von einer Anheftung der bilateralen Urform einfach mit dem vordern Körperteile resp. mit dem Kopflappen reden. Ganz abgesehen davon, daß die Annahme einer tentakellosen Dipleuraea es uns in hohem Grade erschwert, sowohl das nachträgliche Entstehen der Primärtentakel bei der Pentactaea zu erklären als auch einen Anschluß der erstern an irgendwelche bekannten Bilaterien aufzufinden, ist es dann überhaupt schwer einzusehen, warum die Fixation gerade mit dem Kopfe und nicht, wie bei den meisten übrigen sedentären Tierformen, mit einem hintern Teile des Körpers sich vollzogen hat.

Wenn wir die Mittel in Erwägung bringen, deren sich die Tiere am häufigsten zur Festsetzung bedienen, so sind das entweder Kittdrüsen oder Saugnäpfe. Im erstern Falle könnte man hier an eine Kopfdrüse denken, wie sie etwa bei Turbellarien und Nemertinen und wohl auch noch bei verschiedenen Annelidenlarven vorkommt. Doch finden wir eine solche im ausgebildeten Zustande bei Ringelwürmern und höhern Vermaliden nicht mehr vor. Saugnäpfe am vordern Körperende jedoch sind, mit Ausnahme einiger weniger Süßwassertricladen, fast nur parasitischen Tieren eigen, bei welchen überhaupt eine Anheftung mit der Mundregion durchaus verständlich ist. Dagegen muß es im allgemeinen als unwahrscheinlich betrachtet

werden, daß sich nicht parasitische Tiere beim Übergange zu sedentärer Lebensweise mit einer dem Munde naheliegenden Körperstelle festgesetzt haben sollten, wodurch die Nahrungsaufnahme doch jedenfalls sehr beeinträchtigt worden wäre; es müßten denn ganz besondere zwingende Gründe dafür vorgelegen haben.

Bei Cirripeden, Crinoiden und Tunicaten, deren Larven sich bekanntlich mit dem Vorderende festsetzen, glaubte nun E. PERRIER (1902) die Ursache dafür in deren gewöhnlicher Schwimmrichtung erblicken zu können, indem sie an den zur Befestigung dienenden Gegenständen zuerst mit dem Kopfe anlangten. Da fragt sich's aber denn doch, warum das nicht auch die Larven aller übrigen sedentären Tiere tun, die ja ebenfalls mit dem Kopfe voran schwimmen, sich aber dennoch mit dem Hinterleibe oder, wenn wir die Phoronoiden und Bryozoen in Betracht ziehen, wenigstens mit einem weiter zurückliegenden, postoralen Teile der ursprünglichen Bauchfläche anheften.

Doch wollen wir den Gedankengang PERRIER'S weiter verfolgen. Ist die Festsetzung mit dem Vorderende einmal erfolgt, so wäre es für den Nahrungserwerb vorteilhaft, daß sich der Mund vom Substrat entferne. Das würde bei einem Tiere, welches z. B. an der Unterseite eines Felsens herabhängt, in ganz natürlicher Weise dadurch erreicht, daß der präorale Leibesabschnitt infolge des Körpergewichts zu einem Stiele ausgedehnt werde, wie wir ihn bei den Lepadiden, Crinoiden und Boltenien beobachten. Wenn keine Stielbildung stattfindet, so drehe sich das Tier etwa 180° um eine Horizontalachse, wodurch die Mundöffnung auf die dem Substrat gegenüberliegende Fläche gelange, und das sei bei den Balaniden und fast allen Ascidien eingetreten. Um die Verlagerung des Mundes bei einer derartigen „*Métamorphose rotative*“ herbeizuführen, würde das Spiel ursprünglich vorhanden gewesener, symmetrischer Körpermuskeln ausgereicht haben. In analoger Weise wäre nun, nach der Meinung PERRIER'S, auch die anscheinend so komplizierte *Metamorphose* der Echinodermen zu erklären. Unter Hinweis auf die pentatroche Crinoidenlarve eine 5segmentige Wurmform als Verfahren annehmend, glaubt er, daß deren einseitige Festsetzung dadurch bedingt gewesen sei, daß sie infolge einer stärkern Entfaltung der Rückenfläche, ähnlich der Asteriden-Brachiolarie, eine gekrümmte C-förmige Gestalt angenommen habe und das Tier deswegen, als es, durch Kalkablagerungen im Körper beschwert, zu Boden sank, dort notwendigerweise auf einer Seite zu liegen kam. Darauf müßte

durch Muskelzug der Mund dem Boden zugekehrt, der After auf die entgegengesetzte Seite verlegt worden sein, was denn auch alle weitem Verschiebungen im Körper zur Folge gehabt haben würde, die nachträglich verschiedene, sekundäre Abänderungen erfahren hätten.

Gegen diese Ausführungen läßt sich auch so manches erwidern. So wäre vor allem zu bemerken, daß PERRIER für alle 3 erwähnten Tiergruppen gewissermaßen einen diphyletischen Ursprung annimmt, indem er einmal eine bloße Verlegung des Mundes gegen das Hinterende hin infolge einer Streckung des Kopfendes durch die Schwerkraft ohne Drehungserscheinungen, im zweiten Falle aber eine durch Muskelzug verursachte Rotationsmetamorphose als formative Ursache voraussetzt. So grundverschieden können aber die formbestimmenden Motive in der allgemeinen Stammesgeschichte der Cirripeden, Echinodermen und Tunicaten nicht gewesen sein, da alle Vertreter derselben unter sich in den Grundzügen ihres Körperbaues eine durchgreifende Übereinstimmung aufweisen. So ist z. B. nicht recht verständlich, worin denn die angeblich durch Drehung um eine Horizontalachse bedingte Verschiedenheit der Balaniden von den Lepadiden sich ausspricht, die sich im Grunde genommen von den letztern eigentlich doch nur durch Unterdrückung der Stielbildung und damit zusammenhängende Umgestaltung der Schalenplatten zu einem festen Kalkgehäuse unterscheiden. Ebenso wenig unterscheiden sich auch die Boltenien, abgesehen vom Stiele, in ihrer Gesamtorganisation prinzipiell von den übrigen Ascidien. Was aber die Echinodermen betrifft, so sind doch sicher alle Klassen derselben, wie verschieden sie auch in ihrer endgültigen Körperform erscheinen mögen, schließlich auf ein phylogenetisches Pelmatozoen-Stadium zurückzuführen, bei welchem sowohl eine mehr oder minder ausgesprochene Stielbildung am Kopfende als auch eine komplizierte Drehung des Körpers stattgehabt haben muß, was speziell für die Crinoiden die charakteristische spiralige Darmschlinge beweist. Wenn aber bei den Seesternen und Seeigeln der Mund nach unten gerichtet ist, so haben wir darin ein sekundäres Verhalten zu erblicken, welches, wie MACBRIDE und BATHER das sehr plausibel erklären, wahrscheinlich dadurch zustande kam, daß die noch fest-sitzenden Pentactaea-Ahnen der Eleutherozoen ihren Kelchkörper durch Krümmung des Stieles dem Substrat zukehrten, um vom Boden Nahrung beziehen zu können.

Wenn wir nun weiter für die Lepadiden und deren Stielbildung,

neben dem allgemeineren Grunde der sozialen, festsitzenden Lebensweise, die Anheftung mit dem Vorderende an einer abwärts gerichteten Fläche als Hauptmotiv der eigenartigen Umgestaltung des Krebskörpers gelten lassen können, so ist das meiner Meinung in bezug auf die Crinoiden kaum möglich. Die genannten Rankenfüßler sitzen bekanntlich an der Unterseite von verschiedenen, auf dem Wasser flottierenden Gegenständen, wogegen die ältesten Echinodermen, die Crinoiden und die übrigen Pelmatozoen der Vorzeit, größtenteils Tiefentiere repräsentieren. Eine beständige, unterseitige Fixation in der Tiefe aber konnte, wenn überhaupt, wohl nur an überhängenden Felsen stattgefunden haben, wie es auch PERRIER annimmt, und damit wären die denkbar ungünstigsten Verhältnisse für den Nahrungserwerb geschaffen worden. Denn während ein am Wasserspiegel nach unten herabhängendes Tier, wenn es seinen Mund auch in dieser Richtung verschoben hat, sich mit Leichtigkeit aus dem Plankton genügende Nahrung herauszufischen vermag, müßte eine ebenso orientierte sedentäre Tiefenform wahrscheinlich verhungern, besonders wenn sich über ihr noch eine Steinwand befände, die eben alle aus den höhern Meeresschichten herabsinkenden Nahrungsobjekte, welche gewöhnlich auf der Speisekarte der festsitzenden Tiere stehen, zurückhalten würde.

Außerdem enthalten die Betrachtungen PERRIER's über die Urgeschichte der Echinodermen noch folgenden Widerspruch. Abgesehen davon, daß seine hypothetische bilaterale Stammform wiederum den Larven zu ängstlich nachgebildet ist, wäre nicht einzusehen, warum sie in einem Falle durch Kalkablagerungen gezwungen war zu Boden zu sinken, um bei ihrer gekrümmten Gestalt auf die eine Seite zu fallen, während sie in einem andern Falle, um an der Unterseite eines überhängenden Felsens anzulagern, wo sie sich mit dem Kopfende, also eher median, anheftete, sich in aufsteigender Richtung nach oben zu erheben befähigt sein mußte. Es ist doch wohl schwerlich annehmbar, daß die Anlage zur Bildung eines Kalkskelets, welches bei den Pelmatozoen zu besonders starker Entwicklung gelangt, gerade den Vorfahren dieser weniger eigen gewesen sein sollte als denjenigen der übrigen Echinodermen.

Die Ursachen, welche die Cirripeden zu einer Festsetzung mit dem Kopfende an der abwärts gerichteten Oberfläche auf dem Wasser schwimmender Gegenstände führen konnten, sind ziemlich verständlich. Als nahe Verwandte der Copepoden sind ihre Vor-

fahren wohl ähnlich diesen pelagische Tiere gewesen, die, wie die Entwicklung der Rankenfüßler lehrt, mit Haftorganen ausgestattete Antennen besaßen, also wahrscheinlich von parasitischen Formen abstammten, welche sich in Ermangelung eines passenden Wirtes an zufällig vorgefundenen flottierenden Holzstücken u. dgl. ansaugten. Demnach wäre auch hier die Befestigung mit einem dem Munde naheliegenden Punkte auf frühern Parasitismus zurückzuführen. Ob ein solcher Faktor aber auch bei den Tunicaten mit im Spiel gewesen sein dürfte, ist vor der Hand schwer bestimmbar, da deren Urgeschichte resp. ihre aufsteigende oder absteigende Verwandtschaft mit den Wirbeltieren überhaupt noch nicht genügend aufgeklärt ist. Ein vorübergehend parasitärer Zustand in der Phylogenie der Tunicaten wäre wohl denkbar, wenn sich ihre Ableitung von Cyclostomen, die sich mit dem Munde ansaugten, als annehmbar erweisen sollte. Dagegen haben wir keinen Grund, eine parasitische Lebensweise bei den bilateralen Echinodermen-Ahnen vorauszusetzen, und werden daher nach andern Ursachen für deren Festsetzung mit dem Vorderende suchen müssen. Was aber für uns hier ein besonderes Interesse darbietet, ist der Umstand, daß die erste Fixierung der Cirripeden nicht einfach mit dem Kopfe, sondern unter Vermittlung von Antennen, also präoralen Körperanhängen, zustande gekommen sein muß.

Die Annahme einer tentakellosen Dipleuraea als Vorläufer der Pentactaea hat auch noch folgende Bedenklichkeit. Wenn die Dipleuraea erst nach ihrer Festsetzung um den nach oben verlegten Mund spontan die 5 Primärtentakel hervortrieb, in Anschluß an welche das ambulacrale Wassergefäßsystem doch jedenfalls erst entstanden zu denken ist, so bleibt es ganz unerklärt, 1. woher dieses in der Ontogenie der Echinodermen einseitig zur Ausbildung gelangt, und 2. warum überhaupt noch ein rechtes Hydrocöl angelegt und nachher wieder rückgebildet wird. Eine Ursache für das etwaige Schwinden von entsprechenden Tentakeln auf der rechten Seite, worauf sich die Degeneration des zugehörigen hydraulischen Bewegungsapparats zurückführen ließe, wäre ja dann gar nicht vorhanden. An der Sache ändert sich auch nicht viel, wenn wir wohl eine tentakeltragende, bilaterale Grundform, aber dennoch die Anheftung derselben direkt mit dem Kopflappen, gleichviel ob median oder einseitig, annehmen wollten. So wäre z. B. bei der von MACBRIDE aufgestellten hypothetischen Urform der Echinodermen, deren Tentakel einem besondern Kragensegmente, also jedenfalls einer postoralen Körperregion angehört haben sollen, meiner Meinung nach

auch kaum ein Grund zur Unterdrückung der rechtsseitigen Tentakel vorhanden gewesen, selbst wenn sich das Tier, wie angenommen wird, mit der rechten Seite des Prästomiums festgesetzt hätte. Denn dabei wären eben die Tentakel auf beiden Seiten freigeblichen und konnten somit alle dem Munde bei seinen weitem Verschiebungen ungehindert gefolgt sein; zugleich damit fehlt aber auch ein jegliches Motiv für die Rückbildung des rechten Hydrocöls.

Sehr leicht machte es sich nun BURY mit seiner „bilateralen“ Vorfahrenform der Echinodermen, die er schon gleich von Anfang an mit 5 Primärtentakeln um den Mund herum und einem entsprechenden Ambulacralgefäßsystem ausstattete, ohne in der Phylogenie der Stachelhäuter überhaupt ein feststehendes Stadium anzunehmen. Wenn einerseits diese Voraussetzung des Vorhandenseins von 5 im Kreise um den Mund herum verteilten Tentakeln an und für sich schon den beginnenden Übergang zu einer radiären Symmetrie bedeutet, so ist andererseits gegen die Annahme einer derartigen Bilateral-Form als solcher einzuwenden, daß wir keine freie dipleure Tierform kennen, bei welcher, wie BURY es fordert, ein unpaarer Tentakel ventral hinter dem Munde gelegen wäre. Wohl ist eine mediane Kopfantenne selbst bei freilebenden Raubanneliden nichts Seltenes und gehört vielleicht mit zu den ursprünglichsten Charakteren der Ringelwürmer überhaupt; allein sie befindet sich stets nicht nur vor dem Munde, sondern gehört sogar der dorsalen oder doch wenigstens vordersten Hirnregion des Kopfklappens an.

Aus den vorhergehenden Erwägungen folgt somit, wie mir scheint, in notwendiger Weise, daß die bilateralen Vorfahren der Echinodermen mit präoralen Kopftentakeln ausgestattet gewesen sein müssen, und außerdem, daß ihre Festsetzung eben unter Zuhilfenahme solcher Körperanhänge erfolgt sein muß, wie das schon BÜTSCHLI richtig erkannt hatte. Für die Frage aber, welcher Art wohl diese Kopftentakel ursprünglich gewesen seien und wieso sie zur ersten Fixierung des Körpers Verwendung gefunden haben möchten, können uns wiederum die Terebelloiden wertvolle Hinweise liefern.

Bei den Terebelloiden stellen die meist zahlreichen, dehnbaren Kopftentakel, welche den terminalen Mund gewöhnlich in hufeisenförmigem, ventralwärts offenem Bogen umgeben, sog. Greifcirren vor, die reichlich mit Schleim- und Klebdrüsen und einer zum Munde führenden Flimmerrinne ausgestattet sind. Dadurch sind diese Anhänge des Kopfes befähigt, sowohl dem Geschäfte der Nahrungsbeschaffung als auch zu temporärer Anheftung sowie als Fort-

bewegungsorgane zu dienen, und enthalten somit in der Anlage alle nötigen Eigenschaften, um sich einerseits ihre Umwandlung in die ambulacralen Primärtentakel der *Pentactaea*, andererseits die erste Festsetzung der *Dipleuraea* durch Vermittlung derartiger Organe vorstellen zu können.

Bekanntlich verschaffen sich die typischen, halbsedentären Terebelloiden ihre Nahrung gewöhnlich in der Weise, daß sie, in ephemeren Sandröhren versteckt, ihre Kopftentakel in weitem Umkreise um sich herum ausstrecken und die im Wasser suspendierten oder auch wohl am Boden liegenden Nahrungsobjekte, allerhand Pflanzenreste und verschiedenes Kleingetier, in den Tentakelrinnen auffangend, längs dieser durch die Flimmerbewegung dem Munde zuführen. Ähnlich müssen auch die Primärtentakel der ältesten *Pelmatozoen* beschaffen gewesen sein und auch in ähnlicher Weise gewirkt haben, worauf die flimmernden Nahrungsrinnen an den Armen der *Crinoiden* hinweisen.

Das Vorhandensein von Klebdrüsen an den Tentakelenden der Terebelloiden erlaubt diesen Würmern aber, wie gesagt, ihre Kopfanhänge noch zu andern Zwecken zu benutzen. So sehen wir, daß sie sich mittels der dehnbaren Greifcirren die zum Röhrenbau nötigen Sandkörnchen, Steinchen, Bruchstücke von Muskelschalen usw. herbeischaffen, andererseits aber auch, besonders wenn sie die Wohnröhre verlassen, die zu einer Saugfläche verbreiterten Enden der ausgestreckten Tentakel festheften und dann durch Verkürzung der letztern den ganzen Körper gegen den Anheftungspunkt hinziehen können. So funktionieren die Kopftentakel also direkt als Locomotionsorgane und zwar in ganz analoger Weise wie die *Ambulacralfüßchen* bei den freilebenden Echinodermen, die von den 5 Primärtentakeln der *Pentactaea* ableitbar sind.

Nun haben verschiedene Terebelloiden, so besonders viele *Polycirriden*, das Röhrenbauen ganz aufgegeben, indem sie durch Verkriechen zwischen Korallen und Pflanzenwurzeln, in Steinspalten, leere Muscheln und Balanidengehäuse, zum Teil aber auch durch einfaches Eingraben in feinen Schlamm für ihren Körper hinlänglich Schutz fanden. Wenn diese Würmer gelegentlich auf freie Flächen, wie z. B. Pflanzenblätter, glatte Steine oder in der Gefangenschaft auf Glasflächen geraten und sich an denselben festhalten wollen, so sehen wir, daß sie sich dazu wiederum eines Teils ihrer zahlreichen Tentakelfäden bedienen, während der übrige Teil derselben, frei im Wasser ausgestreckt, sein lebhaftes Spiel weiter fortsetzt. Ebenso

könnten auch die Astrelminthen-Ahnen der Echinodermen sich gelegentlich mit einem Teile ihrer Kopftentakel festgesetzt haben, während die übrigen dabei die Nahrungszufuhr besorgten. Eine solche Festsetzung wird jedoch anfangs wohl auch nur temporär gewesen sein; wie sie sich aber zu einer konstanten Fixierung gestaltete, welche schließlich zu völliger Rückbildung der betreffenden Kopfanlänge führte, bedarf noch einer Erklärung.

Unsere bisherigen Betrachtungen haben uns dazu geführt, daß die bilateralen Vorfahren der Echinodermen prosopygierartige Vermalieu gewesen sein müssen, deren spezifische Organisation auf eine halbsedentäre Lebensweise im Schlamm Boden des Meeres zurückzuführen ist. Von terebellinähnlichen Anneliden abstammend, welche wahrscheinlich in ephemeren Sandröhren wohnten, denn solch einen Zustand setzt der terminale Mund und die Vielzahl der Kopftentakel voraus, werden diese Vermalieu ihre Lebensweise in der Hinsicht verändert haben, daß sie sich, ähnlich den Sipunculoiden, mit dem ganzen Körper einwühlten, so daß bloß noch die Tentakelkrone frei hervorragte. Dadurch war der Körper genügend geschützt, und die Anfertigung einer Wohnröhre wurde überflüssig.

Allerdings sind unter den Prosopygiern auch röhrenbauende Formen bekannt; das wären die Phoroniden. Doch scheint mir das Beibehalten oder vielleicht auch eine Wiederaufnahme der tubicolen Lebensweise hier dadurch erklärbar, daß sie unter starker Vermehrung in größeren Gesellschaften zusammen blieben und dabei, um ihren Körper möglichst hoch über den Schlamm Boden erheben zu können, zur Anfertigung vertikaler Wohnröhren ihre Zuflucht nahmen. Als Endresultat einer derartigen Entwicklungsrichtung könnte die definitive Festsetzung mit dem Körper selbst und die Koloniebildung der Bryozoen betrachtet werden.

Dagegen müssen wir bei den Astrelminthen eine tubicole Lebensweise vollkommen ausschließen, denn sonst würde ja eine Festsetzung unter Vermittlung der Wohnröhre viel einfacher gewesen sein, wobei es gewiß nicht zu einer Anheftung mit dem Kopfende gekommen wäre. Wir müssen uns also vorstellen, daß infolge einer langandauernden Periode des Lebens im Schlamm die Fähigkeit, sich eine Röhre zu bauen, längst aufgegeben war, und das hat wahrscheinlich auch zu der allgemeinen Verstärkung der Unterhautgewebe geführt, wie wir sie ähnlich bei den Sipunculoiden vorfinden. Die Astrelminthen waren also wohl kräftige dickhäutige Vermalieu, welche ursprünglich ähnlich den Sipunculoiden einzeln

im Schlamm Boden eingegraben lebten, aber statt der nicht prähen-silen Mundlappen dieser gut entwickelte Greifcirren nach Art der Terebelloiden-Tentakel als Erbstück von ihren Anneliden-Ahnen beibehalten hatten. Stellen wir uns nun vor, daß solche Tiere, welche infolge ihrer vorhergehenden Lebensweise sämtliche locomoto-rischen Rumpfanhänge eingebüßt hatten, durch Zufall auf glatten Felsenboden verschlagen wurden, so wird ihnen hier die Fortbewe-gung sowie auch eine einigermaßen sichere Verankerung des Kör-pers nur vermittels ihrer Kopftentakel als einziges Zufluchtsmittel übrig geblieben sein. Da jedoch in der Tiefe wohl kaum eine größere horizontale Fläche ganz frei von Schlamm, Sand, Steinchen, Korallenstückchen, zerbröckelten Muscheln u. dgl. sein dürfte, was zum Verkrüechen solcher Wurmtiere am Ende doch noch ausreichend gewesen sein möchte, so könnte der neue Ansiedlungsort vielleicht als eine schräge Felswand gedacht werden, an der sich wohl ein mit Greifcirren versehenes Tier festzuhalten vermochte, alles andere aber herabgleiten mußte. Die Übersiedlung von halbsedentären Grundtieren auf somit jedenfalls höher gelegene Stellen wäre durch deren pelagische Larven möglich gewesen, welche, in den Meeres-strömungen schwimmend, gewiß den verschiedensten Zufälligkeiten ausgesetzt waren. Solche Larven sinken aber gewöhnlich erst während der Metamorphose zu Boden und konnten daher bei ihrem Anlangen an der Felswand bereits funktionsfähige Kopftentakel ausgebildet haben, die ihnen während der pelagischen Entwicklungs-periode wie der heutigen Echinodermen-Dipleurula wahrscheinlich fehlten.

Wenn wir uns aber fragen, woher es ein seitlicher Teil der Tentakelkrone gewesen sein mußte, der zur Anheftung Verwendung fand, so könnte das aus folgenden Gründen geschehen sein. Ventral hinter dem Munde gelegene Greifcirren wären vielleicht im vor-liegenden Falle für die Festsetzung am passendsten gewesen, da dann eine einfache Rückbeugung des Kopfes genügt hätte, um der Mundöffnung nebst dem übrigen Teile des Tentakeltrichters behufs leichtern Auffangens der von oben herabsinkenden Nahrungsobjekte eine aufwärts gerichtete Stellung zu verleihen. Allein unserer obigen Voraussetzung nach waren eben bei den Astrelminthen keine ventralen Tentakel vorhanden, indem wir uns deren Tentakelapparat wie bei den Terebelloiden hinter dem Munde unterbrochen gedacht haben. Nehmen wir ferner an, daß eine vordere mediane Partie der Kopfanhänge zur Anheftung benutzt worden sei, so hätte das

die Nahrungsaufnahme zu sehr beeinträchtigt, da dabei die Mundöffnung durch den Körper an das Substrat fast ganz angepreßt worden wäre. Es bleibt also nur die Möglichkeit einer Fixierung mit den Kopfanhängen der einen oder der andern Seite übrig, bei welcher nicht nur die Tentakel der gegenüberliegenden Seite durch Zurückschlagen über den Rücken die Herbeistrudlung der Nahrung besser besorgen konnten, sondern auch der Eingang in den schräg zur Unterlage gestellten Mund von vornherein weit weniger eingengt wurde. Daß es aber gerade die Tentakel der rechten Seite waren, die schließlich allein gewohnheitsmäßig als Haftorgane gebraucht worden sein müssen, wird wohl bloß einem kapriziösen Zufall zuzuschreiben sein.

Da nun lang ausgezogene und daher dünne Tentakelfäden dem wachsenden, an Schwere zunehmenden Körper einen nur unsichern Halt gewähren mochten, so werden sie sich unter beständigen Kontraktionen verkürzt und zugleich verstärkt haben, was wiederum zu einer Reduktion ihrer Gesamtzahl geführt haben konnte. Diese Veränderungen werden überhaupt alle Tentakel durchgemacht haben, indem vor der endgültigen Festsetzung anfangs gewiß bald die eine, bald die andere Hälfte der Tentakelkrone zur Verankerung des Körpers verwendet wurde. So mögen allmählich die zahlreichen, langen und dünnen Terebelloiden-Tentakel bei den Astrelminthen durch die 5 Paar kürzern und stärkern Primärtentakel ersetzt worden sein, die aber zunächst noch alle ihren ursprünglichen Charakter von Greifcirren beibehielten. Als dann die Tiere sich eine beständige rechtsseitige Anheftung ihres Körpers angewöhnt hatten, werden sich die betreffenden Tentakel immer mehr verkürzt haben, bis endlich an der rechten Seite des Kopfes bloß eine drüsige Haftsohle an ihrer Stelle übrig blieb.

Noch bevor ich diese endgültige Festsetzung der bilateralen Echinodermen-Vorfahren vollzog, mußten sie für die beiden Hälften ihrer Tentakelkrone bereits einen symmetrischen, mehr oder minder vollkommenen Hydrocölapparat, etwa wie wir ihn oben für unsere Astrelminthen annahmen, zur Ausbildung gebracht haben. Denn nur durch eine solche Annahme wird das bei verschiedenen Stachelhäutern so beharrlich wiederkehrende Rudiment eines rechten Hydrocöls erklärlich, dessen Degeneration als natürliche Folge der geschilderten Rückbildung der rechtsseitigen Kopftentakel vollkommen verständlich wäre.

Was das weitere Schicksal unserer hypothetischen bilateralen

Vorfahrenform der Echinodermen betrifft, nachdem sie sich einmal festgesetzt hatte, so gehört dasselbe eigentlich nicht mehr in den Rahmen meiner beabsichtigten Betrachtungen. Darum will ich mich hier mit dem Hinweise begnügen, daß auf diese nunmehr als sedentär zu denkende Grundform alle Erwägungen anwendbar sind, wie sie MAC BRIDE und nach ihm BATHER mit Zugrundelegung der Ideen SEMON'S und BÜTSCHLI'S ausgearbeitet haben, um die Umwandlung der vollkommen symmetrischen Dipleuraea in das asymmetrisch-radiäre Urechinoderm zu erklären.

Allein bevor ich schließe, möchte ich doch noch eine Frage berühren, die sich einem als weitere Folge der Annahme einer Festsetzung der Astrelminthen mittels eines Teils der Kopftentakel fast von selbst aufdrängt; ich meine die Frage nach dem Ursprunge des merkwürdigen apicalen Nervensystems der Echinodermen. Da die Stielbildung der Pelmatozoen, was die ältesten Echinodermen jedenfalls wohl gewesen sind, offenbar auf Kosten der rechtsseitigen Hälfte des ursprünglichen Kopflappens erfolgt sein muß, so wäre es doch leicht denkbar, daß derjenige Teil des Gehirns, welcher den betreffenden Tentakeln entsprach, an der Anheftungsstelle, also am spätern aboralen Pole zurückblieb, während der übrige Teil der Hirnmasse zusammen mit den Tentakeln der linken Seite den Verschiebungen des Mundes folgte, um hier den centralen Ring des oralen Nervensystems zu bilden. Es wäre das um so eher möglich gewesen, als wir uns das Gehirn der Astrelminthen, ähnlich demjenigen der Terebelloiden und vieler anderer Anneliden, in engem Zusammenhange mit dem Hautepithel geblieben denken müssen, worauf die ektodermale Lage wenigstens des sog. superficiellen, ambulacralen Nervensystems bei den Crinoiden und Seesternen hinweist.

Eine derartige Abtrennung und Verlagerung eines Teils des Gehirns im Zusammenhang mit den entsprechenden Sinnesorganen wäre nicht ohne Beispiel auch unter den Anneliden. Wie bereits erwähnt, haben die Cirratuliden außer den metameren fadenförmigen Parapodialkiemen, mehrere Segmente weit nach hinten vom Kopflappen entfernt, noch eine dorsale Querreihe von mehr oder weniger zahlreichen Tentakelfäden, die in ihrem Baue den Kopftentakeln der Terebelloiden vollkommen ähnlich sind. Schon früher (1887) habe ich auf Grund ihrer Gefäßversorgung durch ein paar terminaler Gabeläste des Rückengefäßes die Ansicht ausgesprochen, daß es vielleicht auch wirklich „ursprünglich präorale Kopffühler waren,

die erst später von hier aus nach hinten gerückt sind“, was bei der Lebensweise der Cirratuliden zweckmäßiger erscheint, „da sie so den kegelförmigen Kopf zum Wühlen im Sande und Schlamm viel freier gebrauchen könnten“. Eine nachträgliche Untersuchung des Nervensystems dieser Würmer hat mir diese Vermutung vollständig bestätigt, indem sich's ergab, daß die besagten dorsalen Tentakelfäden von einem kräftigen Nervenpaare innerviert werden, welches tatsächlich im Gehirn seinen Ursprung nimmt, von dem es jederseits mit 2 Wurzeln entspringt. Dasselbe beweist eine vergleichende Durchsicht der zur Familie der Cirratuliden gehörigen Vertreter, indem wir da alle Übergänge vom typischen Verhalten dieser Organe bis zu einem einzigen Paare am Kopflappen selbst entspringender Greifcirren vom morphologischen Werte eines Paares ventraler Kopftentakel oder sog. Palpen, so bei *Heterocirrus* und *Dodecaceria*, auffinden können. Nun fand ich bei den echten Cirratuliden an der Basis der dorsalen Tentakelreihe den jederseitigen Nervenstamm mit je 1 mächtigen peripheren Ganglion versehen, welches offenbar nichts anderes sein kann als die zugehörige Partie der Hirnzellenmasse, die sich vom Gehirn getrennt hat und mit den betreffenden Kopfanhängen zusammen weit nach hinten auf den Rücken hin verlegt worden ist.

Daß etwas Ähnliches auch bei der Festsetzung der Astrelminthen und ihrer Umwandlung in die Pentactaea stattgefunden haben dürfte, wäre hiernach nicht so unwahrscheinlich. Nachdem aber die definitive Festsetzung erfolgt war und sich infolgedessen die Tentakel der rechten Seite zurückgebildet hatten, so mag die zugehörige Hirnmasse in die Tiefe gerückt sein, um hier dem Centralteile des angeblich mesodermalen apicalen Nervensystems der Echinodermen den Ursprung zu geben. Da ferner die aboralen Crinoidencirren von diesem apicalen Nervensystem innerviert werden, so wäre es vielleicht nicht unmöglich, daß sie aus Seitenästen der verschwundenen Tentakel, etwa den Pinnulis der Serpuliden-Kopfkienem vergleichbar, entstanden seien und dann bei weiterer Ausbildung des Stiels sich zum Teil auf diesen verteilt hätten. Dabei sei darauf hingewiesen, daß ja auch die den Mund umgebenden, von den linksseitigen Kopftentakeln der dipleuren Grundform ableitbaren Arme der Seelilien in ähnlicher Weise gefiedert sind.

Die hier dargelegten hypothetischen Erwägungen über die ersten Anfänge des Hydrocölapparats der Echinodermen und die Abstammung ihrer bilateralen Vorfahren können natürlich nicht den An-

spruch auf die Bedeutung einer vollendeten Lösung dieser schwierigen und verwickelten Fragen machen, zu deren endgültiger Beantwortung es selbstverständlich noch vieler Spezialuntersuchungen bedarf. Sollten aber weitere Forschungen in der angedeuteten Richtung meine theoretisch erzielten Resultate der Hauptsache nach bestätigen, so wäre wiederum für einen großen Formenkreis, der bisher vollkommen isoliert dazustehen schien, der phylogenetische Anschluß an die für die Urgeschichte des Tierreichs so bedeutungsvolle Wurmgruppe der Anneliden gefunden.

Literaturverzeichnis.

- BATHER, F. A., GREGORY, S. W. and E. S. GOODRICH, 1900, The Echinoderma, in: *Treatise on Zoology*, London, Chapter 8—15.
- BÜTSCHLI, O., 1892, Versuch der Ableitung des Echinoderms aus einer bilateralen Grundform, in: *Z. wiss. Zool.*, V. 43, Suppl.
- BURY, H., 1888, The early stages in the development of *Antedon rosacea*, in: *Phil. Trans. Roy. Soc. London*, V. 179 B, 1889.
- , 1889, Studies in the embryology of the Echinoderms, in: *Quart. J. microsc. Sc.* (2), V. 29.
- , 1895, The metamorphosis of Echinoderms, *ibid.*, V. 38.
- DELAGE, Y. et E. HÉROUARD, 1897, *Traité de Zoolog. concrète*, V. 5, Les Vermidiens, Paris.
- , 1903, *ibid.*, V. 3, Les Échinodermes.
- FIELD, G. W., 1892, The Larva of *Asterias vulgaris*, in: *Quart. J. microsc. Sc.* (2), V. 34.
- GOODRICH, E. S., 1901, On the structure and affinities of *Saccocirrus*, *ibid.*, V. 44.
- HAECKEL, E., 1896, *Systematische Phylogenie*, Entwurf eines natürlichen Systems der Organismen auf Grund ihrer Stammesgeschichte, 2. Theil, Systematische Phylogenie der wirbellosen Thiere, Berlin.
- HARTOG, M. M., 1887, The true nature of the „madreporic system“ of Echinodermata, with remarks on nephridia, in: *Ann. Mag. nat. Hist.* (5), V. 20.
- HATSCHKE, B., 1883, Über Entwicklung von *Sipunculus nudus*, in: *Arb. zool. Inst. Wien*, V. 5.
- KORSCHULT, E. und K. HEIDER, 1890, *Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Thiere, Specieller Theil*, 1 Heft, Jena.

- LANG, A., 1894, Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der wirbellosen Thiere, 4. Theil, Jena.
- LEYDIG, F., 1857, Lehrbuch der Histologie des Menschen und der Thiere.
- LUDWIG, H., 1882, Entwicklungsgeschichte der *Asterina gibbosa* FORBES, in: Z. wiss. Zool., V. 37.
- MAC BRIDE, E. W., 1893, The development of the dorsal organ, genital rachis and genital organs in *Asterina gibbosa*, in: Zool. Anz., Jg. 16.
- , 1896, The development of *Asterina gibbosa*, in: Quart. J. microsc. Sc. (2), V. 38.
- MARION et BOBRETZKY, 1875, Études des Annélides du golfe de Marseille, in: Bibl. H. Études Sc. nat., V. 13, Art. 3.
- METSCHNIKOFF, E., 1869, Studien über die Entwicklung der Echinodermen und Nemertinen, in: Mém. Acad. Imp. St. Pétersbourg (7), V. 14, No. 8.
- MEYER, E., 1887, Studien über den Körperbau der Anneliden, in: Mitth. zool. Stat. Neapel, V. 7.
- PERRIER, E., 1902, La fixation héréditaire des attitudes avantageuses, in: Verh. 5. Internat. Zool.-Congress.
- SARASIN, C. F. und P. B., 1888, Über die Niere der Seeigel, in: Zool. Anz., Jg. 11.
- , Über die Anatomie der Echinothuriden und die Phylogenie der Echinodermen, in: Ergebn. nat. Forsch. Ceylon, V. 1.
- SEELIGER, O., 1892, Studien zur Entwicklungsgeschichte der Crinoiden (*Antedon rosacea*), in: Zool. Jahrb., V. 6, Anat.
- SEMON, R., 1888, Die Entwicklung der *Synapta digitata* und die Stammesgeschichte der Echinodermen, in: Jena. Z. Naturw., V. 22.
- , 1889, Die Homologien innerhalb des Echinodermenstammes, in: Morph. Jahrb., V. 15.

*Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.*

The spermatogenesis of *Hydra*.

By

E. R. Downing, Marquette (Mich. U. S. A.).

With plate 22-24.

Introduction.

Hydra and the coelenterates have occupied a conspicuous place in the development of biological theory. The first experiments on regeneration were performed on hydra. It and other coelenterates have been subjects of many investigations looking to the settlement of the gastraea theory and the mooted germ layer hypothesis. WEISMANN obtained his evidence for continuity of the germ plasm largely from investigation of this group. While therefore there is much literature on the ovogenesis and spermatogenesis of the coelenterates, it is nearly all for the express purpose of simply determining from which germ layer the sex cells are derived; very little has been done in following the nuclear changes during spermatogenesis and nothing has been published on the reduction phenomena of this or the lower groups of animals. The present study was undertaken to determine if in so simple an animal as *Hydra* there occurs any simplification of the process of spermatogenesis as known in the higher animals.

Historical.

In 1743 BAKER (2) published a drawing of *Hydra* with testicles. This is reproduced in Fig. 1. It is the first mention of these organs

of *Hydra*, though their nature was not then recognized. The projecting tubercles he considered abnormalities. In 1744 TREMBLEY figured the male (79): so RÖSEL (73), SCHRANK and others observed and described the male organs but all considered them pathological structures or parasites. In 1836 EHRENBERG (18) described both the egg and sperm. Still LAURENT (58) writes in 1844 in regard to these pustules that he can not consider them analogous to testes, but with TREMBLEY and RÖSEL he regards these tumors as maladies and thinks the eggs develop without fecundation. (*Voyage de la Bonite, Nouvelle Recherches sur l'Hydre*, p. 20 and 40.)

In 1872 KLEINENBERG (47) published his volume on *Hydra*. Regarding the spermatogenesis he says that the formation of the spermary begins by the rapid growth of the interstitial cells over a limited circular area. These divide rapidly a number of times, then become amoeboid. Ultimately they pack closely together and elongate. The nucleus then disintegrates while the cell substance becomes granular. There then appear in the cells, one to four strongly refractive oval bodies, whether formed from the disintegrated nucleus or not he does not know. These refractive bodies become the nuclei of smaller cells from which the sperm form by the growth of the tail from one end.

The results of BERGH and KOROTNEFF (52) are very similar except they claim that the sperm are formed directly from the nuclei of the multinucleate sperm mother-cells. In 1885 THALLWITZ (80) published an investigation "Über die Entwicklung der männlichen Keimzellen bei den Hydroiden". He is the first to undertake to trace nuclear and cellular changes among hydroids during spermatogenesis. In the several which he investigated he says the course of spermatogenesis is somewhat as follows: — The primary spermatoblasts are derived from the ectoderm and are characterized by their reaction toward reagents, their sharp nuclear contour and their wealth of protoplasm. They multiply always mitotically, and emigrate to the gonophore, where multiplication continues, until the gonophore is packed full. Then the protoplasm of the germ cells is lost so that the cell is little larger than the nucleus. The nucleus which heretofore has stained with difficulty now takes on a deep stain, while the nucleolus heretofore distinct disappears. Division follows and from the small cells formed the sperm are evolved, the nucleus becoming the head of the sperm. His points of advance are, then, the recognition of a series of complex nuclear changes

preceding actual division; appreciation of the purpose of multiplication of the interstitial or germ cells, namely to increase the number of sperm; and that the head of the sperm is the cell nucleus. Such was the condition of our knowledge of spermatogenesis among the coelenterates when the present investigation was undertaken.

Species of *Hydra*.

The spermatogenesis of three species of *Hydra* has been studied. In undertaking to discover which species these were, a tangle of terminology has been encountered. NUSSBAUM, 1887 (70) after carefully reviewing the literature on the various species of *Hydra* concludes that all the forms described can be included under four species: *viridis*, *grisea*, *fusca*, and *attenuata*. He says however that he cannot vouch for the latter species as he has not seen it. It is one described by RÖSEL (73) and PALLAS (71). BRAUER, 1891 (5) also recognizes four species, but not the same ones as NUSSBAUM gives, for he drops *attenuata* and points out that under *H. fusca* have been included two species, *fusca* proper, and a species which he indicates as "*spec?*" He demonstrates its right to a separate specific name, for it alone is unisexual and moreover is characterized by differences of structure, gross anatomy and peculiarities of the egg. HARGITT, 1901 (30) says in the synopsis of the hydromedusae that "of the genus *Hydra* there are two well distinguished species, *H. fusca* and *H. viridis*".

We have found four species and have studied the spermatogenesis of all but *grisea*. Combining the specific characters established by JICKELI, NUSSBAUM, BRAUER and others, these species would be as follows:

I. *Hydra viridis* L. Synonymy: Polype verd, TREMBLEY; grüner Polyp, RÖSEL; *Hydra viridissima*, PALLAS. Body green. Tentacles 5—12, seldom as high as 18; shorter than the body. When body is stretched it is 1—1.5 cm long. Nettle cells small. Hermaphrodite: sexually mature April—Oct. Eggs fall off from parent. Egg spherical and its sheath almost smooth.

A smaller variety, *H. viridis* var. *bakeri* is found in salt marshes.

II. *H. grisea* L. Synonymy: Polype de la seconde espèce, TREMBLEY; orangengelber Polyp mit langen, hörnerförmigen Armen, RÖSEL; *H. vulgaris*, *H. aurantica*, *H. grisea*, LEYDIG and KLEINENBERG; *H. trembleyi*, HAACKE. Gray, pale yellow or reddish. (The color, except in *H. viridis*, is so dependent on food that no reliance

can be placed upon it as a specific character.) 5—18 tentacles. Tentacles scarcely as long as the body. The latter cylindrical, 2 cm or slightly more in length when expanded. Foot usually enlarged. Nettle cells larger than *viridis* or *fusca*. Hermaphrodite. Sexually mature April—August and occasionally as late as December. Eggs fall off after forming the membrane. Membrane covered with large projections which are mostly divided at the tip.

III. *H. fusca* L. Synonymy: Polype de la troisième espèce, TREMBLEY, though probably most of those described by TREMBLEY belong to the next species; brauner Polyp mit langen hörnerförmigen Armen, RÜSEL; *H. oligactes* PALLAS; *H. roesellii* HAUCKE; *H. vulgaris* JICKELL. Color brown, sometimes almost white. Tentacles 10—6 or possibly fewer, longer than the body when expanded. Nettle cells larger than in *viridis*. Body about 2 cm long. Hermaphroditic. Sexually mature Sept.—Oct. Eggs remain attached to parent until both germ layers are formed. Then the mother contracts bringing egg into contact with supporting object. To this the egg is attached by an ectodermal secretion of the mother. When attached, egg is flat below, convex above, membrane beset on upper side of egg with short points.

IV. *H. dioecia*, nomen novum. Synonymy: *H. spec?* BRAUER, *H. monoecia*, DOWNING¹⁾, BROWN. Tentacles 5—8, and capable of much expansion, as much as ten times length of body. Body 2.5 cm long when expanded. Sexually mature Oct.—Dec. Sexes distinct. Eggs remain attached to parent until germ layers are formed. Mother then contracts, remaining until the eggs are well developed. Eggs are glued to the surface on which the mother rests. Egg spherical; membrane set with small knob.

BRAUER distinguishes this species as '*H. spec?*' presumably because it is exceedingly difficult to determine what name should be applied to it. He says it has been both described and figured. Certainly some if not all of the figures which TREMBLEY gives of his third species and characterizes as the 'Polypes à long bras' are this species. But TREMBLEY of course does not apply a specific name. This was first done by LINNAEUS, and in his description '*H. spec?*' was confused with *H. fusca*. This confusion has continued

1) I suggested the name *H. monoecia* in my preliminary announcement (in: Science, V. 12, p. 228). This would be a use of the term monoecious directly contrary to its customary use in botany. I therefore use the specific name given above in place of that which I first proposed.

until BRAUER clearly recognized the difference. If any of the numerous attempts to establish new species of *Hydra* have been based on observations of this species the descriptions are not sufficiently accurate to permit of its recognition.

It seems almost invidious to introduce another name into the already confused mass of specific names heretofore applied to *Hydra*, and yet it seems impossible after going over the literature to adopt any of the specific names already used without again confusing this clearly marked species with the others previously recognized, especially *H. fusca*. The most striking character of the species is that the sexes are distinct. BRAUER, who noticed this first, had the animals under observation for many months. It is not uncommon to find individuals of the other species with only testes or ovaries present, i. e. proterogynous, but the majority have both at the same time. In the hundred and more individuals of '*H. spec.*' observed sexually mature in the present investigation, none have been seen with both ovary and spermary, so that these observations, though not as extensive as BRAUER's, confirm his in this character. The figures of male and female are given in Fig. 6 and 7. I would propose for this '*H. spec.*' of BRAUER the specific name *dioecia*.

The three species *grisea*, *fusca* and *dioecia*, according to HARGITT as quoted, would have to be considered the same. But the characters just given are sufficiently exact to warrant terming them distinct species. Possibly they may be found to be the same animal assuming different form, structure, relative size of parts and habits under varying conditions. But it would seem less probable than that *H. viridis* was merely a *H. fusca* containing symbiotic algae. Until they are demonstrated to be varieties, it will be wise to recognize the four species.

Zone of the testes.

The testes develop in the three hermaphrodite species in a zone extending from just below the tentacles to a point perhaps a half, though usually not over a third of the way to the aboral end. Those testes nearest the tentacles are the least mature. The ovaries are produced on that third of the body just below the zone of the testes.

Proterogony.

In these hermaphroditic species, the animals are usually proterogynous, the ovaries maturing before the testes are formed.

Specimens of *H. fusca* were observed from the time the first indications of testes could be detected as minute swellings. In early September a testis is formed, matured, discharges its sperm and disappears in about twenty-four hours. Within a short time after the first appears, others follow, perhaps are synchronous in appearance with the first. The testes usually begin to appear about the time the ovaries are matured. The sequence of events is the same for *H. viridis*, though so far as my observations go it seems less proterogynous, the testes appearing about the time the egg is discharged. This statement contradicts the one made by W. MARSHALL (64) who says in regard to *H. viridis* that by the end of May the testicles discharge their sperm, although the eggs do not show themselves before the end of September. It seems probable that altering conditions change the breeding habits of *Hydra*. At least it is difficult to harmonize the statements made by different observers as to times and conditions of breeding on any other basis. I think this statement of MARSHALL'S might readily be accounted for by assuming that he saw the end of one reproduction cycle — the testes being present — and the beginning of the next when the ovaries appeared. These three species produce few ovaries and testes — one or two of the former and four or five of the latter being the rule. If an individual produces an unusually large number of ovaries, testes and ovaries will both be present, and it must be remembered that it is a frequent occurrence to have testes and ovary appear synchronously.

Testes in *H. dioecia*.

In *H. dioecia* the testes may be very numerous and appear on the entire body except the very foot and immediately under the tentacles. Fig. 10 shows such an animal copied from BRAUER. It is more completely covered than any animal observed by the present writer, although twenty-eight testes on a single *Hydra* have been counted. In this species the ovaries may be numerous too, and each may give rise to several eggs (Fig. 6 and 7). We have then in these closely related species conditions varying from synchronous appearance of the testes and ovaries through proterogyny to distinct sexes.

Form of testes.

The testes appear in surface views as minute elevations, conical at first but as growth occurs they become mammiform. Toward maturity the tip is seen to be full of sperm freely and rapidly

swimming in the contained fluid. The activity of the sperm is very great, so that it gives to the fluid in the tip the appearance of boiling. Within the basal part of the spermary lines of yellowish brown granules may be seen extending up into the otherwise colorless testes among the rapidly dividing cells. These are found in sections to be nutritive material, and their fate will be discussed later.

Rupture of the spermary.

When the spermary is well distended with active sperm, the tip ruptures and the sperm are set free. After the rupture of the spermary and the discharge of its sperm there still remain many interstitial cells and some of the spermatocytes and spermatogonia. Some of these continue to divide and form spermatids and so spermatozoa, but there soon ensues among them a degeneration.

Phagocytosis.

Giant multinucleate cells, possibly phagocytes, are formed, apparently by the fusion of adjacent cells. The outer thin lamella-like portions of the ectoderm cells slough off. The giant cells seem to be slowly resolved; at least they disappear by some process; the elongated ectoderm cells resume their normal proportions, and thus the tissue regains its normal appearance.

Adult spermary.

The adult spermary varies greatly in size. Section through a *Hydra* in the plane of an average sized testis is given in Fig. 11. The dimensions are as follows:

Height of spermary along the dotted line,	122.0 μ
Diam. of base	223.0 "
Thickness of ectoderm	23.5 "
" " endoderm	94.0 "
Diam. of body cavity	164.0 "

When the spermary is well matured a section through it gives a figure like Fig. 9. The very elongate ectoderm cells form supporting strands, their outer plate like ends forming the outer wall of the spermary. The basal part of the spermary is occupied by the spermatogonia. The other cell generations are to be noted more peripherally, usually in no well defined order. The peripheral portion is occupied by sperm free swimming in a fluid. This is probably nutritive in nature, for with fixing agents it forms considerable coagulum.

Budding, Regeneration and sexual Reproduction.

During most of the year *Hydra* reproduces by budding. Only for a short time is it reproducing sexually. The processes seem to be antagonistic. Certainly they are seldom contemporaneous in the same animal. Once I observed a hydra budding in which a nearly mature bud had the testes developing. LAURENT records that in one instance vigorous budding followed the formation of the 'tumors' so that he inclined to account for the budding by the irritation produced by these pustules, an explanation which is nullified by the recognition of these pustules as testes. My observations are that sexual reproduction is an exhausting process in *Hydra*. It is followed by vigorous feeding which induces budding. TREMBLEY also observed that the process of regeneration was checked by the appearance of a bud. Regeneration, budding and sexual reproduction seem then to be mutually exclusive — a condition that is likely due to the fact that each of these processes primarily utilizes the same cells, the interstitials. However the relations of these processes have not yet been satisfactorily determined and the subject is one still open for observation and experiment.

Experiments.

Some experiments have been made in the course of these studies with a view to determining under what conditions *Hydra* would reproduce sexually, but thus far only negative results have been obtained.

Changed temperature.

It was noticed that *H. fusca* and *H. diocia* begin their sexual reproduction in the fall and the decreased temperature was thought of as the possible occasion. Fifty experiments were conducted by placing a few *Hydra* in a dish with water and some plant life, imitating natural conditions as closely as possible, and subjecting them to decreased temperature, for varying times from a few hours to a week, and under varying conditions of light and darkness. Alternations of heat and cold were also tried. In only one case out of the fifty experiments did the sexual organs develop. This was on one animal which had been kept in a refrigerator in darkness at about 12 degrees C. for twelve hours. As there appeared at the same time sexual organs on several control *Hydra* in the laboratory which were kept in the light at the temperature of the room, it can only be concluded that light and temperature are not

determining factors in the appearance of the testes. When the *Hydra* were placed in the cold water they contracted at first but remained so only a short time, when they expanded as usual and resumed their normal life. They reduced rapidly in size, becoming emaciated more quickly than the animals in control jars at the room temperature.

H. viridis and *H. grisea* have been found to be sexually active in spring and summer, while *H. fusca* and *H. dioecia* are sexually active in the fall. It would seem likely that the cause which initiates sexual reproduction, whatever it may be, is the same in all four species, and it was thought possible that spring and fall rains might act as the immediate cause.

Distilled water.

Experiments were tried by placing animals in distilled water for varying times and then removing to ordinary pond water. And it was observed that animals kept for from six to twenty four hours in distilled water and then placed in pond water do develop speedily elevations along the sides of the body similar in external appearance to young testes. But they disappeared in the course of twelve hours, with no consequent developments. The elevation would be readily explained by osmosis. The reverse process is also effective in producing these external protrusions, *Hydra* developing them frequently when placed in distilled water. The swellings are not ectodermal thickenings, but bulgings of both walls. It is interesting to note that they always appear symmetrically on opposite sides of the animals as buds tend to appear.

Change in ion concentration.

To see if changes in ion concentration would be effective in starting the development of sexual organs, a number of solutions in varying concentrations were used. But no results have as yet been obtained, aside from demonstrating the extreme sensitiveness of *Hydra* to the action of solutions, it being necessary to work with $\frac{N}{100}$ solution or still more dilute to prevent immediate death. Thus a $\frac{N}{100}$ NH_4Cl kills *H. dioecia* instantly or nearly so. But *H. viridis* will endure more than twice as strong a solution for several hours. A $\frac{3}{1000}$ N KCl is fatal usually. But individual *Hydra* differ remarkably, some ani-

mals surviving in a $\frac{N}{100}$ KCl longer than others will in a $\frac{3}{1000}$ N. The varying effects of different solutions are interesting, but have no bearing on spermatogenesis; the results also are yet very incomplete.

It has been noticed by many observers that budding occurs when *Hydra* is well fed. Thus LAURENT says „La production des bourgeons d'après les observations de TREMBLEY et de tous ses successeurs, est fréquente pendant la belle saison chez les individus très bien nourris et nulle ou rare pendant l'arrière-saison surtout sur les *Hydres* qui se reproduisent par oeufs.”

Food.

I have found also that during the spermatogenesis animals are nearly devoid of surplus food material. Figures will make apparent this difference. Fig. 14 is taken from a budding animal. It will be noted that both endoderm and ectoderm cells are filled with granules, and distended with protoplasm. A layer of droplets staining intensely black with osmic acid occupies the peripheral margin of the ectoderm cells. Among the endoderm cells, too, appear certain granular masses, staining intensely with gentian violet especially, which mark the gland cells. These are absent except during digestive processes. The ectoderm and endoderm cells are so full of granules, that it is extremely difficult to follow cell walls. The cells too are often multinucleate. Fig. 3 is taken from a *Hydra* on which testes were developed. The cells are not granular now, but the protoplasm even is so decreased that most cells are very vacuolate. Having observed this starved condition repeatedly in sections of animals bearing reproductive organs it seemed possible that the absence of appropriate food might be the cause of the sexual reproduction. So animals were kept without food for varying lengths of time up to three months, were fed sparingly on various crustacea and oligochaeta, were alternately fed and starved, but all to no effect as far as the development of sexual organs was concerned. It was concluded therefore that the starved condition was an effect rather than a cause, and was due to the rapid use of nutritive material during development of ovaries and spermaries. These grow so rapidly that digestive processes can not keep pace. Food is seldom ingested during the sexual reproduction.

It will be necessary to continue the experiments to determine

what are those factors in the animal's life history which cause the sexual organs to appear. It may be that one of the causes suggested above is the true cause in spite of the apparent negative results, and that it has not been allowed to operate under appropriate conditions. Until experiments shall be found for *Hydra* that lead to the production of sexual reproduction at the will of the experimenter, it would be unwise to consider the experiments here recorded as sufficient to exclude from further consideration temperature changes, changes in ion concentration and osmotic pressure or varying conditions of food supply. Sufficient to say that thus far the results have been negative.

Material and methods.

The material for the histological study was collected as follows: *H. dioecia*, found sexually mature in park lagoons at Chicago, Oct. and Nov. *H. fusca*, collected sexually mature during Sept. and Oct. at Chicago in park lagoons, also at Beloit, Wis. For some of the material from the latter locality I am indebted to Mr. GRANT SMITH of Beloit. *H. viridis*, collected sexually mature, June and July at Chicago in park lagoons. *H. grisea* found in the park lagoons at Chicago but not in a sexually mature condition.

Fixing agents.

A variety of fixing agents have been used, including Osmic-MERKEL, HERMANN'S, PERENYI'S chromo-nitric, FLEMMING'S, GILSON'S mercurio-nitric, CARNOY'S acetic alcohol, KLEINENBERG'S picro-sulphuric, GRAF'S chrom-oxalic, varying strengths of picro-acetic and hot corrosive. The first three mentioned gave the best fixation, the osmic-MERKEL working especially well. A one-half per cent solution of osmic acid was used to kill the animals. The *Hydra* was placed in a watch crystal in as small a drop of water as possible and still allow the animal to expand well. When expanded about ten ccm of the osmic acid solution was quickly poured over it. In the majority of cases death is so instantaneous as to prevent contraction. The animal is left for a minute in the osmic and then transferred to MERKEL for twenty-four hours. It is afterward dehydrated with alcohol, using fifty per cent. first, cleared in cedar oil and imbedded in paraffin. Sections were cut 7μ in thickness usually, some 10μ and some 3. Staining was done on the slide.

Staining.

A variety of stains were used after fixation in each of the above mentioned methods so as to determine what combination would give the best results. Iron haematoxylin, Bordeaux red, orange G, safranin, gentian violet, thionin, Kernschwarz, erythrosin, cyanin, Lyons blue, BIONDI, GRENACHER'S borax carmine, lithium carmine, and paracarmine were among the successful stains tried. The first five gave the best results. The iron haematoxylin was used with the Bordeaux red or the orange G and the safranin with the gentian violet or often alone.

Mounting.

Clearing was done in oil of bergamot or cedar oil and the sections mounted either in thick cedar oil or balsam. The best results were obtained, both regards preservation and stain, from the osmic MERKEL, preferably, or the PEBENYI followed by iron haematoxylin and Bordeaux red or for count of chromomeres by safranin. Gentian violet was the best stain to differentiate the gland cells of the endoderm and was used after iron haematoxylin. In using safranin and gentian violet, BIZZOZERO'S adaptation of GRAM'S iodine method was not found to improve the results though tried repeatedly, as were several similar methods.

Ectoderm and endoderm.

The ectoderm and endoderm cells are, roughly speaking, prisms, polygonal in cross sections or as seen from the surface of the animal. These prismatic cells have a greater or less altitude according as the animal is more or less extended. Their free bases are somewhat rounded surfaces. Intercellular spaces are of frequent occurrence, especially in the ectoderm. The protoplasm of the ectoderm cell (of endoderm also) appears to be composed of a mesh work. Indistinct anastomosing strands of a fairly dense material inclose a more fluid substance. Frequently the cell protoplasm is very vacuolate so that there will be a peripheral layer of protoplasm and strands of protoplasm suspending the nucleus, but the bulk of the space between cell wall and nuclear wall is occupied by several large vacuoles. The nucleus also is reticular, is granular and contains one or more, usually one, nucleoli.

Interstitial cells.

Lying between the inner end of the ectoderm cells, though sometimes extending up between them nearly to the surface, are the

interstitial cells. They are much smaller than the ectoderm cells (see Fig. 12 and 15) and are characterized by a relatively large nucleus, which has a nucleolus. Furthermore this nucleus stains deeply and usually differently from the ectoderm nucleus, probably due to the fact that it is so active, dividing often, especially during spermatogenesis. In some cases there appears near the nucleus of the interstitial cells a Nebenkern. It is from the interstitial cells that the spermatogonia are derived.

Derivation of the spermatogonia.

In a preliminary report (in: *Science*, V. 12, p. 228) it was stated that the spermatogonia were derived from the ectoderm. In very many cases the ectoderm cells along the margin of the spermary are seen to be dividing amitotically, which led to this conception. But careful measurement negated such a conclusion, demonstrating that the interstitial cells were the immediate progenitors of the spermatogonia. The interstitial cells themselves may arise from the ectoderm cells. They do embryologically and it would not be surprising if they should so arise during spermatogenesis when they are needed in large numbers. Still, the ectoderm cells are usually too large to give the interstitial cells by a single equal division. Cells of a size intermediate between ectoderm cells and interstitials have very rarely been seen, and then doubtfully. The division of ectoderm cells has always been observed as equal or nearly so. It is not probable therefore that the interstitial cell is budded off from the large ectoderm cell. What evidence has been obtained would then tend to disprove the possible derivation of the interstitial cells during adult life, from the ectoderm cells.

Early stage of spermary.

In the preliminary steps of the formation of a spermary an interstitial cell divides mitotically (Fig. 12). The daughter cells grow to the parent's size and then divide. Adjacent interstitial cells begin to divide, grow and multiply rapidly. They fill the space between the ectoderm cells and begin to distend the ectoderm, the cells of which elongate peripherally. The multiplication of interstitial cells increases at the initial point and the process spreads to a wider area. This increase in interstitial cells forms the early stage of the testis, — a conical elevation, covered externally with polygonal plates, the expanded outer ends of the ectoderm cells, the

elongated bodies of which extend through the mass of interstitial cells to the mesogloea, thus forming supporting strands of protoplasm.

Migration of interstitial cells.

There might be another means conceived for the multiplication of the interstitial cells at the point of formation of the spermary, i. e. migration. This method of formation of genital organs is quite common in other of the coelenterates. Thus HARDY (29) finds in *Myriothela phrygia* that sex cells are modified interstitial cells which migrate to the point where the gonophore develops. In the medusae of *Millepora murrayi* he finds that the „sperm cells originate in the ectoderm of the coenosarc, wander into the ectoderm of the zooids where they fuse into aggregations to form a spermarium”. ISHIKAWA (42) says sex cells in *Eudendrium racemosum* originate in the ectoderm and migrate to the endoderm. Examples might be multiplied. The sex cells are usually recognized by their amoeboid-like form and undifferentiated structure. WEISMANN (89) figures such cells in actual transit from ectoderm to endoderm. No such cells have been observed in *Hydra*. The interstitial cells never appear amoeboid. THALLWITZ (80) says the sex cells may be recognized in transit in *Sertularella polyzonias* by the fact that they frequently display mitotic figures. Such a criterion will not apply in *Hydra* as other cells besides the interstitial display mitotic figures, and even if this were not so we could not tell that a certain sex cell in mitosis was migrating to an already formed spermary rather than initiating in situ a new spermary.

To determine whether migration of the interstitial cells does occur in *Hydra* to form the accumulation that marks the spermary both longitudinal and cross sections of the *Hydra* with spermary were taken, and the number of interstitial cells noted in every 36.5μ (20 divisions of the eye-piece micrometer) of the body wall. If there be a migration of the cells toward the spermary from other points on the hydra one ought to find the interstitial cells more numerous as the spermary is approached and less so the greater the distance from the spermary. This is not so. Taken then with the fact that no cells with amoeboid appearance are found, this seems sufficiently conclusive that the spermary is formed by multiplication of the interstitial cells in situ rather than their migration to the spermary from distant parts of the *Hydra*.

It is to be noted that the basal portion of the *Hydra* is free

from interstitial cells and a very narrow zone immediately under the tentacles is also free from them. This agrees with observations of previous authors, yet I think that from the statements previously made one would expect to find a much wider zone under the tentacles free from the interstitial cells than is found. They reach almost to the peristome and during multiplication in the formation of the spermary may be crowded up to this region (Fig. 7).

Cell generations.

The interstitial cell has a diameter of about 12μ . After repeated divisions, necessarily repeated to form the large mass of the young spermary, there comes a time when the daughter cells formed do not grow to the size of the parent interstitial cell but remain of about half its volume. These cells are the first generation of spermatogonia. They divide to form the second generation of spermatogonia. During this division the chromosomes are reduced to half the somatic number and the spermatogonia of the second generation are transformed with little change to spermatocytes. The cell generations then from an interstitial cell or primordial germ cell to the sperm are: —

(1) Primordial germ cell — an interstitial cell. From this by mitosis are formed (2) spermatogonia of the first generation. These divide mitotically and form (3a) spermatogonia of the second generation, which are transformed without mitosis into (3b) spermatocytes of the first order. Mitosis occurs forming (4) spermatocytes of the second order. These divide indirectly into (5) spermatids which transform to the spermatozoa.

Spermatogonia.

The spermatogonia of the first generation are at first nearly spherical cells about 10μ in diameter. Later as the spermary grows in size by the increase in the number of cells, they become dodecahedra or polyhedra with a flattening in at least one direction, frequently with three dimensions (Fig. 29). Calling the protruding tip of the spermary the pole, then the long diameter of the spermatogonia will usually be meridional, the shorter diameter in the plane of a parallel and the shortest diameter radial. The dimensions being on an average $10 \times 9 \times 7.5 \mu$. But this is variable within narrow limits. The nucleus of the spermatogonia is about 7μ in diameter. It is usually, possibly always, eccentrically placed, but whether the eccentricity is always in the same direction I have not been able to deter-

mine, as there have not yet been discovered any constant landmarks in the cell. In the flattened dodecahedral cells the nuclei partake of the change in shape of the cell measuring on an average $7.2 \times 6 \times 5.4 \mu$. The structure of the spermatogonia is like that of the ectoderm cells, except that the protoplasm is not vacuolate.

Division of spermatogonia. Prophase.

As division approaches the nucleolus fragments into two or more parts and disappears (Fig. 31). The microsomes at the intersection of the yet indistinct karyoplasmic threads become quite prominent, giving to the nucleus a very granular appearance. This phase lasts for a comparatively long time and at the base of the spermary the majority of the spermatogonia of the first generation will there be found in this condition. Then the thread connecting the microsomes become more apparent and constantly coarser, while the microsomes themselves are reducing in number (Fig. 32, 33). This process of reduction continues until forty-eight are to be noted, joined by coarse strands of the karyoplasm (Fig. 34). The chromatin seems to be almost entirely collected in these forty-eight microsomes and since they persist to form the chromosomes we may cease speaking of them as microsomes and designate them the chromomeres. All but one of the connecting linin bands between any two chromomeres dissappear giving thus a continuous thread on which the chromomeres appear bead-like. During the changes mentioned above the nucleus seems to hold no constant shape. It now however usually becomes an ellipsoid of revolution with the long axis at right angles to the line connecting the poles at which the centrosomes will appear.

Spireme.

The thread of chromomeres now becomes a spiral on the nuclear wall, the axis of the spire coinciding with the major axis of the nucleus (Fig. 35). It is difficult to count so large a number of chromomeres with absolute accuracy, and I cannot be absolutely sure of their number or the arrangement during this prophase of the spermatogonic division. There is no doubt, however, that during the division of the spermatocytes there are twenty-four chromomeres usually, and that the spiral thread makes three complete turns of the nucleus. So far as it has been possible to count accurately, there have been found forty-eight chromomeres in the spermatogonia, and the thread makes six complete turns of the nucleus. The nu-

cleus next changes its shape and becomes a flattened spheroid; the centrosomes appear over the poles. The spiral thread of chromomeres is no longer a spiral, but the halves of each turn have come to lie meridionally with reference to the poles, each half containing four chromomeres. The thread now divides at the poles, forming twelve meridional segments.

Equatorial plate.

Each segment contracts, the chromomeres fuse more or less completely and twelve approximately spherical chromosomes are formed in an equatorial position (Fig. 36).

Metaphase. Anaphase. Telephase; reduction in number of chromosomes.

An interesting feature of the spermatogenesis of *Hydra* is the frequent distinctness and persistence of these chromomeres. Fig. 37 shows a nearly spherical spermatogonium in the metaphase. Two chromomeres are to be made out in most of the daughter chromosomes. The karyokinetic figure is simple. A single fibre runs from each chromosome to the centrosome. Sometimes polar radiations appear; when they do they seem like continuations of the spindle fibres through the centrosome to the cell wall. In the spermatocyte division traces of central spindle fibres are to be found. They have not been noticed in the spermatogonic divisions. As the chromosomes pull apart they are connected by interzonal fibres and we often get, especially in a region where the cells are not very crowded, such a typical division figure as 39 where the *Zwischenkörper* are visible. As the twelve daughter chromosomes approach the poles in the separating daughter cells there is visible a tendency toward reduction of their number by the fusion of adjacent chromosomes. Fig. 40 shows this process plainly. Usually this process is delayed until the chromosomes are densely massed in the new daughter nucleus. In the upper nucleus of Fig. 38 nearly all trace of the individual chromosomes is lost. In the lower nucleus the chromosomes are still apparent and fusion of the adjacent ones is progressing. This fusion begins apparently at the tips nearest the poles which are naturally approximating as the chromosomes converge and there is temporarily produced a somewhat V-shaped figure.

Spermatogonia of second generation. Synapsis.

As the daughter cells are separated new nuclear membranes form and the daughter cells are the spermatogonia of the second generation. At first the nucleus of the spermatogonium of the second generation stained with iron haematoxylin appears uniformly deep blue black. It would seem as if the chromatin were diffused throughout the nucleus. Later the deeply stained area may be crescentic or localized in several rings. With the transparent safranin stain at this stage, however, while the deep stain of the nucleus shows much diffused chromatin the chromomeres can yet be distinguished persisting as twenty-four distinct bodies. This is the resting stage or synapsis. In the early part of this stage the centrosomes disappear, at least no stain has been tried which will make them apparent.

Spermatocyte of the first order.

This cell (Fig. 42) must now be considered the spermatocyte of the first order, since from it are derived the four spermatids and since the reduction in the number of chromosomes occurs in it. However the growth period which in higher animals marks the transition of the last generation of spermatogonia to spermatocytes seems wanting in *Hydra*. There is however a period of protracted rest in which the nucleus remains granular from the prominence of the chromomeres (Fig. 41). By using the extreme rather than the average cell measurements, there could be introduced another generation of spermatogonia followed by the typical growth period. But the evidence seems to be against such a third generation of spermatogonia and it is the exceptional measurements rather than the average which support such a possibility. The measurements will be given later.

It is interesting to note a difference in the method of karyokinesis in those spermatogonia which are found occasionally dividing at the very margin of the spermary, for they mark a transition to the type of division by which the interstitial cells usually divide. The preparation for division up to the appearance of the spireme stage is as already described. Then gradually the mesh work of strands is replaced as one connecting thread after another disappears until only a single continuous thread remains with the chromomeres beadlike on it. This thread takes the stain more and more intensely as the chromomeres disappear. Finally the thread is smooth, showing

no indications of chromomere swellings (Fig. 16). Whether it segments by the same method of formation of the spiral whose half turns became meridional I have not been able to determine, but I think not, for I have searched diligently for such stage without finding it, while the spireme of the spermatogonia within the spermary as given in Fig. 35 is very conspicuous. After the thread had fragmented, however, we find twelve V-shaped chromosomes arranging themselves in a equatorial plate (Fig. 17). In Fig. 18 the upper part of the cell has been partly cut away and one is looking down into the lower half, the pole of which is tipped toward the observer. Each V-shaped chromosome contains four chromomeres. Now the division is a longitudinal division, beginning at the tip of the V's where the mantle fibres attach. The ends of the daughter V's however often seem to hang to each other with tenacity, so that the chromosomes are changed to rod-shaped bodies during the metaphase. Moreover the half-chromomeres produced by the longitudinal splitting of the chromosomes seem to fuse now so that each rod-shaped chromosome contains four chromomeres. This process is not universal, however, for sometimes we get in the spermatogonia (recognized by their size) a persistence of the open V's until their fusion in the daughter nuclei (Fig. 21). And this seems to be the almost universal method of division in the interstitial cells.

Mitosis in interstitial and ectoderm cells.

The division of the interstitial cells and as far as observed of the ectoderm cells when they divide mitotically is as follows: — The cell consists of an indistinct reticulum in the meshes of which is the cytolymph. Similarly the nucleus is made up of a mesh work of fibres containing in their interstices the karyolymph and supporting one or more, usually one nucleolus.

Prophase.

The first indication of approaching division is the increased intensity of stain which the reticulum assumes, especially in the nucleus. The nucleolus then fragments into two or more spherical granules, which gradually disappear. Contemporaneously the fibres of the reticulum become coarser, and at their intersections the microsomes are prominent. This process goes on, the fibres and microsomes becoming fewer until the linin fibres are very coarse and the microsomes large and deeply staining. At last all the linin

strands disappear except one continuous strand which connects all the microsomes, or better now termed the chromomeres. Of these there are probably forty-eight. They gradually disappear and the entire thread becomes smooth and takes nuclear stain with great intensity. It fragments into twelve segments, which come to lie in the equatorial plane, the point of the V directed toward the cell's center. Centrosomes appear at the poles. Spindle fibres stretch from the tips of the V's to the centrosomes.

Metaphase.

The division of the chromosomes is longitudinal beginning with the tip. The open arms of the V's remain united temporarily and as they separate they are connected by fibres.

Anaphase.

The daughter chromosomes are V-shaped. As they approach the pole their tips fuse as they come into contact and we have often a deeply staining mass with the ends of the chromosomes still unfused and protruding. The interzonal fibres dissolve apparently. If they persist sufficiently long the *zwischen Körper* may appear as the cell contracts to make the daughter cells.

Telephase.

The spindle fibres also disappear and the centrosomes. The chromosomes fuse ultimately to make the daughter nuclei. The nuclear membrane reforms. The chromomeres reappear and become connected again by linen threads. These threads decrease in thickness as they increase in number. The chromomeres are replaced by numerous microsomes. The reticulum is re-established by a process the reverse of that by which it disappeared in the parent cell. The reticulum becomes gradually finely meshed and indistinct. The nucleolus reappears, small at first but gradually larger, and the daughter cells are in the resting stage. They may grow to the size of their parent becoming interstitial cells or remain without growth as the spermatogonia of the first generation. Similar telephase has been reported by FLEMING and RABL in the epithelial cells of amphibia.

Reduction in the number of chromosomes in marginal spermatogonia.

In the marginal spermatogonia whose division approximates that of the interstitial or ectoderm cells as just described, reduction is foreshadowed as in those well within the spermary by the fusion of adjacent chromosomes as they converge toward the poles (Fig. 20). We then have six bivalent chromosomes, each containing four bivalent chromomeres. Diagrams 22—28 present a synopsis of this process. Fig. 22 gives a diagram of the equatorial ring of V-shaped chromosomes. These divide longitudinally beginning with the tip of the V (Fig. 23). Their open arms resist separation (24) and the chromosomes become rod-shaped while their four half chromomeres fuse and form two. Thus what appears like a reduction division is not such at all (25). When separation of the daughter chromosomes does occur, each one contains two chromomeres (26). As the chromosomes converge toward the poles, adjacent ones fuse (27) to form the bivalent chromosomes of the spermatocytes.

The recognition of this process came slowly. At first attention was confined to the spermary and the process of division as first outlined was worked out. Mitosis outside of the spermary was not encountered for a long time. Then there were found interstitial cells with the V-shaped chromosomes — cells of the size of the spermatogonia of the first generation with twelve V-shaped chromosomes and most perplexing, cells of the size of spermatogonia of the first generation with apparently six V-shaped chromosomes seen in the late anaphase. When it was discovered that these latter chromosomes were made up of two rod-shaped chromosomes fusing and when cells like Fig. 19 showed how the V-shaped chromosomes became rod-like, the interpretation given was apparently the only one tenable. Other possibilities were considered however, and eliminated; for instance that the germ cells were distinguished from the somatic interstitial cells by having only six chromosomes and that this number was doubled when the spermatogonia were formed; or again that only the germ cells showed the type of mitosis given in Fig. 36, while that of Fig. 21 was confined to somatic interstitial cells. But the facts cited disproved these and other similar hypotheses.

The cell generations.

It has been exceedingly difficult to make out the cell generations. The growth of the spermary is so rapid and the spermary like the other tissues of *Hydra* is so mobile that the cells are of a great variety of shapes. Moreover there is not a succession of zones in the spermary corresponding to the cell generations as in many of the higher animals, but a bunch of spermatogonia may be retarded in their development until they get well out toward the tip, or they may develop precociously so that there will be spermatocytes and spermatids down among the spermatogonia. It was a few fortunate cases of the former character where spermatogonia of the first generation had been retarded in development until reaching the outer zone of the spermary that enabled me to determine with definiteness the number of cell generations, for but here they were released from pressure, assumed consequently a spherical form, and this makes measurement of the successive stages easy. From the first measurements of cells, in the deeper parts of the spermary, I was persuaded that only one generation of spermatocytes was present, and so reported the matter. It was hoped that some such simplification of the process of spermatogenesis would be found in this lowly form; but later and more favorable measurements have convinced me that there are really two generations of spermatocytes. Measurements will be tabulated later.

Mitosis in the spermatocytes of the first order.

When the spermatogonia divide, the daughter nuclei are spheroids with the centrosome above one pole (Fig. 39). In the early stages of the spermatocyte of the first order, — that is, after division of the spermatogonia is completed, — the shape of both cell and nucleus changes, becoming elongated in an axis, parallel to the plane of division of the spermatogonia. The centrosome then lies at one end of the cell's long diameter instead of in a short diameter. The chromomeres of the nucleus persist and without going into a reticulate condition they become connected into a beaded thread, at first irregularly twisted, but finally spirally coiled on the nuclear walls. The cell is now a flattened polyhedron. The nucleus is an ellipsoid of revolution with its major axis coinciding in direction with the major axis of the cell. The axis about which the spireme is coiled is the major axis of the nucleus (Fig. 43). The persistent centrosome

which lay at one end of the nucleus has disappeared. Again the nucleus changes its shape, becoming spheroidal. The half turns of the spiral thread of chromomeres become meridians. Segmentation of the thread occurs at the poles, and the nuclear membrane disappears. The segments of the spireme thread contract forming an equatorial plate of nearly spherical chromosomes. Two centrosomes now appear over the poles and therefore 90° from the point at which the centrosome disappeared. A thread from each chromosome grows to each centrosome, or through it to the cell wall. Division is an equatorial division for each daughter chromosome contains four chromomeres, the same number as the parent chromosomes (Fig. 44 and 45). The late anaphase and the telephase do not differ from those already noted for the spermatogonia. In the late telephase the nucleus stained with iron haematoxylin takes a deep blue black color and frequently has a collapsed appearance (Fig. 46). Occasionally the color settles in spots and rings (Fig. 47). While the nucleus stains similarly with safranin, yet being a transparent stain the chromomeres can still be seen. In the majority of cases 24 are visible. Yet in some cases where it seemed hardly possible that any were hidden, fewer than twenty-four could be counted.

Mitosis in the spermatocytes of the second order.

It is in this division of the spermatocytes of the second order that the details of division have been most carefully worked out. These cells are sufficiently small to be usually all included within the thickness of a single section, whereas the spermatogonia were much more likely to have part of the mitotic figure cut away in the next section. The chromomeres during the late telephase of the first spermatocyte division become connected by thin strands, but do not form the fine meshed reticulum of the resting nucleus (Fig. 49).

Prophase.

The early prophase of the division of the spermatocytes of the second order is marked by the disappearance of all these connecting strands except one between each two adjacent chromomeres, thus forming a continuous beaded thread irregularly coiled (50).

Spireme.

As in the spermatogonic division the daughter cells after the division of the spermatocytes are polyhedra with the centrosome

lying in a short axis. The shape then changes, this minor axis becoming the major axis (Fig. 49). The irregularly beaded thread becomes a spiral coiled about the major nuclear axis on the nuclear wall, and making there three complete turns (Fig. 51). Again the nucleus changes shape, becoming a flattened sphere and the spireme thread so shifts that its segments become meridional. Fig. 53 and 54 show pole views. The nuclear membrane now disappears. The spireme fragments at the poles, forming six segments, each containing four chromomeres (Fig. 55).

Equatorial plate.

These segments contract, forming six spherical chromosomes, in the equatorial plate. Meantime the centrosomes have appeared at the poles and each chromosome is connected with the centrosome or through it with the cell wall by a fibre (Fig. 56).

Metaphase.

As the metaphase begins the spherical chromosomes are elongated (Fig. 57). At division two chromomeres go into each daughter chromosome. It seems probable therefore that this is a reduction division. Interzonal fibres connect the chromosomes as they pull apart and during this anaphase the central spindle fibres were detected (Fig. 58). The usual appearance of the chromomeres in the late telephase is evident here.

The spermatid.

The spermatid immediately after the separation of the daughter cells of the spermatocyte division is spherical, but there is a projecting point of protoplasm on one side frequently, marking its connection with the sister cell (Fig. 60). Let us call the diameter passing through this projection and through the centrosome the polar diameter. The nucleus is now biscuit-shaped (Fig. 59 and 60). In pole view it appears circular in outline, in side view plano-convex. There follows the same change of shape in the spermatid that was noted in the spermatocytes at this stage. The cell becomes an elongate polyhedron, the nucleus an ellipsoid of revolution. Their long axes coincide and lie in the direction of the polar axis which becomes therefore the major axis of the spermatid. It would of course be possible for the cell to elongate at right angles to the polar axis; the centrosome would lie in a minor axis. It might then

migrate to a position at one end of the nucleus as figured in Fig. 61 and 49. But it seems more likely that it retains its place, the cell elongating in the polar axis. For the customary division of the centrosome would then bring the daughter centrosomes to the poles of the new cell. (Compare Fig. 49 and 61.)

Formation of the spermatozoon.

The spermatozoon is formed out of the nucleus of the spermatid by the absorption of the cell body by the nucleus and formation of the various parts of the spermatozoon by a process of growth. Immediately about the nucleus appears a transparent film which increases in breadth. Apparently the cell body next to the nucleus is becoming liquified. At one end of the nucleus, the future tail end of the spermatozoon, there appears a tiny droplet of clear substance, the nucleus becomes cylindrical with the growing droplet at the posterior end and a conical point at the anterior end. When about one half the cell body has been liquified, the droplet has nearly attained its maximum size and has a diameter about one-third that of the minor axis of the cell. The nucleus has now increased in length until it is as long as the cell, the pointed tip of the nucleus is the anterior end of the spermatozoon. The posterior edge of the dome-shaped droplet which is the middle piece, touches the cell wall. The unliquified cell body remains now about the forming spermatozoon as a cylinder, the longitudinal section of which will give on either side a concavo-convex section, the convexity (exterior) corresponding to the surface of the cell (spermatid). During this process the nucleus lying free in a fluid often shifts its position. Thus in Fig. 66 its long axis is at right angles to the position it first held in the polar diameter of the cell.

At about this time the tail rudiment appears as a growing point at the posterior end of the middle piece. At the outset the tip of the tail is somewhat enlarged, but it soon tapers to a point. I am unable to determine whether the cell wall is carried out as a membrane over the growing tip or not, but I have no evidence that it is and believe that at the point where the limiting membrane of the middle piece and the cell wall touch there is a fusion. It is from this point that the tail outgrowth proceeds. As the tail grows the middle piece decreases in size. The liquefaction and absorption of the cell body and wall continues until all has

disappeared. When the tail attains its full growth it is about three times the length of the head.

The mature sperm.

The mature sperm (Fig. 68), (when at last all vestige of the surrounding cell wall has disappeared) consists of a cylindrical head tapering to a point at the anterior end, a somewhat hemispherical middle piece at the posterior end of the head, and attached to this the long tapering tail. The head stains deeply with any nuclear stain. But the extreme tip bears an acrosome. The middle piece is clear, taking the stain slightly, even a plasma stain. The lash-like tail is about three times the length of the head and middle piece. Within the head may be seen six bodies each consisting of two more or less connected spherical masses. These apparently are the persistent chromosomes, each consisting of two bivalent chromomeres. These are not easily detected, and I think mark the early stage of the mature sperm, disappearing shortly after complete absorption of the enclosing spermatid. Near the posterior end of the middle piece, the centrosome can be detected. Through it the axial fibre extends into the tail and anteriorly toward the tip of the head. During the development of the spermatozoa the centrosome could not be detected after the stage represented in Fig. 61 until the surrounding cell was nearly absorbed (Fig. 67). It reappears in about the same position as it disappeared. That it persists seems probable.

What this droplet forming the middle piece really is can only be judged from analogy. In many of the higher animals the centrosome of the spermatid divides. One part forms or helps form the middle piece; the other gives rise to the axial thread. PAULMIER (110) has shown in *Anasa* that the axial thread grows out from the centrosome. HERMANN (100), BENDA (95) and MEVES (106) have found in *Salamandra* that one of the centrosomes gives rise to the middle piece or part of it at least, and the other is connected with the axial filament. Similarly the results of MOORE (108), SUZUKI (113), KORFF (101), LENHOSSEK (103) and others agree that the axial thread comes from one part of the divided spermatid centrosome, while the other often greatly enlarged, forms or helps form the middle piece. We find in the adult sperm of *Hydra* that the axial filament passes through the centrosome and likely originates as an outgrowth from it. Possibly the centrosome divides when the other part may form

the middle piece. If this droplet of nutritive material derived largely from the liquid and absorbed cell body is to be regarded as a greatly enlarged centrosome, as seems likely from the facts given, then we may justly assign to the centrosome the function of liquefaction and assimilation of the cell body. The centrosome then becomes a digestive ferment. This can only be a suggestion rendered possible in *Hydra* by what we know of the centrosome in animals where it can be plainly followed.

The acrosome seems to be derived from no special body as in many higher forms for no Nebenkern or idiosome has been found in the spermatid. It arises apparently from that portion of the cell protoplasm which adheres to the exterior tip of the elongating nucleus. This spermatozoon is small. From tip of head to base of tail it measures 4.2μ . Of this the acrosome is 0.2μ , the head proper 3.2μ , and the middle piece 0.8μ . The diameter of the head at its widest point is 1.2μ , of the middle piece 1.3μ .

Summary of the phenomena of mitosis.

It will not be amiss to recapitulate the phenomena of cell division, classified under several headings.

The centrosome. This structure is followed with difficulty. It is apparently absent in the spermatogonia until just prior to the equatorial plate stage and disappears usually shortly after division. This is true also for the spermatocytes. Occasionally however it persists until the early prophase of the succeeding division (Fig. 49). That its disappearance is apparent rather than real seems likely, for it is occasionally found dividing before its disappearance (Fig. 20). And then too a central spindle is not infrequently seen (Fig. 57 and 58). It is probable then that during or after cell division of the centrosome occurs, the new daughter centrosomes separating and moving each 90 degrees to the new poles of the daughter cells. In the spermatid then it remains (Fig. 61) at the pole, as no new daughter cells are to be formed, and is there incorporated in the middle piece.

Occasionally some detail could be made out for the centrosome, when it appears as a small sphere with a more deeply staining central granule (Fig. 40).

The mitotic figure. This is extremely simple as asters are wanting. It was noticed by BRAUER in the formation of the polar bodies that the polar spindle is barrel-shaped and

has no polar radiations. Yet the cells of the developing embryo do have such polar radiations. The nearest approach to such asters in any mitosis observed either of interstitial or ectoderm cells is an occasional extension of the spindle fibres through the centrosome to the cell walls. Since the linin mesh work has been found during the prophase to form the thread on which the chromomeres are suspended, and since the entire structure goes into the chromosomes, the fibres of the achromatic spindle cannot arise from it unless they are outgrowths of the chromosomes. This is apparently their origin as already noted. They originate at the periphery of the chromosome, one for each chromosome, as a thread which elongates to the centrosome or beyond it to the cell wall. In disappearing however, the fibre seems to dissolve first at the end attached to the chromosome and then progressively toward the centrosome. As the anaphase of mitosis occurs the previously attached ends of the separating chromosomes are connected by fibres.

On these interzonal fibres appear the *Zwischenkörper* (Fig. 39). They seem to disappear by absorption.

The nuclear wall. This disappears in division shortly after the polar segmentation of the spireme into the individual chromosomes. It reappears immediately after the complete fusion of the chromosomes in the daughter nuclei.

The chromosomes. The marked difference in shape of the chromosomes in the spermatogonia inside of the spermary and those at its border or without it is a point of interest demanding an explanation. The difference may be supposed to be due either to altered physical conditions, difference in pressure perhaps, or to altered chemical constitution, produced by some substance existing in appreciable quantity in the spermary. The phenomenon is quite common in spermatogenesis as we frequently find the chromosomes in the spermatocytes assuming a spherical form, or at least departing widely from the somatic form of a V or a rod. It may be due to a greater plasticity of the chromatin during reduction phenomena.

The chromomeres. Whether these are actual parts of the living cell or are merely coagulation phenomena, they form our best criteria for judging the relation of certain apparently unlike chromosomes. To homologize the V-shaped chromosomes with four distinct chromomeres of Fig. 21 and the spherical daughter chromosomes of Fig. 37 with two chromomeres was at first not deemed possible. It

was only when the transition stages of Fig. 22—26 were discovered that it seemed they could be identical. This longitudinal splitting of the V-shaped chromosomes and the subsequent fusion of the approximated arms produces an apparent transverse division and makes an equation division appear very like a reduction division. Since we are sure that no reduction division occurs in some spermatogonia of the first order, we conclude that it does not occur in any in spite of the apparent reduction in Fig. 36.

Reduction. The reduction in the number of chromosomes occurs in the telephase of the first spermatogonic division. The chromosomes of the spermatocyte of the first order, though showing no signs of tetrad structure are the equivalents of the tetrads: Their first division is a longitudinal division as each daughter chromosome contains four chromomeres and the spireme prior to the division of the spermatocytes of the second order with spermatids contains twenty-four chromomeres. Since the chromomeres from which each of these was derived were bivalent and the division is not a reduction division, the chromomeres of the spermatocytes of the second order are bivalent.

In the division of the spermatocytes of the second order there probably occurs a reduction division for each daughter chromosome contains two chromomeres (Fig. 18). This might be explained as an equation division however, similar to that of the spermatogonia (Fig. 36). But the contrast to the division of the spermatocyte of the first order where there are four daughter chromomeres in the daughter chromosomes would seem to indicate that the division of the chromosomes of the spermatocytes of the second order is at right angles to the division in the first order of spermatocytes, so that the latter being an equation division the former is a reduction division. The chromomeres which appear in the head of the sperm are at any rate bivalent.

Changes in volume during mitosis.

Throughout the division stages of spermatogonia and spermatocytes there are constant changes in both absolute and relative sizes of cells and nuclei. There is a slight decrease in the size of the cell throughout the prophase up to the formation of the spireme. The nucleus meantime is increasing in size. After the spireme forms the cell begins to grow and attains its maximum size during the early anaphase. Immediately after division the nucleus is larger.

the cells also are larger. Both then decrease in size during the synapsis, the nucleus having frequently a collapsed appearance. These changes in volume produce a difference between maximum and minimum of about one third the least volume of the cell nucleus. These facts came out in making measurements to determine the number of cell generations. No uniformity could be obtained in relative volumes of spermatogonia, spermatocytes etc., until measurements were confined to the same phase. The equatorial plate stage was selected and herewith are given the tables of average measurements, made up from the measurement of fifty of each kind of cells:

	Spermato- gonia	Spermatocyte 1st order	Spermatocyte 2nd order	Spermatid stage of Fig. 61
Length of cell	10 μ	82 μ	7 μ	5.1 μ
Breadth	9 "	6.5 "	4.9 "	3.8 "
Length of spindle	8.2 "	6.7 "	5.2 "	
Breadth	5.4 "	4 "	3.5 "	

Probably these measurements are approximately correct, yet we cannot be sure of the third dimension of these irregularly shaped cells since only two dimensions can be seen in the sections. It was consequently found more satisfactory to rely on the measurements of those cells which had been largely released from pressure of adjacent cells and so had assumed the spherical form. The average of these measurements gives the following:

Diameter of the cells.

	Diameter	Cube of diam. (relative volumes)
Interstitial cells (approximate)	12 μ	1728
Spermatogonia 1st generation	9.6 "	885
" 2nd " }	7.4 "	405
Spermatocytes 1st order }	5.4 "	157
" 2nd "	4.1 "	69
Spermatids		

It will be seen that in spite of the growth of the cell mentioned as occurring during the prophase, the changes which the cell undergoes during division produces a net decrease, at every division.

The variations in size of the various cells taken at the equatorial plate stage and including only those spherial or nearly so is as follows:

Spermatogonia	10.2 μ to 9 μ in diameter
Spermatocytes 1st order	7.7 " to 6.7 " "
" 2nd "	5.9 " to 5.1 " "
Spermatids	4.5 " to 3.8 " "

As before mentioned, by considering extreme sizes we might introduce another generation of spermatogonia which would allow of a growth period in the transition from spermatogonia to spermatocytes of the first order, thus:

	Diameter	Relative volume
Interstitial cells	13 μ	2197
Spermatogonia 1st generation	10.2 "	1061
" 2nd "	7.7 "	457
" 3rd "	5.9 "	206
which would grow to		
Spermatocytes of 1st order	7.4 "	405

The other generations would remain as before. But the complete absence of transition sizes from 5.9μ to 7μ except a few exceptional cases between 6.7 and 7μ seems to nullify this hypothesis. The entire process of spermatogenesis is so hasty in *Hydra* that it seems impossible moreover that there should be a prolonged pause and grown at any stage. The series of measurements for the cell generations as given seems to be marked by a regularity that commends its probability.

Nutrition of the spermary.

We should naturally connect these changes in size with metabolic changes. That such are going on cannot be doubted. During the formation of the spermary there is a great increase of the volume of tissue. Cells are dividing and the daughter cells growing at a rapid rate. Especially is nucleic material used during the process, for the nuclei of the interstitial cells are relatively very large, and it will be remembered, during the prophase they are rapidly growing, while the cell body diminishes in size. As already noted a marked character of the cells of *Hydra* during spermatogenesis is the vacuolate condition. Fig. 14 and 15 have already been contrasted, —

the former a well-nourished budding *Hydra*, the latter an animal in the early stages of testicular development. Fig. 12 gives a still earlier stage in which the interstitial cell is dividing, no spermary having yet formed on the animal. Fig. 15 was from an animal having testes, although this particular section was through a region where the testis was just beginning to form. Fig. 13 however is a section at the base of a well developed testis. The endoderm cells, it will be noticed, are highly vacuolate. When *Hydra* is well fed, nutritive material is ingested and digested by the endoderm cells and passed on to the ectoderm cells, where it is stored in granules in the peripheral portion. These granules are a golden brown in color and are likely in the nature of fat as they stain very dark with osmic acid (Fig. 14). All observers have noted that brown *Hydra* when starved lose their color. This change is due, it seems probable, to the use of this stored food reserve during starvation. For such pale emaciated *Hydra* I find are always without the peripheral layer of granules that stain intensely with osmic acid. The *Hydra* that are bearing many testes are in the same condition. But in addition to absorbing this stored food material during the reproductive season there is also passed to the ectoderm nutritive material from the endoderm.

Many of the endoderm nuclei contain spherical particles which do not stain with the osmic acid but do take a deep stain with iron haematoxylin or any other nuclear stain. There are also in the endoderm cells masses of protoplasm containing such spheres from particles very minute in size up to droplets 2 or 3 μ in diameter. Moreover among the cells at the base of this spermary are to be found accumulations of exactly similar droplets. The correct interpretation of this is that the nuclei of the endoderm cells elaborate a substance akin to nucleic acid, which is passed out into the cell protoplasm and thence on into the ectoderm. No case of actual transition through the mesoglea has been seen, so that it cannot be stated whether the droplets are passed through it intact or whether they are first dissolved and reappear after transfiltration. The negative evidence would indicate the latter process. During life these streams of nutritive material between the spermatogonia give to the testes a striated appearance, the droplets appearing as lines of orange yellow material, which is the color during life of the nuclei of the cells at the base of the spermary. In stained section it is to be noted too that the nuclei at the very base of the

spermary next to the mesogloea are often pale. As division occurs and some of the interstitial cells move out and become spermatogonia their nuclei stain very intensely, while the granules before mentioned decrease in number and gradually disappear. The conclusion seems to be that this nuclear nutrition material secreted by the endoderm nuclei and passed out to the ectoderm is absorbed by the rapidly dividing and growing nuclei of the primordial germ cells as the spermatogonia are formed.

It will be noted that there is a marked contrast in color in the female and male of *Hydra dioecia* given in Fig. 6 and 7, — a contrast which has been found constant. The female shows the presence of much of the yellow-brown oily nutritive material, while the male shows very little. It will be remembered also that in the hermaphroditic forms such as *H. fusca*, the spermaries appear after the ovaries have been formed. The egg moreover is simply a cell containing a vast amount of nutritive material. It seems likely therefore that the yolk material which is used up in egg formation helps to produce that impoverished condition which seems invariably to accompany the spermatogenesis. This explanation would not account for the impoverished condition of the male of the unisexual species, but would lend itself readily to the hypothesis that when the season of sexual reproduction began these animals of *H. dioecia* which were fortuitously poorly nourished develop testes while those well nourished become females. Disregarding theoretical considerations however, this much is established: That spermatogenesis is a process always accompanied by dearth of reserve nutritive material and that the necessary nutrition for the rapid cell multiplication of the interstitial cells is largely supplied by the endoderm, the nuclei of which cells elaborate it as a substance with the staining reaction of nucleic acid. When passed to the ectoderm it lies among the interstitial cells, but decreases in amount as their nuclei increase in size and density of stain due to absorption of the nutrition.

Mitosis occurs in what cells?

In all the sections studied mitosis has been the universal mode of division in the interstitial cells, the exceptional mode in the ectoderm cells and amitosis the constant rule in the endoderm cells. Fig. 5 shows an ectoderm cell in process of amitotic division. At first it was thought this was the only mode of division of the ecto-

derm cells. But a few cases have been observed, only two or three in hundreds of sections, however, where mitosis occurred in an undoubted ectoderm cell. SCHNEIDER had observed and figured mitosis in an ectoderm cell. But cell multiplication, except of the interstitials seems to be almost invariably amitotic. THALLWITZ (80) noticed that the nuclear division of the germ cells was indirect among hydroids in contrast to the other cells of the body. So constant is the indirect division among the germ cells and the direct among somatic cells that he feels safe in accepting mitosis as a distinguishing characteristic of the germ cells. NUSSBAUM (70) also notices that the sex cells are derived from the interstitial cells by mitotic division in *Hydra*. What the cause of this difference may be seems difficult to determine: whether it means an inherent difference in the interstitial cells from the other body cells or whether the fact that they are crowded into the interstices of the other cells produces altered physiological conditions experiment alone can determine. When living *Hydra* is teased up in water so that clusters of interstitial cells are set free, mitosis in them is still indirect. The cells do not live long enough to continue their division processes so that the condition of pressure anteceding the release may have determined the style of this first division.

The mesoderm.

At any rate both structurally and physiologically this interstitial layer seems a distinct cell layer. BRAUER finds in the embryology of *Hydra* that the endoderm and ectoderm are separated by a process of delamination. Some time after these layers have become distinct there is seen between the ectoderm and endoderm the interstitial cells — a third layer. This is formed from the ectoderm cells. BRAUER does not think this third layer should be considered mesoderm (p. 198). Certain it is that it has characters that are not mesodermal for from it are derived the nerve cells and the nematoblasts as well as the sex cells. That the primitive interstitial cells do develop differently may be evidence that there are differences, though they are not histologically apparent. The recognizable nematoblasts are distinguished by some stage of the developing nematocyst; the ganglion cells by their smaller size, lack of granulation and processes; the sex cells by their very large nuclei, extremely granular, and often by the presence of a Nebenkern (Fig. 15). SCHNEIDER says however that these three types are all derived from

the same primitive interstitial cells, and that he has observed all stages in the transition from interstitial cells to ganglion cell, nematoblast and sex cell. My own observations are contradictory on this point, however. The characters of the sex cells as given above seem constant, and my conclusion would be that at some stage of the embryonic development certain cells are stamped with these characters and that they and their progeny form the sex cells distinct throughout the life of the individual. Nor does it seem that SCHNEIDER's statement without demonstration of the so-called intermediate stages ought to be accepted. Certainly the 'intermediate stages' between interstitial cells and the sex cells which he figures are nothing but stages of development of the spermatids from the spermatogonia. The latter and I believe the interstitials from which they are derived are clearly distinct from the other cell elements.

Continuity of the germ plasm.

I believe therefore that the sex cells are a distinct group of cells and that the germ plasm is then continuous in *Hydra*. But yet there are included in this interstitial layer cells of very diverse fates. It would certainly be a mixing of characters to designate that layer mesoderm from which are derived ganglion and sex cells. But evidently *Hydra* is on the border land between the animals with two layers and those with three. The higher protozoa undoubtedly and some of the coelenterates probably have two germ layers. If the higher animals are derived phylogenetically from these we would expect to find some animals in which the mesodermic characters were mixed. Then the interstitial layer of *Hydra* would represent mesoderm, in nascendi, with certain cells having distinct mesodermal characters, others still bearing ectodermal characters.

The mesoderm in 'nascendi'.

It was not intended however to revive discussion of this antiquated germ layer theory, but merely to point out that the interstitial layer of *Hydra* might represent a transition phase from a two-layered condition to the three-layered of the higher animals. And even in those forms in which the three layers are distinct and well defined, it is known that they do not always retain their true function, but mesoderm may give rise to nerve cells, especially in regeneration.

Relation of the bud to the spermary.

LANG (57) gives the initiation of the budding process in *Hydra* as follows: The beginning of the bud is marked by the karyokinetic division of the interstitial cells which thus increase until the ectoderm is double its normal thickness. Then the mesogloea disappears and cells wander from the ectoderm into the endoderm until the former is reduced to its normal thickness. The mesogloea now reforms and in the thickened endoderm the new body cavity appears. The point particularly to be noted is that it is the increase of interstitial cells by karyokinesis and their accumulation in the ectoderm that gives rise to the early stages of the bud. The similarity of this process to the initiation of the spermary is apparent, and lends support to the attempts made before to homologize buds and spermaries. Since both processes are dependent on the interstitial cells, it is evident that the budding zone and the zone of reproductive organs must coincide. It is to be recalled that in *Hydra*, so far as observed, when sexual organs appear on a budding individual they appear on the bud and not on the parent stock. If this expresses the rule, sexual organs appearing on the vigorous bud rather than on the parent partially exhausted by budding, then we need only conceive of the process carried to the point where the bud always produces the sexual organs, and at an increasingly early stage, to see how from a primitive form like *Hydra*, a complex colonial form might be established, with buds specialized as gonophores. This does not imply that *Hydra* is necessarily the primitive form. It may be a degenerate. The homology in the early stages of budding and formation of the spermary would seem to permit of such an interpretation. The spermary would represent a degenerate bud. The line of degeneration would pass from a hydroid with free swimming sexually mature medusae like *Pennaria*, though hydroids with attached medusae (*Tubularia*) with attached gonophores evidently medusa buds (*Clava*) with attached gonophores that are evidently degenerate medusae (*Campanularia*), with gonophores that are scarcely recognized medusae (*Cordylophora*) to *Hydra* in which the gonophore can only be recognized as a bud in the very earliest stage. Since the process of budding departs from that of spermary formation at so early a stage and seems to occur under such different physiological conditions, and since *Hydra* has no other marks of degeneration either in its embryology or

structure, it seems more likely a primitive than a degenerate type. The absence of migration in the sex cells of *Hydra* while such migration is universal in the medusoid polypes would seem to add to the probability. The sex cells originally existing in each simple polyp would naturally in a complex colonial form migrate to those individuals which had assumed the reproductive function.

I desire to express my appreciation of the help and inspiration given me by Dr. C. O. WHITMAN in the pursuance of these studies.

Note. Since the completion of this paper there have appeared two papers by KONRAD GUENTHER on this subject; „Die Samenreifung bei *Hydra viridis*“, in: Zool. Anz., V. 26, No. 705, p. 628—630 and „Keimfleck und Synapsis, Studien an der Samenreifung von *Hydra viridis*“, in: Zool. Jahrb., Festschrift f. WEISMANN, 1904. GUENTHER'S research was undertaken to derive evidence on a previously conceived theory regarding the function of the nucleolus. This is not an appropriate place to discuss that theory but there are some important matters of observation on which we differ that need comment.

GUENTHER maintains that the spermatogonia are derived from the ectoderm cells, but gives no proofs other than his figures. In these the so called ectoderm cell, fig. 6a, is smaller than the spermatogonium fig. 1—6. The difference in size of ectoderm cells and interstitial cells shown in my Figs. 12 and 15 and the fate of the ectoderm cells of the spermary shown in Fig. 9 and described in the text seem to me to disprove this hypothesis.

He points out the importance of the disappearance of the cell wall. In my preparations, the cell walls are perfectly distinct. *Hydra viridis* was found more difficult to fix than the other species and was not used as extensively in consequence.

E. R. DOWNING.

The Peter White Hall of Science
Northern State Normal School
Marquette, Mich. U. S. A.

Table of contents.

	page
Historical resumé, male organs of <i>Hydra</i>	380
Species of <i>Hydra</i>	381
<i>viridis, grisea, fusca, dioecia.</i>	
<i>H. dioecia</i> , nomen novum	382
The spermaries: location	383
Location in <i>dioecia</i>	384
Time of appearance	384
Form	384
Maturation and rupture	385
Size and structure	385
Early stages of formation	385
Relation of sexual reproduction to budding and to regeneration	386
Possible causes of sexual reproduction tested experimentally .	386
Change of temperature	386
Change of osmotic pressure	387
Change of ion concentration	387
Change of food conditions	388
Results	388
Material	389
Methods:	
Fixation	389
Staining	390
Sections	389
Mounting	390
The tissues of <i>Hydra</i> :	
Ectoderm and endoderm	390
Interstitial cells	390
Structure	390
Derivation	391
Migration	392
The cell generations in spermatogenesis determined by measure- ments	393

	page
The spermatogonia :	
First generation	393
Derivation	393
Form	393
Structure	393
Position	393
Division in	394
Reduction in number of chromosomes	395
in ordinary spermatogonia	395
in marginal spermatogonia	396
Second generation	396
The spermatocytes :	
First order	396
Mitosis in	396
Second order	396
The spermatid	402
Transformation of into the spermatozoon	403
The spermatozoon	404
Mitosis. Varying types of	396
Type of in the spermary	396
Type of outside the spermary	396
Type of in interstitial and ectoderm cells	397
Change in volume during mitosis	407
Characterizes certain cells	411
Summary, and comparison of types	405
The centrosome	405
The mitotic figure	406
Derivation of the fibres	406
Nuclear wall	406
Chromosomes	406
Chromomeres	406
Reduction of chromosomes	406
Reduction division	406
Nutrition of spermary during spermatogenesis	409
The mesoderm	412
The germ plasm	413
Relation of the bud to the spermary	414
<i>Hydra</i> not a degenerate but a primitive form	414

Bibliography of the sex cells in Coelenterates.

Those papers given below dealing with spermatogenesis are nearly all concerned only with determining the germ layer from which sex cells arise. The exceptions are discussed in the text of the paper.

1. 1871. ALLMAN, G. J., A monograph of the gymnoblastic or tubularian Hydroids, London, Roy. Soc., 1871—1872.
2. 1743. BAKER, H., An attempt towards a natural history of the Polyp, London.
3. 1743. BERNARD DE JUSSIEU, in: Actes Acad. Suède 1746, V. 8, p. 211.
4. 1880. BRASS, A., Untersuchungen der Histologie von *Hydra viridis*, in: Z. ges. Naturw., V. 53.
5. 1891. BRAUER, A., Über die Entwicklung von *Hydra*, in: Z. wiss. Zool., V. 52, p. 167—216.
6. 1891. —, Über die Entstehung der Geschlechtsproducte und die Entwicklung von *Tubularia mesembryanthemum* ALLM., *ibid.*, V. 52, p. 551—579.
7. 1884. BROOKS, W. K., On the life history of *Eutima*, and on radial bilateral symmetry in Hydroids, in: Zool. Anz., V. 7, p. 709 bis 711.
8. 1886. —, The life history of the Hydromedusae, in: Mem. Boston Soc. nat. Hist., V. 3, No. 12, p. 360—430.
9. 1888. —, The life history of *Epenthesis McCradyi*, in: Stud. biol. Lab. Johns Hopkins Univ., V. 4.
10. 1891, 1892. CHUN, C., Die canarischen Siphonophoren, in: Abh. Senckenb. naturf. Ges. Frankfurt, V. 16, p. 553—627, V. 18, p. 57—144.
11. 1878. CIAMICIAN, J., Zur Frage über die Entstehung der Geschlechtsstoffe bei den Hydroiden, in: Z. wiss. Zool., V. 30, p. 501—508.

12. 1879. CIAMICIAN, J., Über den feineren Bau und die Entwicklung von *Tubularia mesembryanthemum*, *ibid.*, V. 32, p. 323—347.
13. 1877. CLAUS, C., Studien über Polypen und Quallen der Adria, in: *Denkschr. Akad. Wiss. Wien, math. naturw. Cl.*, V. 37.
14. 1887. —, Zur Kenntniss der Aufnahme körperlicher Elemente von Entodermzellen der Coelenteraten, in: *Zool. Anz.*, V. 4, No. 77, p. 116—117.
15. 1883. —, Untersuchungen über die Organisation und Entwicklung der Medusen, Prag und Leipzig.
16. 1882. CONN, H. W., Development of *Tubularia cristata*, in: *Zool. Anz.*, V. 5, p. 483—484.
17. 1853. ECKER, AL., Entwicklungsgeschichte des grünen Armpolypen, Freiburg.
18. 1836. EHRENBERG, C. G., Über *Hydra vulgaris*, in: *Akad. Wiss. Berlin*, p. 133—135.
19. 1885. FAUROT, Sur l'*Adamsia palliata*, in: *CR. Acad. Sc. Paris*, V. 101.
20. 1885. FEWKES, C. W., On the development of *Agalma*, in: *Bull. Mus. comp. Zool. Harvard Coll.*, V. 11, p. 239—273.
21. 1880. FRAIPONT, JULIEN, Origine des organes sexuels chez les *Campanularides*, in: *Zool. Anz.*, V. 3, No. 51, p. 135—138.
22. 1892. GERD, W., Zur Frage über die Keimblätterbildung bei den Hydromedusen, *ibid.*, V. 15, p. 312—316.
23. 1879. HAACKE, W., Zur Speciesunterscheidung in der Gattung *Hydra*, *ibid.*, V. 2, No. 43, p. 622—623.
24. 1880. —, Zur Blastologie der Gattung *Hydra*, in: *Jena. Z. Naturw.*, V. 14, p. 134—153.
25. 1882. HAMANN, O., Der Organismus der Hydropolypen, *ibid.*, V. 15, p. 413—544.
26. 1882. —, Studien über Coelenteraten, *ibid.*, V. 15, p. 545—555.
27. 1887. —, Die Urkeimzellen im Thierreich und ihre Bedeutung, *ibid.*, V. 21, p. 516—538.
28. 1869. HAECKEL, E., Zur Entwicklungsgeschichte der Siphonophoren, Utrecht.
29. 1891. HARDY, W. B., Hist. and development of *Myriothela phrygia*, in: *Quart. J. microsc. Sc. (N. S.)*, V. 32, p. 505—537.
30. 1901. HARGITT, CHAS. W., Synopsis of North American Invertebrates, XIV. The Hydro-medusae, Part 1, in: *Amer. Naturalist*, V. 35, No. 412, p. 301—315.
31. 1884. HARTLAUB, CL., Beobachtungen über die Entstehung der Sexualzellen bei *Obelia*, in: *Z. wiss. Zool.*, V. 61, p. 159—185.
32. 1877. HATSHECK, B., Embryonalentwicklung und Knospung der *Pedicellina echinata*, *ibid.*, V. 29, p. 502—549.

33. 1880. HERTWIG, O. und R., Die Actinien anatomisch und histologisch untersucht, in: Jena. Z. Naturw., V. 14, p. 39—89.
34. 1878. —, Der Organismus der Medusen und seine Stellung zur Keimblättertheorie.
35. 1878. HICKSON, S. P., Abnormal appearances of *Hydra viridis*, in: J. microsc. Soc. London, V. 1, p. 80.
36. 1889. —, On the sexual cells and the early stages in the development of *Millepora plicata*, in: Phil. Trans. Roy. Soc. London, V. 179 B.
37. 1891. —, The Medusae of *Millepora murrayi*, etc., in: Quart. J. microsc. Sc. (N. S.), V. 32, p. 375—407.
38. 1893. —, The early stages in the development of *Distichopora violacea*, *ibid.*, V. 35, p. 129—158.
39. 1895. —, *Acyonium digitatum*, *ibid.*, V. 37, p. 343—388.
40. 1868. HINCKS, THE., A history of the British Hydroid Zoophytes, London.
41. 1894. HYDE, IDA H., Entwicklungsgeschichte einiger Scyphomedusen, in: Z. wiss. Zool., V. 58, p. 531—565.
42. 1887. ISHIKAWA, C., Ueber die Abstammung der männlichen Geschlechtszellen bei *Endendrium racemosum*, *ibid.*, V. 45, p. 667—671.
43. JICKELI, C. F., Der Bau der Hydroid-Polypen, in: Morph. Jahrb., V. 8, p. 373—416 und 580—680.
44. 1882. —, Ueber *Hydra*, in: Zool. Anz., V. 5, p. 491—493.
45. 1880. KERSCHNER, L., Zur Entwicklungsgeschichte von *Hydra*, *ibid.*, V. 3, 64, p. 454—455.
46. 1884. KLAATSCH, H., Beiträge zur genauen Kenntnis der Campanularen, in: Morph. Jahrb., V. 9, p. 534—596.
47. 1872. KLEINENBERG, N., *Hydra*, eine anatomisch-entwicklungsgeschichtliche Untersuchung, Leipzig.
48. 1873. VON KOCH, G., Vorläufige Mittheilungen über Coelenteraten, II. Zur Anatomie und Entwicklung von Tubularia, in: Jena. Z. Naturw., V. 7, p. 464—468 und 512—515.
49. 1876. —, Mittheilung über Coelenteraten, in: Morph. Jahrb., V. 2, p. 83—86.
50. 1876. KOROTNEFF, A., Histologie de la *Hydra* et de la *Lucernaire*, in: Arch. Zool. exp. gén., V. 5, p. 369—400.
51. 1878. —, Sur la développement de l'oeuf de la *Hydra*, in: CR. Acad. Sc. Paris.
52. 1883. —, Zur Kenntniss der Embryologie der *Hydra*, in: Z. wiss. Zool., V. 38, p. 314—322.
53. 1880. —, Versuch einer vergleich. Anatomie der Coelenteraten, Moscow.
54. 1868. KOWALEVSKY, A., Untersuchungen über die Entwicklung der Coelenteraten, Göttingen.

55. 1879. KOWALEVSKY, A., Zur Entwicklungsgeschichte der Alcyoniden Sympodium und Clavularia, in: Zool. Anz., V. 2, No. 38, p. 491 bis 493.
56. 1884, —, Zur Entwicklungsgeschichte der Lucernaria, *ibid.*, V. 7. No. 184, p. 712—717.
57. 1892. LANG, ALBERT, Über die Knospung bei Hydra und einigen Hydropolyphen, in: Z. wiss. Zool., V. 54, p. 365—385.
58. 1844. LAURENT, Zoophytologie, in: Voyage autour du monde sur la Bonite, Paris 1844.
59. 1854. LEYDIG, F., Einige Bemerkungen über den Bau der Hydren, in: Arch. Anat. Physiol., p. 270—283.
60. 1883. VON LENDENFELD, R., *Euopella campanularia*, in: Z. wiss. Zool., V. 38, p. 497—583.
61. 1890. McMURRICH, J. P., Contribution to the morphology of the Actinozoa, II. Structure of *Cerianthus americanus*, in: J. Morph., V. 4, p. 131—150.
62. 1882. MARSHALL, W., Ueber einige Lebenserscheinungen der Süßwasserpolypen und über eine neue Form der *Hydra viridis*, in: Z. wiss. Zool., V. 37, p. 665—701.
63. 1882. —, Die Ontogonie von *Reniera filigrana*, *ibid.*, V. 37, p. 221—246.
64. 1885. —, Die Entdeckungsgeschichte der Süßwasserpolypen, Leipzig.
65. 1882. MEREJKOWSKY, C. D., Développement des spermatazoides dans la Meduse *Cassiopea borbonica*, in: Arch. Zool. exp. gén., V. 10, p. 577—582.
66. 1874. METSCHNIKOFF, E., Studien über die Entwicklung der Medusen und Siphonophoren, in: Z. wiss. Zool., V. 24, p. 15—83.
67. 1882. —, Vergl. embryologische Studien, *ibid.*, V. 36, p. 433—444.
68. 1880. —, Ueber die intracelluläre Verdauung bei Coelenteraten, in: Zool. Anz., V. 3, No. 56, p. 261—263.
69. 1888. —, Vergl. embryologische Studien, IV. Ueber die Gastrulation und Mesodermbildung der Ctenophoren, in: Z. wiss. Zool., V. 42, p. 648—656.
70. 1887. NUSSBAUM, M., Ueber die Theilbarkeit der lebendigen Materie, II. Beiträge zur Naturgeschichte des Genus *Hydra*, in: Arch. mikrosk. Anat., V. 29, p. 265—366.
71. 1766. PALLAS, P. S., *Elenchus zoophytorum*. Hague.
72. 1880. PARKER, T. J., On the histology of *Hydra fusca*, in: Quart. J. microsc. Sc. (N. S.), V. 20, p. 219—224.
73. 1755. RÖSEL VON ROSENHOF, A. J., *Insecten-Belustigung*, III. Nuremberg.
74. 1755. SCHÄFFER, J. C., *Die grünen Armpolypen etc.*, Regensburg.
75. 1890. SCHNEIDER, K. C., *Histologie von Hydra fusca, etc.*, in: Arch. mikrosk. Anat., V. 35, p. 321—379.

76. 1850. SCHULTZE, M., Ueber die männlichen Geschlechtstheile der *Campanularia geniculata*, in: *Arch. Anat. Physiol.*, 1850, p. 53—64.
77. 1871. SCHULZE, F. E., Ueber den Bau und die Entwicklung von *Cordylophora lacustris*. Leipzig.
78. 1873. —, Über den Bau von *Syncoryne Sarsii*, Leipzig.
79. 1744. TREMBLEY, A., Mémoires pour servir a l'histoire d'un genre de Polype d'eau douce, Paris.
80. 1885. THALLWITZ, J., Über die Entwicklung der männlichen Keimzellen bei den Hydroiden, in: *Jena. Z. Naturw.*, V. 18, p. 385—444.
81. 1887. TICHOMIROFF, A., Embryology of the Hydroids, in: *Proc. Soc. nat. hist.*, Moscow.
82. 1882. DE VARENNE, A., Recherches sur la reproduction des Polypes Hydriques, in: *Arch. Zool. exp. gén.*, V. 10, p. 609—710.
83. 1778. WAGLER, J., *Miscellanies Nouveaux*, I.
84. 1884. WILSON, E. B., The development of *Renilla*, in: *Phil. Trans. Roy. Soc. London*, V. 174, p. 722—815.
85. 1888. WILSON, H. V., On the development of *Manicina areolata*, in: *J. Morphol.*, V. 2, p. 191—252.
86. 1880. WEISMANN, A., Zur Frage nach dem Ursprung der Geschlechtszellen bei den Hydroiden, in: *Zool. Anz.*, V. 3, No. 55, p. 226—233.
87. 1880. —, Über den Ursprung der Geschlechtszellen bei den Hydroiden, *ibid.*, V. 3, No. 61, p. 367—370.
88. 1881. — Observations sur l'origine des cellules sexuelles des Hydroids, in: *Ann. Sc. nat.* (6), Zool., V. 11.
89. 1883. —, Die Entstehung der Sexualzellen bei Hydromedusen, Jena.
90. 1884. —, Die Entstehung der Sexualzellen bei den Hydromedusen, in: *Biol. Ctrbl.*, V. 4, p. 12—31.

Bibliography of spermatogenesis, general.

In the following bibliography of spermatogenesis, only a few more important titles are given. These include extensive bibliographies.

91. 1899. ATKINSON, G. F., Studies on reproduction in plants, in: *Bot. Gaz.*, V. 28, p. 1—26.
92. 1896. AUERBACH, L., Untersuchungen über die Spermatogenese von *Paludina vivipara*, in: *Jena. Z. Naturw.*, V. 30, p. 405—554.
93. 1898. BELAJEFF, W., Ueber die Reductionstheilung des Pflanzenkerns, in: *Ber. bot. Ges.*, V. 16, p. 27—34.

94. 1891. BALLOWITZ, E., Weitere Beobachtung über den feinem Bau der Säugethierspermatozoen, in: *Z. wiss. Zool.*, V. 52, p. 217 bis 293.
95. 1893. BENDA, C., Zellstructuren und Zelltheilungen des Salamanderhodens, in: *Verh. anat. Ges.*, 1893, p. 161—165.
96. 1893. BRAUER, AUG., Zur Kenntniss der Spermatogenese von *Ascaris megalcephala*, in: *Arch. mikrosk. Anat.*, V. 41, p. 152 bis 213.
97. 1895. CALKINS, GARY N., The spermatogenesis of *Lumbricus*, in: *J. Morphol.*, V. 11.
98. 1900. EISEN, GUSTAV, The spermatogenesis of *Batrachoseps*, *ibid.*, V. 17, p. 1—117.
99. 1897. VON ERLANGER, R., Über die Chromatinreduction in der Entwicklung der männlichen Geschlechtszellen, in: *Zool. Ctrbl.*, V. 4, p. 265—278.
100. 1897. HERMANN, F., Beiträge zur Kenntnis der Spermatogenese, in: *Arch. mikrosk. Anat.*, V. 50, p. 276—315.
101. 1899. VON KORFF, K., Zur Histogenese der Spermien von *Helix*, *ibid.*, V. 54, p. 291—296.
102. 1897. LEE, ARTHUR BOLLES, Les cenésès spermatogenitiques chez *Helix pomatia*, in: *Cellule*, V. 13, p. 199—278.
103. 1898. VON LENHOSSÉK, M., Untersuchungen über Spermatogenesis, in: *Arch. mikrosk. Anat.*, V. 51, p. 215—318.
104. 1900. LOISEL. GUSTAVE, Études sur la spermatogénèse chez le Moineau domestique, in: *J. Anat. Physiol.*, V. 36, p. 160 bis 185.
105. 1899. MCGREGOR, J. HOWARD, The spermatogenesis of *Amphiuma*, in: *J. Morphol.*, V. 15, Sup., p. 57—104.
106. 1897. MEVES, F., Über Struktur und Histogenese der Samenfäden von *Salamandra*, in: *Arch. mikrosk. Anat.*, V. 50, p. 110 bis 141.
107. 1899. —, Über Structur und Histogenese der Samenfäden des Meerschweinchens, *ibid.*, V. 54, p. 329—407.
108. 1895. MOORE, J. E. S., On the structural changes in the reproductive cells during the spermatogenesis in *Elasmobranchs*, in: *Quart. J. microsc. Sc. (N. S.)*, V. 38, p. 275—313.
109. 1900. MONTGOMERY, TH., The spermatogenesis of *Peripatus balfourii*, in: *Zool. Jahrb.*, V. 14, Anat.
110. 1899. PAULMIER, F. C., The spermatogenesis of *Anasa tristis*, in: *J. Morphol.*, V. 15, Suppl., p. 223—272.
111. 1895. RABL, C., Neue Beiträge zur Frage der Chromatinreduction in der Samen- und Eireife, in: *Arch. mikrosk. Anat.*, V. 46, p. 168—238.

112. 1899. REGAUD, CL., Spermatogenesis of the Rat, in: *Verh. anat. Ges.*, V. 16, p. 42—57.
113. 1898. SUZUKI, B., Notiz über die Entstehung des Mittelstückes der Samenfäden von Selachiern, in: *Anat. Anz.*, V. 15, p. 125 bis 131.
114. 1896. WILCOX, E. V., Further studies on the spermatogenesis of *Caloptenus*, in: *Bull. Mus. comp. Zool. Harvard Coll.*, V. 29, p. 193—203.

Explanation of plates.

Plate 22.

- Fig. 1. The earliest figure of *Hydra* with testes, after BAKER, 1743.
Fig. 2. Section at margin of a spermary (*H. fusca*); shows multiplication of the primordial germ cells. 1342:1.
Fig. 3. An ectoderm cell. 1342:1.
Fig. 4. An ectoderm cell dividing amitotically. 1342:1.
Fig. 5. Section through a mature spermary, showing general arrangement of the generations of cells during spermatogenesis. 580:1.

Plate 23.

- Fig. 6. Female of *H. dioecia*. 22:1.
Fig. 7. Male of *H. dioecia*. 22:1.
Fig. 8. *H. viridis* with mature ovary and testes just appearing. 22:1.
Fig. 9. Section of *H. dioecia* taken through spermary to show elongated ectoderm cells. 415:1.
Fig. 10. *H. dioecia*, male, copied from BRAUER.
Fig. 11. Cross section of *H. dioecia*, through spermary, to show relative proportions of parts. 220:1.
Fig. 12. Section through ectoderm of *H. dioecia*; a primordial germ cell dividing. 1342:1.
Fig. 13. Section at base of spermary (*H. fusca*); endoderm cells vacuolate, but elaborating nutritive material for the spermatogonia. 1342:1.
Fig. 14. Section of *H. dioecia*; a budding individual. 1342:1.

Plate 24.

- Fig. 15. Section of *H. dioecia*; early stage of spermary. 1342:1. Interstitial cells in early prophase of mitosis.

(Fig. 16—67, 2684 : 1.)

- Fig. 16. Spireme in spermatogonia outside the spermary.
Fig. 17. Late prophase of same.
Fig. 18. Equatorial plate of same. Top of cell cut away.
Fig. 19. Metaphase of same.
Fig. 20. Anaphase, reduction in number of chromosomes foreshadowed by fusion of adjacent ones.
Fig. 21. Telephase of same.
Fig. 22. Schematic equatorial plate of same, showing chromomeres.
Fig. 23. Two of the V-shaped chromosomes dividing (heterotypic mitosis).
Fig. 24. A later phase of same.
Fig. 25. The V-shaped chromosomes appear rod shaped.
Fig. 26. The anaphase: real longitudinal division appears transverse.
Fig. 27. The late anaphase, reduction in number of chromosomes foreshadowed.
Fig. 28. Fusion of adjacent chromosomes complete.
Fig. 29—39. Division of a spermatogonium within the spermary.
Fig. 40. A spermatogonium of the second order. This becomes the spermatocyte of the first order, Fig. 41.
Fig. 41—45. Division of the spermatocyte of the first order.
Fig. 46—48. Synapsis stages of spermatocyte, second order.
Fig. 49—59. Division of spermatocyte of second order.
Fig. 60—67. Transformation of spermatid to spermatozoon.
Fig. 68. Adult sperm. 10736 : 1.

*Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.*

Über den feinern Bau des Genitalsystems von *Polycera quadrilineata*.

Von

Hermann Pohl.

(Aus dem Zoologischen Institut in Halle a. S.)

Mit Tafel 25–26 und 2 Abbildungen im Text.

Einleitung.

Die Gattung *Polycera* gehört zur Unterfamilie der Polyceraden, welche R. BERGH 1879 mit den Goniodoriden zur Familie der phanerobranchiaten Dorididen vereinigte. Diese und die kryptobranchiaten Dorididen bilden die Gruppe der Dorididen BERGH's, welche derselbe nebst den Porostomen unter dem Namen Nudibranchia holohepatica zusammenfaßte. Über die innere Anordnung und den phyletischen Zusammenhang vieler dieser Familien läßt sich zur Zeit wenig Sicheres aussagen, da genauere anatomische und ontogenetische Untersuchungen nicht vorliegen; ist doch von der Anatomie der meisten, selbst der häufigen Arten nur das bekannt, was sich bei einer Lupenpräparation ohne weiteres darbietet. Da zu diesen wenig bekannten Formen auch *Polycera quadrilineata* (O. F. MÜLLER) gehört, von der mir gerade reichlich Material zur Verfügung stand, so unterzog ich im vergangenen Jahr den Bau derselben, und zwar vorerst das Genitalsystem, einer feinern Untersuchung. Diese Art empfiehlt sich auch wegen ihrer geringen Größe mehr zum Schneiden als die ansehn-

lichen Dorididen, deren Bau aus diesem Grunde von ALDER u. HANCOCK besser erforscht zu sein scheint. Zwar haben diese Autoren 1854, sowie R. BERGH 1879, auch von *Polycera quadrilineata* eine anatomische Zergliederung gegeben, doch ist bei der Kleinheit des Tieres vieles Wichtige unbeobachtet geblieben, wie aus vorliegender Abhandlung hervorgeht. Eine Durcharbeitung verwandter Gattungen und Arten dürfte daher noch manches Interessante zu Tage fördern.

An dieser Stelle möchte ich Herrn Professor GRENACHER in Halle a. S. für sein Interesse an dieser Arbeit meinen Dank aussprechen. Zu besonderm Danke bin ich Herrn Dr. BRÜEL verpflichtet, der die Anregung zu vorliegender Arbeit gegeben und mir bei Abfassung derselben eine tatkräftige Unterstützung hat zuteil werden lassen.

Von dem mir zur Verfügung stehenden Material, das von der Zoologischen Station in Neapel geliefert war, erwiesen sich FLEMMING-Präparate für histologische Zwecke am geeignetsten, weniger gut, weil etwas geschrumpft, waren Sublimat-Essigsäure- und Alkohol-Objekte.

Zur Untersuchung benutzte ich naturgemäß die Schnittmethode, da sie allein die Möglichkeit bietet, die einzelnen Organe in natürlicher Lagerung zu verfolgen. Mit Präparation habe ich mich nicht aufgehalten, da ich durch dieselbe kaum mehr erforscht hätte als ALDER u. HANCOCK sowie BERGH. Das, was durch diese Methode vom Genitalsystem der *Polycera* bekannt geworden ist, gebe ich im Folgenden (mit Ausnahme einiger Einzelheiten) kurz wieder:

Die sehr große Zwitterdrüse, wie bei der ganzen Unterordnung aus Ovarial- und Testicularfollikeln zusammengesetzt, entsendet eine Anzahl Gänge, die sich allmählich in dem gemeinsamen Spermoviduct (Fig. 1 u. 2) sammeln. Dieser schwillt bald zu einer Ampulle an, verschmächtigt sich zu einem dünnen Gang und teilt sich weiterhin in zwei Geschlechtswege, das Vas deferens und den Oviduct, von welchem noch ein weiterer Gang, der Ductus receptaculo-uterinus, nach außen führt; alle drei Leitungsgänge münden in der gemeinsamen Geschlechtsöffnung, dem Atrium genitale. Das Vas deferens zerfällt in eine dicke prostatistische Partie mit mächtig entwickelter Prostata-drüse und einen muskulösen Abschnitt, der nach einigen Windungen zu dem kräftigen Penis verläuft. Der Oviduct wird kurz nach der Trennung vom Spermoviduct zu einer großen Blase, der Befruchtungskammer oder dem ‚talon‘ der Franzosen, von welcher sich der Ductus receptaculo-uterinus abzweigt. Diesem Gang hängen 2 Samenblasen an, der äußern Mündung zunächst die mächtige Bursa copulatrix

(SWAMMERDAM'sche Blase, Spermatotheca BERGH's), nahe der Befruchtungskammer das weit kleinere Receptaculum seminis, von BERGH Spermatozyste genannt. Der Oviduct verliert sich weiterhin in die Eiweißdrüse, welche ihrerseits fast ganz von der großen Schleim- oder Nidamentaldrüse eingehüllt wird. Der Bau dieser beiden Drüsen sowie deren Ausmündung war nur oberflächlich bekannt und wird von ALDER u. HANCOCK (1845—55), die sie noch am besten beschreiben, folgendermaßen geschildert: „The mucus gland (Eiweiß- und Schleimdrüse) is a large, irregularly rounded compressed mass, composed of two parts, one semi-pellucid and colourless, the other opaque and reddish, the latter being imbedded in the former; both these parts are made up of the folds of a convoluted tube which in the opaque portion is very minute. This portion receives the oviduct and both parts of the glands communicate with a common channel which is very short and leads to the external ovarian orifice.“ Dieser letzte Gang ist der „Schleimdrüsengang“ späterer Autoren.

Topographie des Genitalsystems.

Der Geschlechtsapparat von *Polycera quadrilineata* nimmt einen großen Teil der Eingeweidemasse ein; er beginnt kurz hinter der Mundmasse und reicht bis zum Hinterende des Körpers, dessen mittlere Partie er fast ganz für sich in Anspruch nimmt. Mit Ausnahme von Herz und Niere, welche an der Rückenfläche liegend keine große Ausdehnung besitzen, wird die ganze hintere Körperhälfte von Zwitterdrüse und Leber erfüllt. Die Zwitterdrüse stößt direkt an das unter der Haut liegende Bindegewebe und überzieht die Leber mit einem feinen Polster, indem sie einen hinten geschlossenen Sack bildet, der in seiner vordern Partie an der dorsalen und ventralen Fläche je einen ziemlich engen Spalt besitzt, durch den die Falten der Leber frei zu Tage treten. Der dorsale Spalt reicht vom Vorderende bis zur Mitte der Leber, der ventrale nicht so weit. Vorn endigen die beiden Organe in gleicher Höhe in der Art, daß die Leber am Rücken des Tieres ein wenig über die Zwitterdrüse frei hervorsteht, während die vordern Acini dieser sich zum stumpfen Kegel vereinigen, der ventral der Leber gelegen ist.

Die Zwitterdrüse besteht, wie schon erwähnt, aus männlichen und weiblichen Follikeln, die so angeordnet sind, daß die männlichen stets direkt auf der Leber liegen und von den weiblichen bedeckt werden. Diese münden daher auf allen Seiten in großer Anzahl in

jene ein, mit Ausnahme der Fläche, welche der Leber zugewandt ist. In der von HANCOCK gegebenen Abbildung einer Gonade scheinen sich dagegen die weiblichen Follikel im ganzen Umkreis in die männlichen zu öffnen, was der Wirklichkeit nicht entspricht; auch sind die letztern im Vergleich zu jenen weit kleiner gezeichnet, als es bei den mir vorliegenden Exemplaren der Fall ist. Die Ovarialfollikel haben nämlich eine Länge von etwa 0,4 mm bei 0,3 mm Breite und Tiefe, während die Testicularfollikel oft 1,6 mm lang und 0,4 mm breit und tief sind, daher die Form eines lang gestreckten Sackes haben, von dessen Vorderende der Spermoviduct nach der Außenseite des Körpers zu abgeht. Die Leitungswege laufen stets auf der Zwitterdrüse entlang in den kleinen Rinnen, welche die Follikel zwischen sich lassen. Sie bilden ein baumartig verästeltes Kanalsystem, das sich allmählich in zwei Kanälen sammelt, von denen der eine die Gänge der vordern, der andere die der hintern Hälfte aufnimmt; letzterer läuft eine sehr lange Strecke mitten auf der Rückenfläche der Leber nach vorn, wendet sich, über das Vorderende derselben hinweg gleitend, nach rechts und verschmilzt mit dem andern Leitungsweg zum Spermoviduct; dieser zieht dann nach rechts und ventralwärts weiter und schwillt plötzlich zu seiner großen Ampulle an (Fig. 1 *asp*), welche aber keine einfache Erweiterung des Ganges darstellt, sondern ihm als längliche Blase anhängt. Von hier aus läuft der Spermoviduct als dünner Gang (0,01 mm dick) ziemlich nahe der Bauch- und rechten Körperseite in fast gerader Richtung 1,3 mm nach vorn und teilt sich in den Oviduct und das Vas deferens, von denen dieses die Richtung des Spermoviducts eine kleine Strecke fortsetzt; dann biegt es nach hinten und ventralwärts um und zieht als prostatiches Vas deferens in 4 großen Windungen weiter, die, von rechts nach links eng nebeneinander gereiht, auf der Bauchfläche des Körpers ruhen; nur das Vorderende der 1. Windung liegt teilweise auf der 2., diese ebendort auf der 3. Windung. Alle diese Windungen reichen etwa gleich weit nach hinten und zwar bis gegen das Ende der Ampulle, vorn erstrecken sich die 2. bis 4. Windung, welche etwa 1,2 mm über die 1. hervorstehen, bis zur Höhe des Atrium genitale. Der Anfang des Vas deferens ist von seiner 2. Windung etwas entfernt, so daß ein freier Raum entsteht, welcher von dem Receptaculum seminis (Fig. 1 *rs*) ausgefüllt wird, das noch etwas bauchständiger als das Vas deferens gelegen ist. Auf den letzten beiden Windungen des Vas deferens ruht die rechte Seite der mächtigen Prostatadrüse (Fig. 1 *prd*), mit deren ventraler

rechter Kante der Gang 0,8 mm lang so zusammenhängt, daß er in die Drüse aufzugehen scheint. Dieser Abschnitt des Ganges zeigt auch ähnlich der Drüse mehrere Längsfalten, im Gegensatz zu seiner übrigen Partie, die nur seitlich abgeplattet ist. Die Prostata-drüse ist auf allen Seiten außerordentlich stark gelappt, besonders in der Längsrichtung (Fig. 15 *prd*), wodurch ihre Oberfläche gewaltig vermehrt wird; sie hat bei Tieren von ca. 28 mm Länge eine Länge von 3,5 mm bei 1,8 mm Breite und 1,5 mm Tiefe und steht hinten ziemlich weit, vorn ganz wenig über das Ende ihres Ganges hinaus. Zusammen mit der etwas kleineren Bursa copulatrix (Fig. 1 *bu*), welche direkt auf ihr liegt und einen länglichen, dorsoventral etwas abgeplatteten Sack (Fig. 15 *bu*) bildet, nimmt sie den größten Teil der vordern linken Eingeweidemasse ein. Vom Vorderende der Prostata und zwar ihrer dorsalen Seite zieht das Vas deferens als dünner (0,01 mm dicker), stark muskulöser Gang in einigen Windungen, die bei der Begattung wahrscheinlich mehr oder weniger aufgerollt werden, zum Penis (Fig. 1 *p*), indem es in seiner Mitte eine starke Erweiterung bildet, die sich distalwärts allmählich verjüngt. Dasselbe geht hierbei dorsal der Prostata quer durch den Körper hindurch und mündet mit dem Penis, den es der Länge nach durchläuft, schräg von vorn in das Atrium genitale (*at*) ein, welches in der Mitte zwischen Rhinophor und Afteröffnung sowie auch mitten zwischen der Rücken- und Bauchfläche gelegen ist. Der Penis, den eine weite Scheide, das Praeputium BERGH's, umgibt, wird von einer kräftigen Muskelmasse zusammengesetzt, welche eine Länge von 1,2 mm und an der breitesten Stelle eine Dicke von 1 mm besitzt.

Der Oviduct biegt gleich nach der Trennung vom Spermoviduct nach rechts um und erweitert sich nach einigen Windungen zu der mit starken Längsfalten versehenen Befruchtungskammer (*bf*), die etwas kleiner als die Ampulle ist und ebenfalls die Form einer Blase hat. Sie liegt dorsal vom Spermoviduct und natürlich auch vom Vas deferens und in weitem Abstand rechts der Bursa copulatrix. Dieser Raum zwischen Bursa und Prostata einerseits, der Befruchtungskammer und dem Spermoviduct andererseits, wird von der großen Eiweißdrüse ausgefüllt, wobei das Receptaculum ventral von ihr, wenn auch in einiger Entfernung, zu liegen kommt. In die Eiweißdrüse verschwindet der Oviduct, der sich von der Befruchtungskammer aus nach links und hinten gewandt hat. Die Eiweißdrüse (Fig. 4) krümmt sich als dicker Drüsengang derartig, daß ihre übereinander liegenden Windungen im großen und ganzen die Gestalt eines hinten offenen U besitzen. Ihr Lumen steht mit dem der Nidamentaldrüse durch

einen dünnen Kanal (Fig. 4 s, Fig. 18 s) in Verbindung, der von ihrem Hinterende und zwar der ventralen Kante abgeht, sich nach rechts und oben krümmt und in fast gerader Richtung zwischen Eiweißdrüse und Befruchtungskammer zur Nidamentaldrüse zieht. Diese ist von außen gesehen ein mächtiger Sack, der die Eiweißdrüse dorsal und an der rechten Seite vollkommen bedeckt, sich auch vom Rücken her ein Stück zwischen sie und die Bursa copulatrix schiebt (Fig. 15). Die Befruchtungskammer, der Oviduct sowie der Teil des Spermooviducts bis zu seiner Ampulle abwärts liegen zwischen Nidamental- und Eiweißdrüse eingeschlossen. da die erstere an der rechten Körperseite sehr weit ventralwärts reicht und sich nach hinten bis zum Ende der Prostata erstreckt, während sie vorn in der Höhe des Atrium genitale endigt; ein großer Teil dieser Drüse liegt somit ganz nahe der rechten Körperwand (Fig. 3 und 15 *conv, cons*). Bau und Ausmündung der letztgenannten Drüsen werde ich im speziellen Teil abhandeln.

Der vom Vorderende der Befruchtungskammer abgehende Ductus receptaculo-uterinus nimmt bald den kurzen Gang des birnförmigen Receptaculum seminis auf, das etwa die Größe der Befruchtungskammer besitzt; die Lage desselben zwischen den Windungen des Vas deferens und ventral der Eiweißdrüse wurde schon weiter oben geschildert (Fig. 1 *rs*). Dann windet sich der Kanal, das Vas deferens kreuzend, zum vordersten Zipfel der Bursa copulatrix (Fig. 1 *bu*), in den er an der Rückseite eintritt, und geht, allmählich dicker werdend (Vagina), nach einigen großen Windungen, welche das Vas deferens nochmals kreuzen, in das Atrium genitale (*at*).

Die Ausmündungen der Geschlechtsgänge repräsentieren sich in der Art, daß die Öffnung der Vagina zwischen dem Penis und der hinter ihr liegenden Mündung des Oviducts sich befindet; „hervorgestülpt zeigt die Genitalkloake eine feine Öffnung für den Penis und eine große spaltenförmige für Vagina und Oviduct“ (BERGH).¹⁾

1) BERGH, Polyceraden, I, 1879, p. 604. Die Zeichnung, welche BERGH vom Genitalsystem unserer *Polycera* gibt (tab. 10, fig. 1), weicht übrigens in der Hinsicht von meiner ab, daß die Ampulle und die Befruchtungskammer sehr schlank, röhrenartig, dargestellt sind, was vielleicht auf eine starke Dehnung der betreffenden Organe beim Präparieren zurückzuführen ist.

Zwitterdrüse und Spermoviduct.

Bau und Lage der Zwitterdrüse sowie ihrer Gänge sind schon im vorigen Kapitel eingehend besprochen. Über die feinere Anatomie und die Entstehung der Gonade vermag ich dem bis jetzt Bekannten nichts hinzuzufügen. Wie bei verwandten Arten sitzen auch bei *Polycera* in demselben Ovarialfollikel Eier der verschiedensten Ausbildung; neben den sehr dunklen unentwickelten, bei denen der große Kern mit ansehnlichem Nucleolus versehen ist, finden sich weit größere helle Eier, deren Protoplasma deutlich eine wabige Beschaffenheit erkennen läßt; zum Teil haben sich solche schon vom Epithel losgelöst. In den männlichen Follikeln zeigt sich gleiches, da man neben den Ursamenzellen, die hier und da in Teilung begriffen sind, mit mehr oder weniger langen Schwanzfäden versehene Spermatozoen antrifft, welche in Klumpen zusammenhängen. Dort, wo die weiblichen Follikel einmünden, ist die Wand der männlichen eine Strecke weit frei von Ursamenzellen; dasselbe ist der Fall bei einem großen Teil der Seite, wo der Spermoviduct abgeht. Diese Partien bestehen aus demselben zarten Wimperepithel, das die Zwittergänge zusammensetzt. Umgeben ist die gesamte Zwitterdrüse sowie ihre Gänge von dünnem Bindegewebe, welches sich um die einzelnen Follikel herumlegt, so die Form derselben nachahmend. Dagegen findet sich um die Ampulle allseitig eine dünne Muskelschicht, welche dem Epithel, das mit dem des Spermoviducts identisch ist, eng anliegt. Die Wimpern dieses Epithels waren nur bei jungen Tieren gut erhalten, bei erwachsenen fehlten sie fast ganz. Vielleicht fallen sie also nach einiger Zeit ab, so daß das Sperma, welches die Höhlung der Ampulle stets erfüllt, ruhig liegt. Der Spermoviduct tritt in die Ampulle, welche die Gestalt einer lang gestreckten, ganz glatten Blase hat, in deren linken Seite ein und verläßt sie am vordern Ende wieder. Die Struktur desselben ändert sich bei seinem Eintritt in diese vollkommen, indem sich sein Epithel durch die bedeutendere Dicke und die längern Cilien gegenüber dem der Ampulle kennzeichnet (Fig. 13). Es verlaufen nämlich von einer Mündung des Spermoviducts zur andern 2 stark verdickte Epithelleisten, die mit langen und kräftigen Cilien besetzt sind, so daß eine Rinne durch die Blase hindurch entsteht; der dazwischen liegende Streifen ist ebenfalls stets, aber viel zarter und kürzer, bewimpert. Die Epithelleisten endigen hinten zu beiden Seiten der Eintritts-

stelle des Ganges, vorn gehen sie direkt in das gleich gebaute Epithel des weiter verlaufenden Spermoviducts über.

Bei meinen Exemplaren war die Ampulle stets dicht mit Spermatozoen angefüllt, die aber nicht an bestimmten Stellen angehäuft waren. Das stetige Vorkommen derselben sowie das Fehlen der Wimpern deutet darauf hin, daß die Ampulle wie überall hauptsächlich zur Aufbewahrung des Spermas für die Begattung dient; sie dürfte daher ihrer Funktion nach als Vesicula seminalis zu bezeichnen sein.

Außer dem Sperma lagen in der Ampulle stets mehr oder weniger zahlreiche Eier (etwa 12—20), sowohl in der Rinne wie in der Höhlung der Blase; wahrscheinlich sind sie als Abortiveier anzusprechen, da sich die mir vorliegenden Tiere nicht in der Eiablage befanden. Ob die reifen Eier beim Laichen die oben geschilderte Rinne der Ampulle entlang getrieben werden, ohne in dieselbe zu gelangen, oder ob sie sich in der Ampulle ansammeln, läßt sich aus dem Bau nicht schließen.

Vas deferens, Prostata und Penis.

Das Vas deferens zeigt eine kurze Strecke lang Struktur und Dicke des Spermoviducts, dann geht sein Epithel unmittelbar in die großen Drüsenzellen über, die hauptsächlich den prostatistischen Abschnitt des Vas deferens und die Prostata bilden; denn histologisch sind beide ganz gleich gebaut. Wie schon früher erwähnt, steht das prostatistische Vas deferens mit dem Vorderabschnitt der Drüse, die einen ungemein stark gelappten Sack darstellt, dessen einzelne Längsfalten tief in das Innere der Drüse reichen, in Verbindung, doch so, daß der Gang bestehen bleibt, da er nur durch einen Spalt an seiner linken Seite mit dem Lumen der Prostata kommuniziert. Das Sperma dürfte daher an dieser Stelle nicht in diese übertreten, sondern sammelt sich in der weiten Höhlung an, die aus dem vordersten Teil der Drüse und dem an dieser Stelle abgehenden „muskulösen“ Vas deferens gebildet wird: in sie öffnet sich jener prostatistische Abschnitt mit weitem Lumen (Fig. 10). Diese Höhlung ist nicht gefaltet, etwa von der halben Größe des Receptaculum seminis und nach hinten zu etwas verengert. Sie zeigt keine Drüsenzellen, sondern nur dasselbe Wimperepithel, welches auch den muskulösen Teil des Vas deferens (s. S. 10) auskleidet. Das Sperma dürfte an dieser Stelle verweilen, um allseitig von einer dünnen Schicht Prostatasecret umgeben zu werden, so daß eine Art Spermapatrone entsteht, die gewiß ungemein dehnbar ist (Fig. 15 *bu*).

Bei *Polycera quadrilineata* findet sich also neben einem Prostatagang, der zudem eine recht beträchtliche Länge hat, noch eine besondere, mächtig entwickelte Drüse. Eine solche kommt bei den Polyceraden nach R. BERGH (1879—83) nur noch bei *Palio. Treveliana*, *Euplocamus* und *Plocamopherus*, bei den Goniodoriden nur bei *Idalia* vor.

Leider ist aus den vorliegenden Abbildungen nicht zu ersehen, ob bei diesen Arten die Beziehung von Vas deferens und Prostata eine gleiche oder ähnliche ist wie bei *Polycera*; dagegen geht aus ihnen wenigstens soviel hervor, daß bei allen diesen außer der Drüse noch ein besonderes prostatiches Vas deferens vorhanden ist. Bei den übrigen Nudibranchien BERGH's (1890, 1892) scheint das Vas deferens insofern gleichartig gebaut zu sein, als es nur aus 2 Abteilungen, dem prostatichen und muskulösen, besteht. Der erstere behält entweder seinen Charakter als Gang, oder er schwillt drüsenartig, selbst kuglig wie bei *Tethys* an oder ist auch gelappt, bleibt aber stets ein Teil des Vas deferens, welches als Gang an einer Seite der Drüse ein-, an der andern austritt; eine Drüse, die wie bei *Polycera* sich vom Gang halb losgelöst hat, scheint bei diesen Arten nicht vorzukommen. Dagegen hängt bei den Ascoglossen die Prostata durch einen kurzen Kanal mit dem Vas deferens, dem ein prostaticher Abschnitt gänzlich mangelt (BERGH 1870—92, PELSENER 1893), zusammen, so daß *Polycera* dem Bau des Vas deferens nach zwischen diesen und den erwähnten Nudibranchien steht.

Von der Histologie der Prostata-drüse ist schon bekannt, daß sie aus zweierlei Zellen besteht, die abwechselnd nebeneinander sitzen, nämlich den großen prismatischen Drüsenzellen und den weit kleinern Wimperzellen, welche sich auf einem Querschnitt dreieckig präsentieren. Es bilden daher weder die Drüsen- noch die Wimperzellen ein Epithel, sondern erst beide zusammen, wobei sich aber diese eine Strecke über jene hinwegziehen und sie daher nur mit einer kleinen Partie an die Höhlung der Drüse heranreichen lassen, wie man an vielen Stellen der Präparate deutlich erkennt. Es fragte sich nun, ob die Drüsenzellen, welche zweifellos aus den Wimperzellen hervorgehen, noch mit Cilien versehen sind, also zweierlei Funktionen erfüllen. Ich habe aber an meinen Schnitten nirgends sichere Bilder gesehen, die hierfür sprechen, weil stets an den Stellen, wo die Drüsenzellen an das Lumen stießen, ein Basalapparat fehlte. — Die meisten Drüsenzellen findet man bei der Prostata vollkommen mit Secretkörnern erfüllt, die basalwärts bis über den Kern hinausreichen. Das Protoplasma sieht man bei ihnen in

Form dunkler Fäden die eingelagerten Secretkörnchen umgeben; in der Nähe des Lumens ist dieses Netz sehr spärlich vorhanden (Fig. 7). An jungen Zellen erstreckt sich das Protoplasma in kompaktem Zustande mehr oder weniger weit über den Kern hinaus zum Lumen, wobei sich nur in der centralen Partie desselben einige Vacuolen befinden, die Secret enthalten (Fig. 8). Endlich beobachtet man auch Zellen, die nur noch ganz wenig Protoplasma an der Basis besitzen, sonst ist die Zelle völlig leer (Fig. 9). Zellen, die noch nicht in Secretion begriffen waren, habe ich leider nicht gesehen. Ich folgere aus dem Vorstehenden, daß im Protoplasma allmählich Vacuolen entstehen, die sich mit Secret anfüllen, das Plasma wird dabei mehr und mehr verbraucht, so daß es dort, wo das Secret zum Verlassen der Zelle bereit ist, kaum noch angetroffen wird. Das Secret entleert die Drüsenzelle nicht auf einmal, sondern partienweise, wie aus den sehr verschieden stark von Secret freien Zellen hervorgeht. In gleichem Stadium der Secretion befindliche Zellen liegen stets in größern Flächen zusammen. Die Zellen des Prostataganges hatten bei meinen sämtlichen Präparaten ihr Secret zum Teil, wenn auch streckenweise verschieden weit, entleert. — Bei sehr starker Vergrößerung sieht man übrigens auch in den Wimperzellen kleine Körnchen liegen, welche bei der sonst ähnlichen Eiweißdrüse (s. S. 441) größer und dunkler gefärbt sind.

Wie schon weiter oben geschildert, windet sich das muskulöse Vas deferens in mehreren Bogen zum Penis, indem es sich in seiner Mitte stark erweitert und nach dem distalen Ende zu wieder verjüngt. Vom Ursprung dieser Erweiterung ab ist das Vas deferens bis zu seinem Ende von einer Scheide, der kleinen Penisscheide, wie ich sie nennen will, umgeben; es zerfällt daher in 2 Abschnitte, denen ich die Namen Pars musculosa und Pars cirralis gebe: die letztere läuft samt der Scheide durch den Penis der Länge nach hindurch, über welchen sie noch ein wenig (0,01 mm) frei hervorstekt. Der konische Penis wird ebenfalls von einer weiten Scheide, der Penisscheide (Praeputium BERGH's), eingeschlossen, welche mit seinem hintern Ende so zusammenhängt, daß er in der Ruhelage ganz in sie zurückgezogen liegt.

Bis jetzt war vom Bau des Begattungsorgans bei Holohepatikern nur bekannt, daß der Penis mit einer weiten Scheide versehen ist; wie wenig diese Kenntnis aber genügt, die Funktion zu verstehen, geht schon aus den Bezeichnungen von BERGH (1879) (Glans für den Penis, Praeputium für dessen Scheide) hervor, welche durchaus nicht auf dieselben passen, wie aus meiner Beschreibung zu ersehen ist.

Der feinere Bau ist folgender: Die Pars muscosa besteht aus einfachem Wimperepithel, welches von einer Lage Ringmuskeln umkleidet wird, die distalwärts allmählich dicker wird. Diese Muskeln spalten sich am Anfang der kleinen Penisscheide in eine äußere dickere Schicht, die als Grundlage zum Aufbau der Scheidenwand dient, und in eine innere, das Vas deferens überkleidende (Fig. 12). Zwischen beiden liegt der Hohlraum unserer Scheide. In der Pars cirralis tritt wenig später eine allmählich dicker werdende Lage Längsmuskeln zwischen Epithel und Ringfasern hinzu. Da in der Mitte dieses Ganges, vom Ursprung der Scheide bis zum Anfang des Penis gerechnet, das Epithel und die Ringmuskeln aufhören, so wird das distale Ende nur von Längsmuskeln gebildet, die innen von einer dünnen Cuticula bedeckt sind. Vom Eintritt in den Penis ab ist die Pars cirralis innen mit sehr feinen geraden oder gebogenen Dornen versehen, die in der Cuticula festsitzen und nach hinten gerichtet sind. Sie stehen nach BERGH (1879), der sie zuerst beschrieben hat, in 16—18 Längsreihen, die bis zur äußern Mündung reichen. Die Scheide der Pars cirralis zeigt außer den Ringmuskeln von ihrem Ursprung an eine Längsmuskelschicht, die so gelegen ist, daß sie außen von einer dünnen, innen von einer dickern Lage Ringmuskeln umschlossen bleibt; letztere spaltet sich vor dem Eintritt in den Penis weiter in der Art, daß eine dicke Außen- und dünnere Innenscheide entsteht, welche durch Bindegewebsfäserchen miteinander in Verbindung stehen; sie werden sich daher einigermassen gegenseitig verschieben können. Kurz vor ihrem Ende verwachsen die beiden Scheiden wieder; an der Spitze des Vas deferens sind sie mit der Pars cirralis fest verbunden (Fig. 11 u. 12).

Der konische Penis wird von mächtiger Muskulatur gebildet, dessen einzelne Fasern vorwiegend ringförmige Anordnung haben (Fig. 31). Umkleidet sind dieselben von Wimperepithel, welches am Grunde des Penis unmittelbar in das ganz gleich gebaute Epithel seiner Scheide übergeht, an deren Außenseite sich spärliche Ring- und Längsmuskulatur befindet. An der Basis des Penis vermischt sich seine Muskulatur, welche nach hinten sehr bald und ohne Begrenzung endigt, mit der der Scheide. In das Epithel des Penis schlägt sich die Cuticula der Pars cirralis unmittelbar um, so daß der Gang an der Spitze des Penis festgewachsen ist, während seine Scheide, soweit sie sich im Penis befindet, mit den Muskeln desselben fest verbunden ist. Die Folge dieses Baues ist, daß das Vas deferens bei der Begattung nicht mit der Spitze vorgestoßen werden

kann, sondern nach außen umgestülpt wird, wie auch Abbildungen von BERGH (1879) dartun, wobei ein mehr oder weniger großes Stück der Pars musculosa in die kleine Penisscheide hineingezogen werden dürfte, diese sich also nach innen umstülpen muß (s. Fig. 12). Dies wird wahrscheinlich so erfolgen, daß durch Kontraktion der Längs- und Ringmuskeln die kleine Penisscheide den in ihrem Innern verlaufenden Gang umstülpt, während zu gleicher Zeit der Penis durch Kontraktion seiner Scheide vorgestoßen wird. Eine wie große Strecke des Ganges nach außen gelangt, läßt sich aus der Anatomie nicht schließen, vielleicht bis zu der Stelle, wo die Dornen beginnen; ebensowenig hat man ein Kriterium dafür, wie weit er in die Vagina des Partners hinaufgeschoben werden kann; doch da sein distales Ende aus Längsmuskeln besteht, die zweifellos im Präparat stark kontrahiert sind, so wäre es nicht ausgeschlossen, daß er bis in die Nähe der Bursa copulatrix oder gar bis in diese hinein getrieben wird.

Aus den Beschreibungen des Penis bei verwandten Arten und Familien ist leider nicht zu ersehen, ob bei der ganzen Gruppe das Organ nach diesem Typus gebaut ist oder ob sich bei ihr auch der sonst bei Schnecken vertretene Bauplan des fernrohrartig in die Ruhelage zurückgeschobenen Penis vorfindet.

Befruchtungskammer und Ductus receptaculo-uterinus.

Der Oviduct behält nach der Trennung vom Spermoviduct dessen Struktur bis zur Mündung in die Befruchtungskammer bei. Eigentümlich ist an ihm das Vorkommen sehr großer Zellen, die im Epithel liegen, doch so, daß dieses die Zellen vom Lumen abschließt, indem es dieselben innen dünn überkleidet. Die Zellen haben etwa die Größe reifer Eizellen, mit sehr dunklem Nuclens, der fast ganz von Chromatin erfüllt ist. Das sehr zarte Protoplasma zeigt deutliche wabige Anordnung, die ganze Zelle erscheint sehr hell (Fig. 22). Was die Zellen für eine Bedeutung haben, kann ich leider nicht sagen, zumal da ich sie nur bei einem erwachsenen Individuum gefunden habe. Gewisse Ähnlichkeit mit Ganglienzellen ist jedoch unverkennbar, wenn ich auch von ihnen abgehende Nervenfasern nicht habe nachweisen können.

Das stark bewimperte Epithel des Oviducts erstreckt sich ein wenig nach vorn und hinten in die Befruchtungskammer, welche ganz die Gestalt der Ampulle hat, hinein, von deren Epithel es gut unterschieden ist. Dieses ist nämlich bedeutend dünner als jenes

und legt sich in eine große Anzahl größerer und kleinerer Längsfalten, nur in der vordern Hälfte der Blase bildet es 2 große Quersfalten, die eine Art Taschen darstellen, in denen Sperma besonders reichlich angehäuft ist (Fig. 15 *bf*). Das Epithel der Befruchtungskammer ist außer seiner Zartheit noch dadurch charakterisiert, daß die Cilien in den Falten stets fehlen; auf denselben sind sie bei ältern Tieren spärlich, bei jungen regelmäßig gut erhalten (Fig. 23). Die Wimpern fallen also nach einiger Zeit aus. Bei den meisten Präparaten fand ich in der Befruchtungskammer reichlich Spermatozoen: auffallend ist an diesen ihre Lage, sie sitzen nämlich stets mit den Köpfchen am Epithel und zwar in den Falten, d. h. an den Stellen, wo die Wimpern fehlen. Von der Befruchtungskammer ist, soviel ich weiß, solches noch nicht bekannt, wohl aber hat BRÜEL (1904) beim Receptaculum mehrerer Ascoglossen, z. B. *Caliphylla*, dieselbe Eigentümlichkeit des Spermatozoen entdeckt. Bevorzugte Partien für die Spermatozoen waren an meinen Objekten die erwähnten Quertaschen, die Stellen, wo das kräftige Wimperepithel des Oviducts endigt, und das Hinterende der Blase. Ich fand sie immer in größerer Anzahl beisammen sitzen. — Eier, die wohl als Abortiveier anzusehen sind, lagen fast stets in ziemlicher Anzahl in der Befruchtungskammer. — Den übrigen Teil des Oviducts werde ich im folgenden Kapitel abhandeln.

Der sich von der Befruchtungskammer abzweigende Ductus receptaculo-uterinus ist zuerst wie diese gebaut und also auch leicht gefaltet. Er wird hier ebenso wie die Befruchtungskammer von schwacher Muskulatur umschlossen, welche von der Einmündung des Receptaculum seminis an eine dicke Schicht bildet, die in gleicher Stärke bis zur Bursa verbleibt, um von da ab allmählich dünner zu werden. Der Gang ist im Innern von einem Wimperepithel ausgekleidet, welches in der Vagina sich in kurze, aber ziemlich hohe Falten legt. Die auf denselben sitzenden Wimpern sind hier ungewöhnlich lang und dick, im obern Teil des Ganges dagegen viel zarter. Vor der Mündung der Vagina in das Atrium genitale schiebt sich eine sehr starke Ringmuskelschicht ein, die innen von dünnem Plattenepithel überkleidet wird; dieselbe dürfte dazu dienen, den eingeführten Penis des Partners bei der Begattung festzuhalten oder die Vagina gegen die Außenwelt abzuschließen (Fig. 24).

Die Bursa copulatrix und das Receptaculum seminis sind sich im Bau sehr ähnlich, denn sie bestehen beide aus dünnem Epithel, das bei jungen Tieren etwas gefaltet ist; bei erwachsenen sieht

man nichts mehr davon. Bei den letztern fehlen auch die bei jenen ganz gut erhaltenen Wimpern, die also nach einiger Zeit zu verschwinden scheinen. Eine schwache Ringmuskulatur umgibt die beiden Blasen; das Receptaculum seminis kann durch dieselbe gewiß ziemlich energisch zusammengedrückt, die Bursa copulatrix wohl nur oberflächlich verändert werden.

In der Bursa meiner Objekte lag meist Sperma, Gerinnsel, sowie wenige unreife Eier. Kürzere Zeit nach der Begattung befindet sich das Sperma natürlich noch in der Samenpatrone, die eine eiförmige Gestalt besitzt und stets im obern Ende der Bursa beobachtet wurde. Da die Samenpatrone etwa eine Länge von 1,4 mm bei 0,7—0,8 mm Breite und Tiefe hat, so füllt sie die Blase nur zum kleinen Teil aus. Das Sperma wird von der Secretöhülle sackartig eingeschlossen: im Innern der Patrone habe ich zwischen dem Sperma übrigens Secretkörnchen nicht nachweisen können. Später fällt die Patrone auseinander, und das Secret sammelt sich am Grunde der Bursa als Gerinnsel an, dem man jedoch vielfach deutlich die Herkunft ansieht. Das Receptaculum seminis, in dem ich, was beachtenswert ist, Secretkörnchen nicht beobachtet habe, war bei meinen Tieren stets strotzend mit Sperma angefüllt, das hier noch dichter lag als in der Samenpatrone; es ist regellos in der ganzen Blase zerstreut, ohne an besondern Stellen angehäuft zu sein. Über die physiologische Bedeutung dieser beiden Samenbehälter werde ich mich erst im Schlußkapitel äußern, nachdem der gesamte Oviduct behandelt ist.

Eiweißdrüse und Ductus albumino-vestibularis.

Die Eiweißdrüse, deren Lage zwischen Bursa copulatrix und Befruchtungskammer schon früher besprochen wurde, wird von einem dicken Drüsengang gebildet, der im allgemeinen so gestaltet ist, daß er die Form eines hinten offenen U besitzt. Die beiden Schenkel desselben liegen direkt übereinander und sind in ihrem Verlauf sehr stark gewunden. In den dorsalen mündet kurz hinter seiner Umbiegung in den ventralen der noch ganz wie die Befruchtungskammer gefaltete Oviduct (Fig. 4). Der Verbindungsgang zwischen der Eiweiß- und Nidamentaldrüse, dem ich um seiner mutmaßlichen Funktion willen den Namen Schalendrüse gebe, läuft vom Hinterrande des ventralen Schenkels der Eiweißdrüse ab und als beträchtlich dünnerer Gang zwischen ihr und der Befruchtungskammer nach vorn. Da dieser

Gang sich durch sein Äußeres und seine Histologie gut charakterisiert, so stellt er wahrscheinlich einen besondern Abschnitt des ganzen Oviducts dar; E. BOLOR (1886) hat übrigens in seiner kurzen Beschreibung des Geschlechtsapparats von *Doris tuberculata* sich auch des Namens „Schalendrüse“ bei Gängen bedient, die ihrer Lage nach mit dem eben geschilderten identisch sind, nur sind dieselben mehrfach gewunden, während er bei *Polycera* eine gerade Richtung einhält.

Histologisch ähnelt die Eiweißdrüse der Prostata durchaus, nur sind ihre Sekretkörnchen etwas größer und mit Hämatoxylin dunkler färbbar als bei dieser. Auch hier wird das Epithel von Drüsen- und von, im Vergleich zu denen der Prostata recht großen, Wimperzellen zusammengesetzt.

Die Zellen der Schalendrüse sind bedeutend kleiner als die der angrenzenden Drüsen, aber denen der Eiweißdrüse ähnlicher, da das Verhältnis von Breite und Höhe etwa ein gleiches ist wie bei diesen und der Kern nicht ganz nahe der Basis liegt. Ihr Inneres ist bei meinen Präparaten mit dunklem Protoplasmanetz erfüllt, dessen enge Maschen in der Nähe des Kerns hier und da spärlich Sekretkörnchen enthalten, die aber viel kleiner als bei der Eiweißdrüse und mit Safranin sehr stark, ähnlich denen der Schleimdrüse, färbbar waren. Auch bei der Schalendrüse wird das Epithel von Wimper- und Drüsenzellen gebildet. Die Zellen der Eiweiß- und Schleimdrüse gehen nicht allmählich in die des sie verbindenden Ganges über, sondern dessen Elemente treten unvermittelt in demselben auf.

Merkwürdigerweise geht von der Eiweißdrüse noch ein zweiter Kanal zur Nidamentaldrüse. Derselbe läuft vom ventralen Schenkel der Eiweißdrüse kurz hinter dessen Umbiegung in den dorsalen nach vorn und dorsalwärts. Er hat nur eine Länge von 0,15—0,20 mm und 0,1 mm Dicke und besteht aus einfachem Wimperepithel, welches im Innern etwas gefaltet ist (Fig. 4 und 5 s). In der mir vorliegenden Literatur findet sich nirgends eine Angabe dieses kurzen Ganges, weder bei *Polycera* noch einer verwandten Art; nur H. FISCHER (1891) berichtet in einer Publikation über eine neue Art der Gattung *Corambe*, daß die Eiweißdrüse bei derselben durch 2 Gänge mit der Schleimdrüse in Verbindung steht, die aber an derselben Stelle einmünden. Da jedoch in der Arbeit Genaueres nicht enthalten ist, so läßt sich nicht entscheiden, ob sich etwa seine Angaben mit meinem Befund vergleichen lassen. Jedenfalls ist durch die Auffindung dieses Ganges, dem ich den Namen *Ductus albumino-vestibularis* geben werde, die neue Tatsache fest-

gestellt, daß sich im Verlauf des Oviducts noch ein weiterer Gang, wenn auch nur eine Strecke weit, von demselben abspalten kann. Morphologisch ist damit zum erstenmal konstatiert, daß das Genitalsystem von *Polycera* nicht triaul ist, wie bislang angenommen wurde, sondern tetraul. Immerhin dürfte dieser Gang noch bei manchen verwandten Gattungen aufgefunden werden, hierfür spricht wenigstens der Bau des Oviducts von *Doris tuberculata*, welcher laut E. BOLOT'S Schilderung (1886) dem unserer *Polycera* durchaus gleichartig gestaltet scheint, so daß man annehmen kann, daß der betreffende Gang von genanntem Forscher nur übersehen worden ist. Der weitere Verlauf des Ganges wird im Anschluß an die Nidamentaldrüse geschildert.

Nidamentaldrüse und Vestibulum feminile.

Die Nidamentaldrüse hat eine recht eigentümliche Gestalt, die bis jetzt von keinem Forscher richtig erkannt worden ist. Sie bildet nämlich einen mächtigen Sack, der seiner ganzen Länge nach in dorsoventraler Richtung so zusammengedrückt ist, daß er aus zwei ganz verschiedenen Partien besteht. Die eine derselben stellt einen dicken Drüsengang dar, welcher als direkte Fortsetzung des Oviducts nach vorn und dorsalwärts, dann in langer Windung am Rücken des Tieres entlang nach hinten verläuft, umbiegt und an der rechten Seite nach vorn hinziehend, sich in das „Vestibulum feminile“ öffnet (Fig. 3 u. 5). Mit dem Namen „Vestibulum feminile“ bezeichne ich den „Schleimdrüsengang“ der Autoren, da er nicht die Ausmündung der Schleimdrüse allein, sondern des gesamten Oviducts darstellt, dessen vorletzter Abschnitt eben die Schleimdrüse ist. Das Vestibulum hat die Form eines seitlich abgeplatteten, sehr weiten Rohrs, das den erwähnten Drüsengang fortsetzt und in das Atrium genitale ganz nahe deren äußern Öffnung einmündet.

Der Drüsengang also bildet, wenn man ihn auf die Bauchfläche projiziert denkt, ein nach vorn offenes U, dessen linker Schenkel sich vorn ein Stück nach links zurückschlägt. Zwischen den Schenkeln spannt sich die andere, dorsoventral zusammengedrückte Partie der Drüse aus, die durch einen in der ganzen Länge des Drüsenganges verlaufenden Spalt mit dessen Lumen in kontinuierlichem Zusammenhang steht, so daß es etwa aussieht, als wolle sie ihn in seiner Lage festhalten. Da dieser Teil sich nicht nur äußerlich, sondern auch histologisch von dem ihn umziehenden Drüsengang unterscheidet, so werde ich ihn Pars conjunctiva nennen.

Die Entstehung dieser Drüsengestalt dürfte so zu erklären sein:

An dem ursprünglich geraden Wimpergang wurde die eine Hälfte *a* drüsig (Fig. A) und wölbte sich daher vor, während die andere *b*, die ihre ursprüngliche Beschaffenheit beibehielt, durch den kleinen Gang *c*, den *D. albumino-vestibularis*, gewissermaßen in ihrer frühern Lage festgehalten wurde (Fig. A). Je stärker sich nun der Halbgang *a* vorstülpte, um so mehr wurde Teil *b* in die Breite ausgezogen, so daß er bei unserer *Polycera*, wo *a* eine sehr beträchtliche Ausdehnung gewonnen hat, einen großen Hohlraum mit planparallelen Flächen bildet, der nur an der Vorderseite nicht vom Drüsengang be-

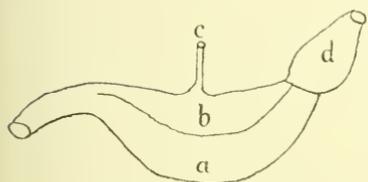


Fig. A.

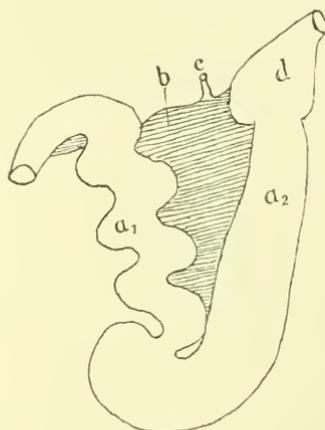


Fig. B.

grenzt ist (Fig. B). An der rechten Seite reicht die Partie *b* ziemlich bis in die Mitte des Vestibulum feminile *d* hinauf, während sie an der linken Seite, wo der Gang *a* nach links gekrümmt ist, die Biegung mitmacht.

Die beiden Schenkel (*a*₁ und *a*₂) des Drüsengangs zeigen noch eine verschiedene Ausbildung, indem *a*₁ einen länglich runden, in seinem Verlauf sehr stark gewundenen Gang darstellt, während *a*₂ sehr stark abgeplattet und ohne jede Windung ist. Ich werde daher zur bequemen Unterscheidung beider *a*₁ Pars convoluta, *a*₂ Pars constructa nennen.

Eigentümlich ist der Übergang dieser beiden Parteien ineinander. Der Gang *a*₁ mündet nämlich nicht dort in *a*₂ ein, wo die Pars conjunctiva endigt, wie man nach vorstehender Schilderung erwarten sollte, sondern eine Strecke weiter nach hinten, indem sich das nach links gebogene Hinterende von *a*₁ in den nach oben und links gekrümmten Gang *a*₂ öffnet. Der letzte Teil der beiden Gänge ist

daher nicht von der Pars conjunctiva begrenzt. Die Entstehung dieser Gestalt ist nur so zu erklären, daß sich das Hinterende von a_1 und a_2 selbständig vorgewölbt hat, wodurch die Pars conjunctiva ihre Ausdehnung beibehielt, die Einmündung der Drüsengänge ineinander dagegen nach hinten verschoben wurde (siehe Fig. 2 und Fig. B).

Der Verlauf des Drüsengangs in natürlicher Lage ist folgender: Kurz nachdem die Zellen der Nidamentaldrüse die der Schalendrüse abgelöst haben, verbindet sich der bis dahin freie Gang mit der Pars conjunctiva und läuft ventral der Eiweißdrüse dicht an derselben nach vorn; er biegt sich um das Vorderende derselben dorsalwärts herum und zieht, eng an deren Dorsalseite angelehnt, unter der Rückenmuskulatur des Tieres 2.5 mm entlang nach hinten, wobei er fortwährend kurze und sehr enge Windungen beschreibt (Fig. 3, 5 und 15—18). Um das Hinterende dieser Partie ist die Pars constructa in der aus Fig. 3 und 5 ersichtlichen Weise so herumgewickelt, daß ihre breite Fläche stets der Pars convoluta zugewandt bleibt. Vom caudalen Ende der Pars constructa, das ungefähr parallel und nahe der rechten Körperseite zu liegen kommt, ist die vordere Kante ein wenig nach links umgebogen (Fig. 6, 18 und 19); in diese mündet die Pars convoluta in die dorsale Ecke ein, während die Pars conjunctiva etwa in gleicher Höhe endigt. Die Folge dieses Baues dürfte sein, daß Produkte, die den Gang passieren, von der Pars convoluta aus zuerst ein Stück nach vorn, dann nach hinten und endlich wieder nach vorn getrieben werden. Von hier ab schmiegt sich die Pars constructa mit der breiten Fläche dicht an der rechten Körperseite entlang nach vorn zum Vestibulum feminile (Fig. 3).

Die Pars conjunctiva, welche zwischen den Drüsengängen verborgen liegt und nur am Vorderende der Nidamentaldrüse äußerlich etwas sichtbar ist, macht die Biegungen der Gänge natürlich entsprechend mit. Ihre Wände, die, wie schon erwähnt, einander parallel sind (Fig. 15, 16 und 18), stehen überall ungefähr gleich weit voneinander ab, nur dort, wo diese Partie mit dem Vestibulum feminile kommuniziert, erweitert sich ihr Lumen in der Nähe des Vestibulum ganz bedeutend (Fig. 16); hier, wo sie auch nicht vom Drüsengang vorn begrenzt ist, mündet der von der Eiweißdrüse nach oben und vorwärts steigende D. albumino-vestibularis, nahe dem vordern Rande der Pars conjunctiva und dicht am Vestibulum ein (Fig. 16 und 17). Seine Richtung ist derart, daß Stoffe, die ihn passieren, auf dem direktesten Wege durch das Vestibulum nach außen gelangen.

Das Vestibulum feminile, in welches der Drüsengang ventral einmündet, krümmt sich, denselben fortsetzend, ein wenig dorsalwärts, läuft an der rechten Körperseite entlang und mündet nahe der äußern Öffnung des Atrium genitale in dasselbe ein. Es bildet ein weites, seitlich abgeplattetes Rohr, dessen dünnes Wimperepithel einige Faltungen zeigt; in seinem hintern Drittel besteht das Vestibulum merkwürdigerweise aus mächtiger Muskulatur, dessen einzelne Fasern vorwiegend ringförmige Anordnung haben. Sie bilden in ihrer Gesamtheit ein sehr dickes, sich weit in das Innere des Vestibulum erstreckendes Rohr (Fig. 15, 16 und 18), welches durch sein ovales Lumen den Laich ins Freie treten läßt. Über diese Muskelmasse, die an der Höhlung des Vestibulums sehr viele kleine Falten aufweist, zieht sich innen das Epithel desselben hinweg, während sie gegen die Leibeshöhle hin ohne besondern Abschluß bleibt.

Von der Histologie der Nidamentaldrüse ist nicht viel zu sagen. Der Verband der Wimper- und Drüsenzellen ist ein gleicher wie bei den übrigen Drüsen, nur sind die letztern auf Querschnitten schmäler im Verhältnis zur Länge als jene; der mit Hämatoxylin sehr stark gefärbte Kern liegt sehr dicht an der Basis. Die Zellen werden durch in Wasser gelöste Farben wie Thionin und Safranin sehr bald überfärbt, schwellen dabei auf und lösen sich dann leicht vom Objektträger ab, während dies bei den in Alkohol gelösten Farben viel weniger der Fall ist. Das Plasmanetz in ihrem Innern ist viel enger als das der vorerwähnten Drüsen und daher auch die Sekretkörnchen weit kleiner als bei ihnen. Die Zellen der Pars convoluta unterscheiden sich von denen der Pars constructa nur dadurch, daß sie sich auf Schnitten etwas breiter und kürzer präsentieren als jene. Die Pars conjunctiva setzt sich dagegen nur aus einfachem Wimperepithel zusammen.

Ob die eben geschilderte Form der Nidamentaldrüse auch bei andern Dorididen wiederkehrt, ist aus der mir vorliegenden Literatur nicht ersichtlich, nur in einem Falle ist dies sehr wahrscheinlich, wenn ich die Angaben von E. BOLOT (1886) recht verstehe ¹⁾, welcher eine kurze Beschreibung des Oviducts von *Doris tuberculata* gibt, in der auch die beiden Gänge der Nidamentaldrüse und ihre äußern und histologischen Unterschiede kurz geschildert werden. Es ist daher

1) E. BOLOT, p. 731: „La glande [Schleimdrüse] est traversée par une lame conjonctive parallèle aux faces qui lui sert de soutien.“

nicht unmöglich, daß diese Drüsenform noch bei vielen Dorididen aufgefunden wird.

Schlußbetrachtungen.

a) Oviduct.

Wie aus der vorstehenden Beschreibung hervorgeht, nimmt die Nidamentaldrüse durch eigenartige Differenzierung aus einer einfachen Gangschleife ihre Entstehung. Sie bildet daher hier nicht, wie man bislang glaubte, eine besondere Anhangsdrüse des Oviducts, sondern ist ebenso wie die Eiweißdrüse nur ein Abschnitt desselben, den sie mit ihrem Drüsengang unmittelbar fortsetzt. Daß die Eier tatsächlich diesen letztern passieren, geht mit Sicherheit aus der Form des Laichbandes hervor, welches durchaus die zusammengedrückte Gestalt der Pars constructa besitzt. In die Pars conjunctiva werden die Eier aus dem Grunde nicht gelangen, weil die Höhlung derselben viel enger ist als das Lumen des Ganges und die Eier durch den sie einhüllenden Schleim zweifellos zusammengehalten werden. Die Eiablage dürfte in der Weise vor sich gehen, daß die durch den Spermoviduct gleitenden reifen Eier in der Befruchtungskammer befruchtet werden, aus deren Lage am Anfang des *D. receptaculo-uterinus* und kurz vor dem Übergang in die großen Drüsen zur Genüge hervorgeht, daß dieser Vorgang hier erfolgt. In den Drüsen werden die Eier zum Laichband zusammengekittet, und zwar empfangen sie in der Eiweißdrüse einen dünnen Eiweißüberzug, welcher in der Schalendrüse durch eine feine „Schale“ abgeschlossen wird; diesen Gang dürften die Eier seiner geringen Dicke wegen nur einzeln passieren. An den Abbildungen isolierter Eier (PELSENEER 1893) ist diese Schale zwar nicht sichtbar, dagegen gibt E. BOLOT, wie schon oben ausgeführt, an, daß die Eier in den zwischen Eiweiß- und Nidamentaldrüse liegenden Gängen eine dünne Schale erhalten. Seine Behauptungen basieren auf Beobachtung am lebenden Tier und sind um so wahrscheinlicher, als die Schalendrüse einen wohl unterschiedenen Abschnitt des Oviducts darstellt. In der Pars convoluta kleben die Eier zu langen Bändern zusammen, welche in die Pars constructa hinab fallen, wo sie zum Laichband vereinigt und mit dicker Schleimhülle umgeben werden.

Die Bedeutung der kräftigen Muskelröhre, durch die hindurch der Laich die Außenwelt erreicht, kann nicht fraglich sein, dieselbe

ist zweifellos als Ovipositor anzusprechen. Das Laichband von *Polycera* wird nämlich, nach ALDER u. HANCOCK (1845—55), hochkant auf irgend einer Unterlage, meist Seegewächsen, aufgeklebt; wenn es nun aus einer einfachen Öffnung glitte, wäre es nicht möglich, es in der kunstvollen Art zu befestigen, wie dies bei den Dorididen der Fall ist; seine Anordnung pflegt für die einzelnen Arten oder Gattungen charakteristisch zu sein. Wie nun aus Abbildungen von BERGH (1879) hervorgeht, wird das Vestibulum feminile (durch die schwache Muskulatur, die sich an seiner Außenseite befindet) aus dem Atrium genitale etwa so weit hervorgestülpt, daß der Ovipositor an der äußern Öffnung zu liegen kommt. Da hierbei seine längere Seite senkrecht zur Längsrichtung des Körpers gerichtet ist, so erklärt es sich, daß das Laichband stets auf der schmalen Kante ruht. Durch den Ovipositor ist das Tier in den Stand gesetzt, den Laich sorgsam auf der Unterlage zu befestigen und ihn langsamer oder schneller hinaus gleiten zu lassen. Die spiralförmige Gestalt des Laichbandes wird nach BERGH (1879) durch Bewegungen des Tieres bedingt, das zu diesem Zweck langsam im Kreise herum kriecht.

Bis jetzt ist, soviel ich weiß, von einem Ovipositor bei Nudi-branchien und bei Mollusken überhaupt noch nichts bekannt geworden. Ob ein solcher noch bei andern Dorididen vorkommt, läßt sich zur Zeit nicht mit Sicherheit sagen. BERGH (1879—83) gibt zwar stets von den Dorididen an, daß sich eine starke Falte im Schleimdrüsengang befindet, welche bei unserer *Polycera* wahrscheinlich den Ovipositor bedeutet, so daß es möglich ist, daß sie auch sonst nichts anderes darstellt, aber auch von den Sacoglossen berichtet derselbe Autor gleiches, bei denen in den spätern ausführlichern Bearbeitungen (PELSENER 1893, IHERING 1892, BRÜEL 1904) ein derartiges Gebilde nicht erwähnt wird. Man muß daher weitere Beobachtungen abwarten.

Zu erklären verbleibt vom Oviduct noch die Funktion des Ductus albumino-vestibularis. Leider vermag ich Sicheres über dieselbe nicht auszusagen. Aus der Tatsache, daß ich Sperma in dem Gang gefunden habe, das sich also auf dem Wege nach außen befand, muß man schließen, daß der Gang vielleicht den Zweck hat, unbrauchbares Sperma und Abortiveier auf dem direktesten Wege aus dem Körper zu befördern, ohne daß diese Stoffe die großen Drüsen zu passieren brauchen. Ist diese Ansicht, die ja ohne weiteres sehr plausibel erscheint, richtig, so würde sich dieser Gang seiner Funktion nach mit dem LAURER'schen Gang mancher Trematoden vergleichen lassen, der, soviel man weiß, auch dazu dient, nutzlose Stoffe zu

entfernen. Nach der Lage unseres Gangs könnte man auch daran denken, daß er noch eine Rolle bei der Eiablage spielt, denn da beim Laichen zweifellos das Vestibulum feminile bis an den Ovipositor umgestülpt wird, so kommt auch unser Gang nahe der ventralen Seite der Ovipositor-Mündung zu liegen, es wäre daher möglich, daß Eiweißsecret durch ihn auf den Körper fließt, wo das Laichband befestigt werden soll, jedoch ist dies aus dem Grunde nicht wahrscheinlich, weil Eiweiß vom Meerwasser nicht koaguliert wird; immerhin fällt dieser letzte Grund vielleicht weg, da wir ja die eigentliche Beschaffenheit des Eiweißsecrets nicht kennen.

b) Der Ductus receptaculo-uterinus.

Dem Ductus receptaculo-uterinus fällt die Aufgabe zu, den Samen des Partners zur Befruchtungskammer zu befördern und ihn bis zur Zeit der Befruchtung aufzubewahren. Der Gang ist bei *Polycera* und den verwandten Doridiern dadurch charakterisiert, daß ihm 3 Samenblasen anhängen. Genaue Beobachtungen über die Bedeutung derselben liegen zurzeit nicht vor, wohl aber ist durch die Arbeiten von MAZZARELLI (1893) und BRÜEL (1904) an mit 2 Blasen versehenen Opisthobranchiern deren Funktion festgestellt. Es fragt sich daher, welchen Blasen der Doridier die gleichen Gebilde dieser Tiere entsprechen. Für die Bursa copulatrix kann dies nicht zweifelhaft sein, da sie leicht daran zu erkennen ist, daß in ihr Spermapatronen enthalten sind; es sind analoge Organe, die hier denselben Namen führen. Über die spezielle Funktion der Bursa vermag ich Sicheres nicht auszusagen. Für das Receptaculum einiger Ascoglossen hat BRÜEL (1904) beschrieben, daß das in ihnen enthaltene Sperma stets mit den Köpfchen dicht am Epithel liegt, ein Merkmal, durch welches auch die Befruchtungskammer der Doridier gekennzeichnet ist.

Es liegt daher der Gedanke nahe, diese beiden Organe für analog zu erklären. Da es nach BRÜEL (1904) für viele mit 2 Blasen versehenen Tiere sicher ist, daß die Spermatozoen selbständig in das Receptaculum übertreten, so möchte man gleiches für die Doridier annehmen; es würde also das Sperma, durch einen gewissen Reiz des Epithels angezogen, in die Befruchtungskammer einwandern. Bei einem meiner Objekte saßen die Spermatozoen z. T. in der stark zerfallenen Secrethülle der Spermapatrone, z. T. hatten sie schon die Freiheit gewonnen und schienen sich den Gang aufwärts zur Befruchtungskammer resp. dem Receptaculum zu bewegen; eine Be-

obachtung, die gewiß dafür spricht, daß das Sperma die Secrethülle durchbohrt und selbständig weiter wandert; sämtliches Secret bleibt daher in der Bursa zurück. Die Bedeutung der zahlreichen Eier (Abortiveier?), die sich fast regelmäßig in der Befruchtungskammer vorfinden, vermag ich nicht zu erklären.

Offen bleibt dabei die Funktion des sog. Receptaculum der Doridier. Theoretisch lassen sich zwei Möglichkeiten denken: entweder stammt das in dieser Blase enthaltene Sperma auch aus der Bursa, oder es dient der Selbstbefruchtung. Welche Ansicht die richtige ist, muß weitem Forschungen vorbehalten bleiben; anführen möchte ich nur kurz meine über das Receptaculum gemachten Beobachtungen, da sie vielleicht für spätere Forschungen von Interesse sein können: 1. Das Sperma lagert regellos in demselben. 2. Es sitzt stets weit dichter als in der Spermapatrone. 3. Enthielt das Receptaculum Sperma, so war dies auch stets bei der Befruchtungskammer der Fall. 4. Bei einem jungen Exemplar fand ich in der Bursa eine Spermapatrone, dagegen fehlte Sperma in Receptaculum und Befruchtungskammer. 5. Secret und Abortiveier fehlen stets im Receptaculum.

Literaturverzeichnis.

- 1845—55. ALDER and HANCOCK, A monograph of the British Nudi-branchiate Mollusca, London.
1865. HANCOCK, On the anatomy of *Doriopsis*, in: *Trans. Linn. Soc. London*, p. 195.
1865. MEYER und MÖBIUS, Die Fauna der Kieler Bucht, V. 1, Opisthobranchia.
- 1870—92. BERGH, R., Malakologische Untersuchungen, in: *SEMPER, Reisen im Archipel der Philippinen*, II, 1.
- 1870—88. —, Beiträge zur Kenntnis der Aeolidiaden, in: *Verh. zool. bot. Ges. Wien*.
- 1879, 1880, 1883. —, Beiträge zu einer Monographie der Polyceraden, I, II, III, *ibid*.
- 1885, 1888, 1901. VAYSSIÈRE, A., Recherches zool. et anat. sur les Mollusques Opisthobranches du Golfe de Marseille, in: *Ann. Mus. Hist. nat. Marseille*, partie 1, 2, 3.
1886. BOLOT, E., Sur la ponte des Doris, in: *CR. Acad. Sc. Paris*, p. 829—831.
1887. v. IHERING, H., Giebt es Orthoneuren? in: *Z. wiss. Zool.*, V. 45.
1889. MAZZARELLI, G., Intorno all' anatomia dell' apparato riproduttore delle Aplysiidae del Golfo di Napoli, in: *Zool. Anz.*, Jg. 12, p. 330.
1890. —, Sull valore fisiologico della vescicola di SWAMMERDAM delle Aplysiidae, *ibid.*, Jg. 13, p. 391.
1890. BERGH, R., Die eladohepatischen Nudibranchien, in: *Zool. Jahrb.*, V. 5, Syst.
1891. FISCHER, H., Recherches anat. sur un Mollusque nudibranche appartenant au genre *Corambe*, in: *Bull. sc. France Belg.*, V. 23.
1892. BERGH, R., Die cryptobranchiaten Dorididen, in: *Zool. Jahrb.*, V. 6, Syst.
1892. v. IHERING, H., Zur Kenntniss der Sacoglossen, in: *Nova Acta Acad. Leop.*, V. 58.
1893. PELSENEER, G., Recherches sur divers Opisthobranches, in: *Mém. cour. Mém. Savants étrang. Belgique*, V. 53.
1893. MAZZARELLI, G., Monografia delle Aplysiidae del Golfo di Napoli, in: *Mem. matt. e fisic. Soc. Ital. Sc. Napoli* (3), V. 9.
1904. BRÜEL, L., Über die Geschlechts- und Verdauungsorgane von *Caliphylla mediterranea* COSTA: ihr morphologischer Wert und ihre physiologische Leistung, Habilitationsschrift Halle a. S.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel 25.

Fig. 1. Das Genitalsystem von *Polycera quadrilineata* in natürlicher Lage, dorsal gesehen, nur Spermoviduct und Prostatagang etwas nach rechts verschoben. *sp* Spermoviduct, *asp* Ampulle desselben, *prv* prostatischer, *mcv* muskulöser Teil des Vas deferens, *prd* Prostatadrüse, *p* Penis, *at* Atrium genitale, *v* Vagina, *reu* Receptaculo-uterinus, *bu* Bursa copulatrix, *rs* Receptaculum seminis, *ov* Oviduct, *bf* Befruchtungskammer, *vf* Vestibulum feminile. 20 : 1.

Fig. 2. Das Genitalsystem auseinander gebreitet. Bezeichnungen wie bei vor. Figur, außerdem *ei* Eiweißdrüse, *s* Schalendrüse, *n* Nidamentaldrüse, *conv* Pars convoluta derselben, *conj* Pars conjunctiva, *cons* Pars constructa, *alv* Ductus albumino-vestibularis. 11 : 1.

Fig. 3. Nidamentaldrüse dorsal gesehen. *conv* Pars convoluta, *conj* Pars conjunctiva, *cons* Pars constructa, *vf* Vestibulum feminile. 22 : 1.

Fig. 4. Eiweißdrüse von der rechten Seite gesehen. *s* Schalendrüse, *ei* Eiweißdrüse, *alv* Ductus albumino-vestibularis. 20 : 1.

Fig. 5. Nidamentaldrüse von der linken Seite gesehen, Bezeichnung wie bei Fig. 3. 20 : 1.

Fig. 6. Hinterende der Nidamentaldrüse von der rechten Seite gesehen, um die Einmündung der Pars convoluta (*conv*) in die Pars constructa (*cons*) zu zeigen. 20 : 1.

Fig. 7. Zellen aus dem Prostatagang. Drüsenzellen z. T. entleert. ZEISS $\frac{1}{12}$ Imm. Oc. 2.

Fig. 8. Zellen aus der Prostatadrüse; Drüsenzellen noch nicht ganz in Secretion begriffen. ZEISS $\frac{1}{12}$ Imm. Oc. 2.

Fig. 9. Zellen aus der Prostatadrüse; Drüsenzellen fast ganz frei von Sekretkörnchen. Vergr. wie vor. Fig.

Tafel 26.

Fig. 10. Querschnitt durch den vordersten Teil der Prostatadrüse. *prv* prostatischer Teil des Vas deferens, *h* Höhlung, von der Drüse und dem muskulösen Vas deferens gebildet. ZEISS C. Oc. 2.

Fig. 11. Querschnitt durch die Mitte des Penis. *s* Penisscheide, *rd* Vas deferens von den beiden Ringen der kleinen Penisscheide umgeben, *bu* Bulbus des Penis. ZEISS C. Oc. 2.

Fig. 12. Schema des Penis. *p* Penis, *ps* Penisscheide, *kps* kleine Penisscheide, *rd* Vas deferens. 35:1.

Fig. 13. Querschnitt durch die Ampulle des Spermoviducts, um die Epithelleisten zu zeigen. ZEISS C. Oc. 2.

Fig. 14. Querschnitt durch die Vagina vor der Ausmündung. *m* Ringmuskulatur, *at* Atrium genitale, *v* Vagina. ZEISS C. Oc. 2.

Fig. 15. Querschnitt durch den vordersten Teil der Nidamentaldrüse. *conv* Pars convoluta, *cons* Pars constructa, *conj* Pars conjunctiva der Nidamentaldrüse, *vf* Vestibulum feminile, *o* Ovipositor, *bf* Befruchtungskammer, *ov* Oviduct, *sp* Spermoviduct, *1, 2, 3, 4* erste bis vierte Windung des prostatischen Vas deferens, *prd* Prostatadrüse, *bu* Bursa copulatrix mit Spermatrone. ZEISS A. Oc. 2.

Fig. 16. Querschnitt durch die Nidamentaldrüse etwas weiter nach hinten. Bezeichnung wie vor. Figur, außerdem *s* Schalendrüse, *alv* Ductus albumino-vestibularis. ZEISS A. Oc. 2.

Fig. 17. Querschnitt durch einen Teil der Pars conjunctiva, um die Mündung des Ductus albumino-vestibularis *alv* zu zeigen. 40 μ hinter vor. Figur. Bezeichnung ebenso. ZEISS A. Oc. 2.

Fig. 18. Querschnitt ein wenig hinter vor. Figur. *ei* Eiweißdrüse. ZEISS A. Oc. 2.

Fig. 19. Querschnitt durch die der Nidamentaldrüse kurz vor dem Ende der Pars convoluta (hinter voriger Figur). Bezeichnung wie vor. Figuren. ZEISS A. Oc. 2.

Fig. 20. Querschnitt in der Höhe der Einmündung der Pars convoluta in die Pars constructa. Bezeichnung wie vor. Fig. ZEISS A. Oc. 2.

Fig. 21. Querschnitt durch die Eiweißdrüse *ei*, dort, wo der Ductus albumino-vestibularis *alv* abgeht. *ov* Oviduct, *s* Schalendrüse. ZEISS A. Oc. 2.

Fig. 22. Querschnitt durch den Oviduct kurz nach dessen Trennung vom Spermoviduct, um die großen Zellen zu zeigen. ZEISS E. Oc. 2.

Fig. 23. Querschnitt durch die Befruchtungskammer, mit einer großen Querfalte *q*; links unten ein Ei. ZEISS C. Oc. 2.

*Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.*

Über den Bau der Hydrachnidenaugen.

Von

Dr. P. Lang.

(Aus dem Zoologischen Institut in Tübingen.)

Mit Tafel 27-28 und 3 Abbildungen im Text.

Wiederholt wurden in letzter Zeit die Sehorgane der Arachniden untersucht; zumeist betraf dies jedoch die Augen der echten Spinnen, Skorpione und Phalangiden. Den Milben wurde in dieser Hinsicht weniger Aufmerksamkeit geschenkt. Was über die Sehorgane dieser Tierklasse bis jetzt bekannt geworden ist, diente hauptsächlich zur Festsetzung der systematischen Stellung derselben, und so wurden meist nur äußerliche Merkmale, wie Lage und Stellung der Augen zueinander sowie Größenverhältnisse derselben, beobachtet. Infolge ihrer geringen Größe wurden die Hydrachnidenaugen lange übersehen, und so erwähnen ROESEL VON ROSENHOF und JOH. J. SVAMMERDAM bei ihren Hydrachnidenbeschreibungen nichts von Augen oder andern lichtempfindlichen Organen. Auch J. L. FRISCH „konnte ihre Augen mit keinerlei Glas entdecken, und musste doch schliessen, daß sie sehen; da, wenn er subtiles Mehl gleichsam körnleinweis auf das Wasser streute, so kamen sie aus dem Moose heraus und fiengen die herabfallenden Mehlpartikelchen auf“. Dagegen versuchte schon J. C. MÜLLER die Wassermilben nach der Zahl ihrer Augen einzuteilen und zwar in 3 Gruppen:

- a) Oculis binis
- b) „ quatuor
- c) „ sex.

Allerdings ist es infolge mangelhafter Beschreibung und Abbildung schwer, die Identität mit den heute unterschiedenen Arten nachzuweisen. Auch bringt er bei jeder Art eine kurze Angabe der Lage und Größe der Augen. Spätere Forscher, P. LATREILLE, C. L. KOCH, E. CLAPARÈDE, ließen es meist bei diesen Angaben über die Augen bewenden. P. KRAMER ist es, der uns in seinen Beiträgen zur Naturgeschichte der Hydrachniden auch einige wichtige Aufschlüsse über den Bau der Augen nebst einigen hierauf bezüglichen Abbildungen gibt.

Finden sich wohl auch infolge der mangelhaften Untersuchungsmethoden und Instrumente Irrtümer verschiedener Art in seinen Abhandlungen, so hat er doch besonders hinsichtlich der Art der Bewegung der Augen vollkommen zutreffende Vermutungen geäußert.

Am meisten haben sich mit den Sehorganen der Wassermilben G. HALLER und R. v. SCHAUB beschäftigt. Besonders ersterer legt in seinem Werk „Die Hydrachniden der Schweiz“ so großen Wert auf die Stellung der Augen, daß er es versucht hat, eine Systematik der Hydrachniden nach der Lage der Augen und sonstigem Verhalten derselben aufzustellen. Er teilt dieselben in *Lateroculatae* und *Medioculatae* ein. Nachdem jedoch die Zahl der bekannten Arten sich immer mehr erweitert hat und obige Bedingungen von HALLER'S Systematik nicht mehr auf alle anzuwenden sind, bietet dieselbe nur mehr historisches Interesse. Immerhin ist er der Erste, welcher seine besondere Aufmerksamkeit auf die Augen gerichtet hat und hierbei uns mit mancher Eigentümlichkeit derselben, wie der sog. „Augenbrille“ der Eylainen und dem „hackenförmigen“ Fortsatz an der Linse von *Diplodontus despiciens* bekannt gemacht hat.

R. v. SCHAUB, welcher ebenfalls in seiner Anatomie von *Hydrodroma dispar* das Auge berücksichtigt und auf die Sehorgane anderer Hydrachniden eingeht, gibt die erste und, abgesehen von einigen Irrtümern, die genaueste Darstellung derselben. Allerdings beschreibt er uns nur den gröbsten Bau derselben und läßt uns namentlich hinsichtlich der percipierenden Elemente des Auges völlig im Stich. Es war daher angebracht, die Sehorgane der Hydrachniden einer genauern Untersuchung zu unterwerfen. Zu diesem Zweck schlug mir Herr Prof. Dr. BLOCHMANN obiges Thema vor. Die Ergebnisse dieser Untersuchungen, die ich im Laufe des Wintersemesters 1902/03

und Sommersemesters 1903 im Zoologischen Institut zu Tübingen ausführte, sind in dieser Arbeit niedergelegt.

Untersuchungsmethode.

Das den Untersuchungen zu Grunde liegende Material stammt in der Hauptsache aus Tümpeln in der näheren und weiteren Umgebung Tübingens, wobei mir besonders die Blaulach, ein stehendes Gewässer bei Kirchentellinsfurt, reiche Ausbeute lieferte, und aus einigen stehenden Gewässern in der Nähe Stuttgarts. Die untersuchten Arten gehören den verschiedensten Familien der Hydrachniden an; die Untersuchungen wurden teils am lebenden, teils am konservierten Material vorgenommen. Das lebende Tier wurde besonders auf die Art der Bewegung der Augen, ihre Stellung zueinander sowie ihre Pigmentverhältnisse hin beobachtet; auch wurden Macerationspräparate angefertigt. Konserviert wurde hauptsächlich in Sublimatessigsäure (siehe LEE-MAYER, p. 46) und in ZENKER'scher Flüssigkeit (siehe LEE-MAYER, p. 48), beides mit gleich gutem Erfolg.

Um ein besseres Eindringen der Reagentien zu ermöglichen, wurde den Objekten der Hinterleib abgeschnitten oder wenigstens angestochen. Das konservierte Material wurde teils zu Total-, teils zu Mikrotomschnittpräparaten verwendet. Letztere machten besondere Schwierigkeiten wegen der Härte der Körpercuticula, und es mußten verschiedene Einbettungsverfahren angewendet werden. Wegen der Kleinheit der Objekte schlugen Mittel wie Wegschneiden oder Abpräparieren der Linse (nach dem Vorgang HESSE's, 1901) fehl.

Für Arten mit weichhäutigem Panzer, wie *Diptodontus despiciens*, wählte ich die Einbettung in Celloidin-Paraffin unter Verwendung von Toluol in der von FIELD u. MARTIN angegebenen Weise (LEE-MAYER, p. 117) an; so konnte ich Übersichtsbilder von $7,5 \mu$ Dicke erhalten; größere Schwierigkeiten machten die Species mit harter Cuticula, wie *Limnesia* und *Curvipes*. Hier bettete ich nach dem Vorschlag von Herrn Prof. Dr. BLOCHMANN zuerst in Collodium elasticum ein, welches sich wegen des Gehalts an Ricinusöl und Terpentin besser als gewöhnliches Celloidin eignet, schnitt die Objekte in möglichst kleine Quader und bettete sie nochmals in der gewöhnlichen Weise in Paraffin ein; so erhielt ich auch hier Schnitte von 5μ Dicke. Bei *Curvipes carneus* gelang es mir, die Augen einzeln zu isolieren und so in Paraffin einzubetten, und zwar am leichtesten ließ sich der Panzer ablösen, wenn das Tier nach der

Konservierung in 30—50proz. Alkohol gelegen hatte. So konnte ich 3—5 μ dicke Schnitte erhalten.

Wo es nicht anders ging, wurde in der üblichen Weise in Celloidin eingebettet und mit Glycerin-Alkohol gehärtet (s. STÖHR, p. 421).

Die mit Wasser aufgeklebten Schnitte wurden meist mit einem dünnen Photoxylinüberguß versehen, um das Fortschwemmen von Cuticularteilen zu verhindern. Gefärbt wurde in der üblichen Weise mit Eosin-Hämatoxylin (nach DELAFIELD) oder mit Eisenhämatoxylin (nach HEIDENHAIN). Viel zu schaffen machte die Entfernung des Pigments. Während dasselbe bei manchen Arten, wie *Diplodontus* und *Limnesia*, schon durch verhältnismäßig schwachen Alkohol ausgezogen wurde, mußte bei andern die GRENACHER'sche (s. LEE-MAYER, p. 291) und die JANDER'sche (s. LEE-MAYER, p. 291) Entpigmentierungsflüssigkeit angewandt werden. Letztere namentlich wirkte sicher, wenn auch langsam (3—4 Tage).

Stellung der Augen zueinander.

Wohl in keiner der Arthropoden-Gruppen herrscht solche Verschiedenheit in der Stellung der Augen zueinander wie bei den Hydrachniden.

Was zunächst die Zahl der Augen betrifft, so kommen dieselben, mit Ausnahme des Genus *Hydrodroma*, in der Vierzahl vor.

Bei genauerer Untersuchung können wir die Hydrachniden ihren Sehorganen nach in 2 Gruppen unterbringen, welche sich durch folgende durchgreifende Verschiedenheit des Verhältnisses der Linse zur umgebenden Körpercuticula bemerkbar machen. Bei der einen Gruppe bildet die Linse, wie bei den meisten Arthropoden, die direkte verdickte Fortsetzung der Cuticula, während bei der andern die Linse samt Augenbulbus vollständig nach innen von der Cuticula, durch einen beträchtlichen Zwischenraum von derselben getrennt, in das Bindegewebe eingebettet liegt.

Innerhalb der beiden Gruppen können nun verschiedene Modifikationen sich vorfinden, wie die Vereinigung der beiden Augen einer Seite zu einem Doppelaug. Dieselben lassen sich am besten an schematischen Figuren erklären. Da der 2. Gruppe, wo das Auge samt Linse in das Körperinnere verlagert ist, die meisten Hydrachniden angehören, so werde ich dieselbe zuerst behandeln. Wir wollen dieselbe nach einem ihrer Vertreter, *Curvipes carneus*, die *Curvipes*-Gruppe kurz nennen, während die andere nach ihrem Ver-

treter *Diplodontus despiciens* die *Diplodontus*-Gruppe genannt werden soll. Fig. A, a—c zeigt uns Vertreter der *Curvipes*-Gruppe; Fig. A, d—f solche der *Diplodontus*-Gruppe.

Fig. A, a schildert uns die Verhältnisse, wie sie bei dem Genus *Limnesia* liegen. Wir haben hier jederseits 2 getrennte Augen, deren Linsen und stark pigmentierten Augenbulbus man sehr deut-

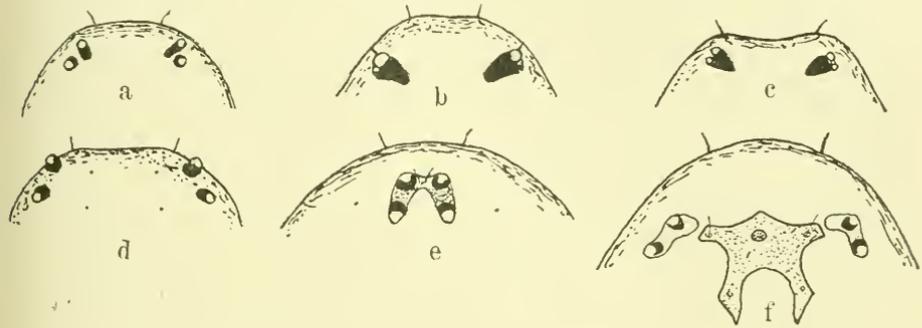


Fig. A.

Abbildung des Vorderkörpers einiger Hydrachniden, um die Stellung und Lage der Augen zueinander zu demonstrieren.

a, b, c Augen völlig innerhalb der Cuticula gelegen. d, e, f Linse direkte Verdickung der Cuticula.

a *Limnesia undulata*. Augen jederseits völlig voneinander getrennt. b *Curvipes carneus*. Augen einer Seite zu einem Doppelauge vereinigt. c *Hygrobates longipalpis*. Augen ebenfalls zu Doppelaugen vereinigt. d *Diplodontus despiciens*. Augen jederseits getrennt. e *Eylais extendens*. Alle 4 Augen auf einer sog. „Brille“ vereinigt. f Angehöriger des Genus *Hydrodroma*. Die beiden Augen einer Seite in einer Chitinkapsel eingelagert. Im Rückenschild befindet sich ein ♂, rudimentäres Auge.

lich durch den Panzer hindurch schimmern sieht. Die beiden vordern Augen sind beweglich und größer als die hintern. Die Sehachsen derselben bilden ungefähr einen rechten Winkel und verlaufen im Ruhezustande in horizontaler Richtung. Die hintern kleinern Augen sind nach oben und etwas nach hinten gerichtet und unbeweglich; hierher gehören Vertreter der Genera *Limnesia* und *Piona*.

In Fig. A, b u. c sind nun die beiden Augen einer Seite zu einem beweglichen Doppelauge vereinigt; Fig. A, c, Genus *Hygrobates* und *Arremurus*, zeigt, daß die beiden Linsen des Doppelauges durch eine chitinöse Brücke miteinander verbunden sind, während *Curvipes*, der in Fig. A, b dargestellt ist, außerdem noch eine chitinöse Verbindung der Linse mit der Körpercunicula besitzt. Hierauf werde ich später näher eingehen. Jedes der beiden Doppelaugen setzt sich aus einem

größern nach vorn und einem kleinern nach oben und seitwärts gerichteten Sehkörper zusammen, deren verschieden große Pigmentkörper miteinander verschmolzen zu sein scheinen.

Sehen wir uns nun in der *Diplodontus*-Gruppe um, so finden wir auch hier eine Art mit beiderseits völlig getrennten Augen, *Diplodontus despiciens*.

(Fig. A, d.) Wie bei *Limnesia* haben wir 2 nach vorn gerichtete bewegliche größere Sehkörper, während die kleinern hintern unbeweglich, nach oben und hinten gerichtet sind. Bei *Hydrodroma* (Fig. A, f) sind die 2 Augen einer Seite in eine Chitinkapsel eingeschlossen, während in der Mitte des zwischen den beiden Augenkapseln befindlichen Rückenschildes ein fünftes unpaares pigmentiertes Sinnesorgan, welches bis jetzt ebenfalls als Auge betrachtet wurde, sich vorfindet. Noch näher beisammen liegen die Augen von *Eylais extendens* (Fig. A, e), wo sämtliche 4 Augen auf der sogenannten „Augenbrille“ vereinigt sind. Die Augen von *Hydrodroma* und *Eylais* haben infolge der starren Chitinkapseln ihre Beweglichkeit natürlich eingebüßt.

Von jeder der beiden Hauptgruppen wurde ein geeigneter Vertreter, für dessen Auswahl Größe der Augen, leichte Untersuchungsweise und Häufigkeit des Vorkommens maßgebend waren, möglichst genau untersucht. Dies traf zu bei *Curvipes carneus* der *Curvipes*-Gruppe und *Diplodontus despiciens* der *Diplodontus*-Gruppe, wobei jedoch die übrigen Arten so gut als möglich berücksichtigt wurden.

Anmerkung: Die Bestimmung der einzelnen Species geschah mit Hilfe von PIERSIG'S Werk: „Die Hydrachniden Deutschlands“.

Nur bei *Hydrodroma* bin ich im Zweifel, ob diese Art mit einer der bis jetzt beschriebenen identisch ist, oder ob wir hier nicht eine neue, noch unbekannte Art vor uns haben. Dieselbe stammt aus der Blaulach und wurde nur in 2 Exemplaren erhalten. Leider versäumte ich es, außer der purpurroten Färbung und der auffallend starken Behaarung der Extremitäten sonstige bemerkenswerte Merkmale im Körperbau zu konstatieren; aber auch die Form des Rückenschildes allein, welche deutlicher durch eine Abbildung (s. Fig. 1, *RSch*) als durch eine weitläufige Beschreibung erklärt werden kann, stimmt mit keiner der bis jetzt beschriebenen Arten überein.

Am ehesten gleicht er noch dem von *Hydrodroma dispar*, nur daß die mittlere der 3 vordern Ecken spitz zuläuft, während sie bei *Hydrodroma dispar* abgerundet ist. Zudem fand ich, daß das 5. unpaare dorsale „Auge“ des Rückenschildes, das bei andern *Hydro-*

droma-Arten (bei PIERSIG auch *Hydriphantes* genannt) 7 Pigmentzellen enthält, bei der vorliegenden Form deren 9 enthielt (siehe Fig. 2 Pz). Es wird diese Art im Folgenden kurz *Hydrodroma* genannt werden.

Orientierung über den größern Bau der Augen.

Schon SCHAUB vermutete im Bau der Hydrachnidenaugen, obwohl er allerdings nur die größern Verhältnisse berücksichtigt und auf die percipierenden Elemente gar nicht eingeht, eine gleichartige Zusammensetzung der daran teilnehmenden Bestandteile, indem er schreibt: „Der feinere Bau der Augen zeigt überall denselben Grundtypus und reduzieren sich die Unterschiede lediglich auf die Gestaltung der zur Linse umgewandelten chitinösen Hautteile, sowie auf die gegenseitige Gruppierung der Augen.“ Dies gilt aber nicht nur für die Vertreter der *Diplodontus*-Gruppe, welche SCHAUB nach seiner Darstellung meint, sondern auch für die der *Curvipes*-Gruppe, wo die Linse nicht als „umgewandelter Teil der allgemeinen Chitiumbedeckung“ erscheint.

Jedes Auge, vorderes wie hinteres, besitzt eine Linse, welche als dioptrischer Apparat funktioniert; an sie schließt sich direkt, ohne daß ein Glaskörper in seiner gewöhnlichen Bedeutung vorhanden wäre, der nervöse Teil, die Retina, an; eine „präretinale“ Membran im Sinne GRABER'S, wie sie z. B. PURCELL bei den Phalangiden beschreibt, fehlt hiernach vollständig.

Proximal verlängern sich die Retinazellen zu Nervenfasern, die sich zum Nervus opticus vereinigen; die beiden Sehnerven einer Seite verschmelzen und ziehen zusammen zum Oberschlundganglion. Die Oberfläche des Augenbulbus ist stets von einer hypodermalen Hülle, der Periretinalmembran MARK'S (*peri M.*), umgeben. In den Fällen, wo die Augen einer Seite zu sogenannten Doppelaugen vereinigt sind, wie bei *Curvipes*, *Arrenurus* und *Hygrobates*, umfaßt diese Membran beide Retinae samt den Nervenfaserschichten, ohne zwischen dieselben einzudringen, so daß die periretinale Membran beider Augen eine Kapsel, die Retinalkapsel MARK'S, bildet. Auf die Unterschiede bei den einzelnen Arten werde ich in den betreffenden Abschnitten eingehen.

Linse und angrenzende Cuticula.

Besonders dieser Abschnitt bietet uns ganz merkwürdige Verhältnisse, wie sie bisher wohl nirgends im Tierreich angetroffen worden sind.

Wie schon oben erwähnt, besteht ein Hauptunterschied der verschiedenen Hydrachnidenaugen darin, daß bei der *Curvipes*-Gruppe das Auge samt der Linse vollständig nach innen vor der Körpercuticula liegt, von derselben durch einen beträchtlichen Zwischenraum getrennt, während bei der *Diplodontus*-Gruppe die Linse, wie bei den übrigen Arthropoden, der verdickte, durchsichtig gewordene Teil der chitinösen Cuticula ist. Meiner Ansicht nach ist dieser Punkt bei den bisherigen Untersuchungen nicht genügend berücksichtigt worden. So macht HALLER gar keinen Unterschied, ob die Linse direkt an die Cuticula anstößt oder ob sie innerhalb, getrennt von derselben, liegt.

Allerdings unterläßt er es nicht, auf die eigenartigen Linsenverhältnisse der Hydrachnidenaugen hinzuweisen, indem er von denselben schreibt:

„Immerhin bewahren sie sich einen eignen Typus dadurch, daß sie von einer doppelt durchbrochenen Chitinplatte, der von mir sogenannten „Brille“ umgeben sind.“ HALLER scheint hier in erster Linie *Eylais* im Auge gehabt zu haben. Aber auch hier kommt, wie schon SCHAUB festgestellt hat, keine derartige Durchbrechung der Chitinplatte vor, sondern es zeigt sich im Gegenteil die Linse als Chitinverdickung, die direkt wieder in die Chitinplatte übergeht. Auch SCHAUB, der darauf hinweist, daß die Verhältnisse, wo das Auge samt Linse völlig innerhalb der Cuticula liegt, bei den Hydrachniden die herrschenden sind, unterläßt es, auf diesen Punkt unsere besondere Aufmerksamkeit zu lenken.

Innerhalb der beiden oben unterschiedenen Hauptgruppen kommen wieder Verschiedenheiten in den Linsenformen vor. Ausgehend von der Ansicht, daß es das ursprünglichere ist, daß beide Augen einer Seite völlig voneinander getrennt sind, wenden wir uns zuerst zu *Limnesia undulata*, einem Vertreter der *Curvipes*-Gruppe. Isolieren wir die Linsen beider Augen einer Seite, welche durch einen beträchtlichen Zwischenraum von der Körpercuticula getrennt sind und keinerlei direkte chitinöse Verbindung mit derselben zeigen, so fällt uns in erster Linie der Größenunterschied auf, welcher bei allen

Hydrachniden mehr oder weniger vorhanden ist (Fig. B, a, *L. l*). Die Linse des vordern Auges ist immer größer als die des hintern.

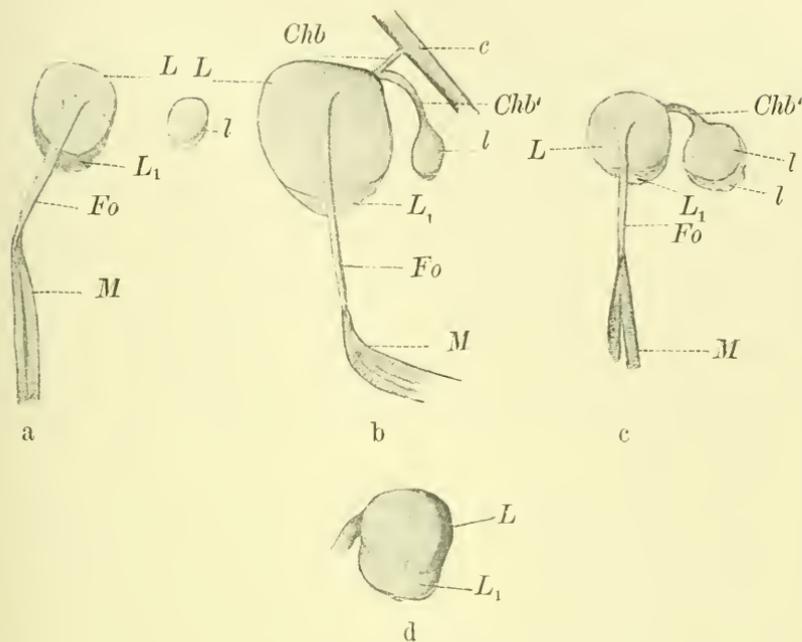


Fig. B.

- | | | |
|---|--|--------------------------|
| a | Linienverhältnisse von <i>Limnesia</i> | } (etwas schematisiert). |
| b | „ „ <i>Curvipes</i> | |
| c | „ „ <i>Hygrobatas</i> | |
| d | „ des vordern Auges von <i>Limnesia</i> nach einem Isolationspräparat. | |

Ferner fällt uns sofort ein merkwürdiges Anhängsel der Linse des vordern Auges auf, welche ich bis jetzt bei allen daraufhin untersuchten Formen der *Curvipes*-Gruppe vorfand, so bei *Limnesia undulata* und *histrionica*, 2 *Curvipes*-Arten, *Hygrobatas longipalpis*, *Arrenurus crassipetiolatus* und *tricuspidator*. Dasselbe besteht in einem an der retinalen Seite der Linse entspringenden Fortsatz (Fig. B, a, *Fo*), welcher zuerst nach unten und dann nach hinten umbiegend sich in das Innere des Körpers hinein fortsetzt.

Seine Länge überragt beträchtlich den Durchmesser der Linse und richtet sich jeweils nach der Länge der Retina, an deren proximalem Ende er endigt.

Dort heftet sich an ihn ein Muskelbündel (Fig. B, a, *M*), welches

zur Bewegung des Auges dient; näheres soll in einem besondern Abschnitt über die Beweglichkeit der Augen gebracht werden.

Dieser Linsenfortsatz wurde schon früher bei *Atax* und *Diplo-dontus* beobachtet und auch Vermutungen über seine Funktion ausgesprochen. So gibt HALLER ganz richtig an, daß zum Ansatz von Muskeln „ein hornförmiger Chitinfortsatz“ an der Linse von *Diplo-dontus despiciens* vorkomme, auf den ich nachher näher eingehen werde. Auch KRAMER schreibt von *Atax bonzi*: „An dieser Stelle, wo der Sehnerv zum Bulbus anschwillt, ist ein zarter Muskel angeheftet, welcher nach der Mittellinie des Rückens hinzieht und dort befestigt ist. Wahrscheinlich tritt an dieser Stelle des Bulbus der eigentümliche Hacken heraus, welcher als Anhang an der grössern Linse, wenn man diese sorgfältig isolirt, bemerkt werden kann. Am Ende des Hackens wird sich der Muskel befestigen, der das Auge in einer unausgesetzt zitternden Bewegung erhält.“

Abweichend davon ist die Schilderung SCHAUB's von diesem Fortsatz bei *Atax*:

„Der centrale, stark lichtbrechende Linsenteil des größeren Auges ist durch einen hackenförmigen vorne aus dem Auge heraustretenden Fortsatz ausgezeichnet, welcher seitlich und nach hinten um-biegend, das kleinere Auge von unten umfaßt und hinter diesem in eine Spitze auslaufend in das Chitin der Rücken-haut übergeht.“

Diese oder ähnliche Verhältnisse konnte ich in keinem Falle beobachten. Vielmehr endigte der Fortsatz immer entweder direkt am Grunde der Retina oder in der Nähe derselben.

Auf SCHAUB, der betreffs der Funktion dieses Fortsatzes die Ansicht der beiden Vorgänger bestreitet, macht er den Eindruck einer „dritten nach seitwärts und unten gerichteten Linse“. An die Möglichkeit dieser Funktion werde ich bei der Besprechung der percipierenden Elemente des Auges erinnern.

Interessant ist es, um dies hier gleich beizufügen, daß SCHAUB auch bei *Hydrodroma* und *Eylais*, welche der *Diplo-dontus*-Gruppe angehören und absolut unbewegliche Augen haben, je im vordern Auge einen in den Augenbulbus ragenden zapfenförmigen Linsenfortsatz beobachtet, welcher vielleicht als Rudiment des obigen Fortsatzes zu betrachten ist. Hinsichtlich seiner Struktur erscheint derselbe vollkommen homogen und im Mittelpunkt des Querschnitts, welcher kreisrund ist, hell rötlich glänzend gefärbt, was wahrscheinlich auf eine Lichtbrechungserscheinung zurückzuführen ist.

Die beiden Linsen (Fig. B a L. l) bilden im übrigen kugel-

förmige Gebilde, welche nicht an ihrer ganzen Oberfläche homogen sind, sondern nur einige Strukturunterschiede zeigen. Wir wollen deshalb an der Linse einen distalen, der Cuticula zugewendeten, und einen proximalen, der Retina anliegenden Teil unterscheiden. Der distale Teil ist der größere und ungefähr kugelförmig und geht allmählich auf der der Retina zugewendeten Seite in den proximalen über, welcher sich der konkaven Fläche der Retina anpaßt (Fig. B d u. Fig. 3). Man hat den Eindruck, als wenn die Linse hier weicher würde, wie es HESSE 1901 bei der Linse von *Vespa crabro* beschreibt. Der distale Teil ist vollkommen glatt, während der proximale den Unebenheiten der Retina folgt. Am deutlichsten konnte man dies beim Abpräparieren der Linse von den Weichteilen der Retina am frischen Material beobachten (Fig. B d L_1 L).

Ungefähr dasselbe schreibt SCHAUB von der Linse von *Atax bonzi*, nur legt sich „die poröse Schicht“ nach seiner Beschreibung konzentrisch um die ganze Linse herum. Der Ausdruck „porös“ wurde von mir deshalb hauptsächlich vermieden, weil derselbe in andern Arbeiten über Arthropoden sehr häufig vorkommt und damit die bekannten „Porenkanäle“ der Linse, welche aber den Hydrachniden fehlen, gemeint sind.

Diese Linsenverhältnisse, wie sie im Vorhergehenden für die vordere Linse bei *Limnesia* beschrieben wurden, finden sich, abgesehen vom Linsenfortsatz, beim kleinern hintern Auge ebenso wie bei den Augen von *Curvipes*, *Hygrobates* und *Arrhenurus* der *Curvipes*-Gruppe.

Eine weitere Struktur der Linse konnte, auch auf Schnitten, nicht beobachtet werden; es färbten sich die innern Lagen derselben intensiv mit Eosin, die äußern dagegen mit Hämatoxylin, was auf konzentrischen Bau derselben schließen lassen könnte. An frischem Material, wo die Linse isoliert wurde, konnte ich ebenfalls eine gewisse konzentrische und radiäre Schichtung derselben beobachten. Was die Porosität der Linse betrifft, welche für die Araneinen von GRABER und BERTKAU beschrieben wurde, so muß ich sie für die Hydrachnidenlinse entschieden verneinen. Bei den Formen der *Curvipes*-Gruppe, wo die Sehkörper zu Doppelaugen vereinigt sind, wie bei *Curvipes*, *Hygrobates* und andern, konnte ich ohne Ausnahme eine chitinöse Verbindung der 2 Linsen des Doppelauges beobachten (s. Fig. B, b u. c *Chl'*). Es war gleichsam eine „Chitinbrücke“ zu innigerm Zusammenhang der beiden Linsen.

Auch SCHAUB erwähnt eine solche innigere Verbindung der

beiden Linsen bei *Atax*, während jedoch in seinem Falle ein Fortsatz der kleinern Linse das noch zu besprechende Chitinband, welches die größere Linse mit der Cuticula verbindet, gleichsam umklammert und dann auch in die Cuticula übergeht, konnte ich deutlich bei den oben erwähnten Arten den Ursprung der „Chitinbrücke“ an der größern Linse sehen und ebenso den Zusammenhang mit der kleinern.

Das bei SCHAUB erwähnte „Chitinband“, das bei *Atax* die größere Linse mit der Cuticula verbindet, konnte ich auch bei *Curvipes carneus* beobachten, während dasselbe bei *Limnesia*, *Hygrobatas* und *Arrhenurus* fehlte; es entspringt direkt neben der Stelle, wo die obige chitinöse Verbindungsbrücke beider Linsen ansetzt (Fig. B, b *Chb*; Fig. 7 *Chl*).

Was im Vorstehenden über die Struktur der Linse, Porenkanäle sowie über den Unterschied zwischen distalem und proximalem Teil derselben gesagt ist, gilt auch für *Diplodontus descipiens*, während die beiden andern Vertreter der *Diplodontus*-Gruppe, *Eylais extendens* und *Hydrodroma*, daraufhin nicht untersucht wurden. Auch bei *Diplodontus* besteht dieser Größenunterschied der vordern und hintern Augenlinse sowie die Differenzierung derselben in einem distalen homogenen und einem proximalen weichern Teil (Fig. 3 *L*, *L* 1).

Trotzdem bei *Diplodontus* die Linse direkte verdickte Fortsetzung der Cuticula ist und ein großes Hindernis für die Beweglichkeit des Auges dadurch geboten ist, finden wir ebenfalls den oben erwähnten Linsenfortsatz, der zur Bewegung des vordern Auges dient, wohl ausgebildet vor (Fig. 3 *Fo*). Derselbe entspringt an der Stelle, wo die Behöckerung der Cuticula in eine dünne, homogene Chitinlamelle übergeht. Diese Lamelle schwillt dann erst eine kleine Strecke dahinter zur Linse an (s. Fig. 3 u. 20), so daß zwischen Fortsatz und Linse sich ein kleiner von der Chitinlamelle überdeckter Hohlraum findet, der teils leer, teils von Pigmentzellen (Fig. 3 *Pz*) erfüllt ist. Die innere Kugelfläche der Linse ist gekrümmter als die äußere und besitzt, von der Fläche gesehen, ovale Form.

Dieselben Verhältnisse sind, mit Ausnahme des Linsenfortsatzes, der überall nur am vordern Auge vorkommt, an der Linse des hintern Auges zu beobachten. Dieselbe hängt etwas nach hinten über (Fig. 21), so daß hauptsächlich Lichtstrahlen von oben her und von hinten in das Auge gelangen. Die Form der Linse ist, von oben gesehen, annähernd kreisrund.

Weit komplizierter liegen die Verhältnisse bei *Eylais extendens* und *Hydrodroma*. Bei ersterer Form sind je 2 Augen einer Seite, eines nach vorn und eines nach hinten gerichtet, in eine Chitinkapsel eingelagert (Fig. 4 u. 5 *K*). Beide Kapseln sind an ihrem vordern Teil durch eine chitinöse Brücke (Fig. 4 u. 5 *CB*) miteinander verbunden und bilden zusammen die „Augenbrille“, wie sie HALLER zuerst genannt hat. Das ganze ist dorsal gelegen, dem Vorderrande des Körpers genähert, in die Cuticula eingelagert und mit Cutishöckern überall bedeckt, außer an der Verbindungsbrücke der Kapseln und an den Stellen, wo die Linsen sich befinden. Während die Außenfläche der vordern Linse (Fig. 4 u. 5 *L*) eine glatte kugelförmige Krümmung zeigt, kann man bei der Innenfläche von einer Kugelfläche nicht mehr sprechen. Diese erstreckt sich ziemlich tief in den Retinalbulbus hinein. Wie schon früher erwähnt, schreibt ihr SCHAUB einen in die Tiefe des Bulbus reichenden zapfenförmigen Fortsatz zu, den ich allerdings infolge Materials mangels nicht genau feststellen konnte.

Die Linse (Fig. 5 *L*₁) des hintern Auges verläuft von oben gesehen bandförmig, ungefähr quer über den hintern Schenkel der Brille. Ihre Innenfläche folgt, soweit ich es nach einem entpigmentierten Totalpräparat beurteilen kann, der Außenfläche, so daß die Retina hier nur von einer gleichmäßig dicken Chitinlamelle überdeckt wird. Es hat sich also hier keine eigentliche „linsenförmige“ Verdickung der Cuticula gebildet.

Während nun SCHAUB die beiden Kapseln so beschreibt, als ob sie von allen Seiten ringsum die beiden Augen umschließen würden und nur gegen die Mediane zum Eintritt der Sehnerven offen bleiben würden, konnte ich dies nicht finden. Es zeigte sich, daß, wenn man die Brille von der ventralen Seite betrachtet (Fig. 4), sich eine „Chitinleiste“ (*Cl*), welche Längsstreifung besitzt und an der hintern äußern Seite der Brille ihren Ursprung nimmt, über die offene Kapsel nach vorn und nach innen herüberschwingt und dort wieder in das Chitin derselben übergeht. Im übrigen war die Kapsel völlig offen, so daß man den Verlauf der Optici (*No No 1*) innerhalb der Kapsel gut verfolgen kann.

Bei *Hydrodroma* sind ebenfalls die 2 Augen einer Seite in einer „kappenförmigen Chitinkapsel“, wie SCHAUB es nennt, eingehüllt (Fig. 1 *K*). Die Kapseln sind auf der ventralen Seite und nach innen zu offen und zeigen 2 sphärische Ausbuchtungen. Diese verdicken sich nach innen zu und bilden so die Augenlinsen. Auch

hier sind die Kapseln, mit Ausnahme der Linsen, mit Cutishöckern bedeckt. Ebenso wie bei *Eylais*, beschreibt SCHAUB bei *Hydrodroma* „einen von der innern obern Fläche der Linse des vordern Auges nach innen ragenden Chitinzapfen“.

Wie schon in der Einleitung erwähnt wurde, besitzt *Hydrodroma* außer diesen 2 Doppelaugen noch ein 5. unpaares sehr kleines „Auge“ (Fig. 1 a u. 2), welches innerhalb des charakteristischen Rückenschildes, dem vordern Rande etwas genähert, liegt. An der Stelle, wo das Auge sich befindet, geht die sonst behöckerte Cuticula in die überall gleich dünne Linsenlamelle des Auges über; eine kniglige Anschwellung fehlt, wie auch aus der Figur, die SCHAUB davon entworfen hat, zu ersehen ist.

In erster Linie dient dieses Rückenschild zahlreichen Muskeln zum Ansatz, ferner aber auch als Schutzplatte für die unter resp. in demselben eingelagerten Sinnesorgane, eben dieses 5. Auge und noch 4 andere Sinnesorgane unbekannter Bedeutung, die in die 4 Ecken desselben eingebettet sind (Fig. 1 So).

Bei allen untersuchten Arten der *Curvipes*-Gruppe hörte die Pigmentierung der über dem Auge befindlichen Cuticula auf, welche in der Umgebung der Augen vollkommen durchsichtig und dünner wird. Die Cuticula läßt bei *Curvipes carneus* deutlich 2 Schichten erkennen, eine äußere, stark färbbare und eine innere, weniger gefärbte (Fig. 7 c u. c'); eine 3. dünne farblose Schicht, welche sich bei andern Arachniden über den beiden andern sich vorfand, konnte nirgends entdeckt werden.

Bei der *Diplodontus*-Gruppe reicht die Pigmentierung der Cuticula bis direkt an die Linse.

Retina.

Einen typischen Glaskörper, d. h. eine corneogene Zellschicht, welche zwischen den eigentlichen Sehzellen und der Linse ihre Lage hat, war bei keiner der untersuchten Hydrachniden nachzuweisen; vielmehr folgte auf die Linse meist ein kleiner Zwischenraum, der entweder leer oder zum Teil mit dem Weichteil der Linse erfüllt war. Da der Zwischenraum zwischen Linse und Retina manchmal größer oder kleiner oder gar nicht auftrat, je nachdem es sich um ein Präparat handelt, so ist wohl anzunehmen, daß infolge der Einwirkung der Reagentien eine mehr oder weniger starke Schrumpfung des distalen Weichteils der Linse eintrat und so ein Zwischenraum sich bildete.

Niemals konnte ich in diesem Zwischenraume Zellen oder deren Kerne entdecken, ebenso fehlte konstant die präretinale Zwischenlamelle GRABER's, was allerdings beim Fehlen des Glaskörpers natürlich ist; vielmehr umgab bei den völlig innerhalb der Körpercuticula gelegenen Augen die sog. periretinale Membran das ganze Auge, also Linse samt Retina, während bei *Diplodontus* sich diese Membran zu beiden Seiten der Linse ansetzt (Fig. 20 *x. x.*), so daß kein direkter Übergang der Hypodermis in die Retina zu beobachten war.

Auf die Linse folgt also direkt die Retina. Über den Bau derselben, namentlich der percipierenden Elemente, der Stäbchen, ist bis jetzt ganz wenig bekannt. Nur SCHAUB deutet Einiges an, indem er über die Retinaelemente Folgendes aussagt:

„Das Ende jedes Sehnerven geht in eine Anzahl keulenförmiger Gebilde über, welche zu einem mehr minder kegelförmigen Becher vereinigt, den Augenbulbus bilden und wohl den Stäbchenzellen entsprechen. Jedes der keulenförmigen Stäbchen ist von einer dünnen bindegewebigen Hülle umgeben, unter welcher dicht gedrängt die schwarzvioletten Pigmentkörperchen liegen. Man überzeugt sich hievon am besten durch einen leichten Druck auf das Deckgläschen des Präparates, wobei deutlich zu sehen ist, wie die Pigmentkörner, dem Druck nachgebend, aus einzelnen der keulenförmigen Nervenenden unter der bindegewebigen Hülle bis in den Augennerv herabgedrängt werden.“

Inwieweit hier Irrtümer mit unterlaufen, wird an folgenden Untersuchungsergebnissen dargelegt werden, welche hauptsächlich durch gute Mikrotomschnittpräparate gewonnen wurden.

Wie schon früher angedeutet wurde, folgt die distale konkave Fläche der Retina der konvexen Form der Linse. Sie setzt sich aus einer Lage sehr langer Nervenendzellen zusammen. Die distalen Enden sind gewöhnlich länger ausgezogen und enthalten die Stäbchen, stark lichtbrechende Körper, während in der Nähe der proximalen Enden der meist große Kern liegt.

Der distale, das Stäbchen tragende Teil der Sehzellen steht meist senkrecht zur proximalen Fläche der Linse, der proximale Teil derselben biegt am Grunde der Retina um und vereinigt sich mit den Enden der andern Sehzellen zum Nervus opticus.

Die Retina, sowie überhaupt das ganze Auge ist in den meisten Fällen asymmetrisch gebaut.

Die wichtigste und bemerkenswerteste Eigenschaft der Retina ist die, daß sich ihre percipierenden Elemente zu Gruppen von je

2 Zellen anordnen, abgesehen von einer Ausnahme bei *Curvipes carneus*, wo wir außer 2teiligen Stäbchen noch 2 andersgebaute vorfinden, deren Natur jedoch noch nicht ganz sicher erkannt ist.

Im Folgenden wird für die ganzen Stäbchen der geläufigere Ausdruck „Rhabdom“, für die Teile derselben der „Rhabdomer“ gebraucht werden. Wir hätten also in der Hauptsache 2teilige Rhabdome, welche sich aus je 2 Rhabdomeren zusammensetzen.

1. Die percipierenden Elemente der Retina.

Von den 2 Gruppen, welche durch die Verschiedenheiten der Linsenverhältnisse sich ergaben, wurde je ein Vertreter auf den Bau der Retina und ihrer Elemente hin genauer untersucht und zwar *Curvipes carneus* und *Diplodontus despiciens*.

Dieselben zeigen ziemlich Verschiedenheiten, besonders was Zahl, Größe und Form dieser Elemente betrifft.

A. *Curvipes carneus*.

Bei dieser Art sind die Rhabdome (Fig. 7 u. 8—12 *Rh*) verhältnismäßig groß, so daß auch die feinen Strukturverhältnisse beobachtet werden konnten. Wie schon oben erwähnt, finden sich hier in der Hauptsache 2teilige Rhabdome.

Dies tritt am deutlichsten auf Querschnitten aufrecht zur Augachse hervor.

Die Retina erscheint auf solchen Schnitten (Fig. 8—12) ungefähr elliptisch abgeplattet, so daß wir an ihr eine große und eine kleine Achse unterscheiden können. Auf solchen Querschnitten (Fig. 8 u. 9) treten nun konstant 4 solcher 2teiliger Rhabdome auf, deren beide Rhabdomere der Längsachse der Ellipse nach verwachsen sind. Die Verwachsungsgrenzen, welche sich von den durch Eisenhämatoxylin tief schwarz gefärbten Rhabdomeren als heller Durchmesser der Rhabdome deutlich abheben, verlaufen alle in einer Richtung, es haben hiermit die Retinazellen nur an der Mitte der Berührungsstellen, welche in der Längsachse der Ellipse liegen, im Rhabdomer ausgeschieden, an den übrigen nicht. Am deutlichsten zeigt dies Fig. 8 *Rh*₁, *Rh*₂, *Rh*₃, *Rh*₄. Die Rhabdomere erscheinen hier als massive Halbcylinder; zusammen bilden 2 ein cylinderförmiges Rhabdom.

Feinere Strukturverhältnisse zeigen sich sowohl auf Quer- als auf Längsschnitten durch die Rhabdome. Auf erstern sehen wir von den beiden ungefähr halbcylinderförmigen Rhabdomeren (Fig. 13

Rh) in radiärer Richtung feine Fasern gegen das Innere der Retinazellen ausstrahlen, die Neurofibrillen, welche im Plasma (*P*) der Sehzellen verschwinden (Fig. 13 *Nfi*).

Auf Längsschnitten, die so geführt sind, daß beide Rhabdomere eines Rhabdoms getroffen sind (also in der Richtung des Pfeils in Fig. 13), sehen wir die Neurofibrillen ebenfalls an die Rhabdomere herantreten. Dies zeigt uns Fig. 14 *Nfi*; jedes Rhabdomer scheint aus einer Anzahl ziemlich dicker Plättchen zu bestehen, welche der Zellgrenze zu miteinander verschmelzen, gegen das Zellinnere laufen sie in Spitzen aus, an die die Neurofibrillen börstchenförmig herantreten (*Nfi*). Die Plättchen der beiden Rhabdomere sind gegeneinander unter einem stumpfen Winkel geneigt. Die Dimension der Plättchen ist im ganzen Rhabdom dieselbe, so daß das Rhabdom einen stumpfen Cylinder bildet.

Außer diesen 2teiligen Rhabdomen, welche ich bei allen untersuchten *Curcipes*-Exemplaren konstant in der Vierzahl antraf, finden sich auf Serienquerschnitten ebenso konstant 2 sichelförmige Gebilde (Fig. 9 u. 10 *Rh₅* u. *Rh₆*), deren Natur sich nicht völlig erkennen ließ.

Am besten lassen sie sich an einer Figur demonstrieren; zu diesem Zweck wurde eine Serie von 5 aufeinanderfolgenden Querschnitten aufgezeichnet (Fig. 8—12). Während in Fig. 8 noch nichts auf ihr Vorhandensein schließen läßt, sind sie auf dem nächstfolgenden Querschnitt (9) zu sehen (*Rh₅* u. *Rh₆*), und zwar zu beiden Seiten des Rhabdoms *Rh₂*, welche sie zu umklammern scheinen. Auch auf dem folgenden Schnitt (10) sind sie noch zu sehen, auf der einen Seite rücken sie einander etwas näher; *Rh₂* ist da schon ganz verschwunden. Auf den nun folgenden Schnitt (11), der etwas matt gefärbt ist, ist nichts mehr von ihnen zu sehen; der Schnitt liegt schon so hoch, daß schon der weichere Teil der Linse getroffen ist (*L₁*). Auch der vorhergehende Schnitt zeigt im Centrum einige unbestimmte Partien, welche auf den eben erwähnten weichern Teil der Linse schließen lassen, während der letzte Schnitt (12) der Serie nur die schon ziemlich stark getroffene Linse (*L L₁*) mit dem weichern peripherischen Rande zeigt.

Besondere Strukturverhältnisse bilden diese Gebilde nicht, nur daß ihr Kontur gegen das Zellinnere etwas verschwommen zu sein scheint. Anfänglich hielt ich sie für Schnitte durch Zacken oder Vorsprünge, welche die Linse, den Unebenheiten der Retina folgend, gebildet haben würde. Aber dann hätte Schnitt 11 einen Zusammen-

hang zwischen diesen Gebilden in Schnitt 10 und der Linse in Schnitt 12 geben müssen.

Außerdem sprechen noch folgende Umstände für die Annahme als Rhabdome.

Wären es Linsenvorsprünge, so ist es unwahrscheinlich, daß diese gerade immer an der Stelle [ich fand die beiden Gebilde auf allen Serien (5—7) sichelförmig immer das 2. Rhabdom (*Rh*₂) klammerförmig umgebend, vor] auftreten. Außerdem gleicht ihre ganze Färbung derjenigen der Rhabdome. Als Weichteile der Linse (ein solcher könnte nur in Betracht kommen, da der harte Teil niemals solche Unebenheiten zeigt) könnten sie sich nicht so dunkel färben. Eine Zweiteilung konnte ich an ihnen nicht entdecken; auch konnte ich, da sie so hoch an der Linse lagen und infolge ihrer Härte, keine Längsschnitte davon erhalten.

Außer diesen Rhabdomen im gewöhnlichen Sinne finden sich noch in einigen Retinazellen Elemente, welche durch ihre Färbung und konstantes Auftreten unser Interesse in Anspruch nehmen.

Wie oben geschildert, findet sich ventral am vordern Auge von *Curvipes* jener merkwürdige hakenförmige Linsenfortsatz zur Bewegung der Augen (Fig. 7 *Fo*). Zwischen ihm und den in die becherförmige Retina hineinragenden Linsenteil schiebt sich ein langer Fortsatz der Sehzelle (*Rz*) ein, welche auf dem Grunde der Retina sich befindet. Die an sie grenzenden andern Retinazellen (*Z*₁ u. *Z*₂) haben der ganzen Länge des Zellfortsatzes nach Elemente (*Sti*) ausgeschieden, welche sich wie die Rhabdome mit Eisenhämatoxylin dunkel färben und die ich mit einem Stiftchensaum, wie ihn HESSE 1901 z. B. bei *Julus* (siehe dort fig. 3 *Sti*) beschreibt, vergleichen möchte. Diese Elemente liegen in unmittelbarer Nähe des Linsenfortsatzes, der aus derselben lichtbrechenden Substanz wie die Linse besteht, so daß SCHAUB'S Ansicht, daß dieser Fortsatz als eine dritte Linse zu betrachten sei, insofern einige Berechtigung hätte, als lichtempfindliche Elemente in seiner direkten Nähe sich befinden.

Was Größe, geringe Anzahl und Form der Rhabdome anbetrifft, so gilt dasselbe wie für *Curvipes* auch für andere Vertreter dieser Gruppe, wie *Limnesia undulata* (Fig. 22).

B. *Diplodontus despicens*.

Bei einem flüchtigen Vergleich schon der percipierenden Elemente der Retina von *Diplodontus* mit denen von *Curvipes* fällt uns

sofort ein großer Unterschied bezüglich der Größe, Anzahl und Form der Rhabdome auf.

Hier finden wir zahlreiche verhältnismäßig kleine Rhabdome vor, welche sich senkrecht zur Krümmung der Linse stellen. Ihren Bau zeigen am besten Quer- und Längsschnitte durch dieselben.

Während bei *Curvipes* eine Sehzelle ein Rhabdomer nur an einer bestimmten Stelle ausscheidet und an den übrigen Berührungstellen mit andern Sehzellen dies unterläßt, scheidet bei *Diplodontus* jede Sehzelle da, wo sie mit andern in Berührung kommt, ein Rhabdomer aus (Fig. 15 *Rh*). Da die Sehzellen sich naturgemäß gegenseitig abplatten, so werden die Rhabdomere plattenförmig. Es liegt also hier wie bei *Curvipes* jedem Rhabdomer einer Zelle das Rhabdomer der Berührungszelle gegenüber, d. h. wir haben auch hier 2teilige Rhabdomere. Da nun zwischen den distalen Enden der Sehzellen keine andern, etwa Pigment- oder Stützzellen, sich befinden, sondern hier sich lauter Sehzellen gegenseitig berühren, so scheiden die Sehzellen, welche allseitig berührt werden, in ihrem ganzen Umfange Rhabdomere aus; es hängen also die Rhabdomere solcher Sehzellen miteinander zusammen (Fig. 15 u. 16). Die Sehzellen, welche an der Peripherie liegen, scheiden nur da, wo sie mit andern typischen Sehzellen in Berührung sind, Rhabdome aus, so daß wir hier keine geschlossene Rhabdomerbildung bekommen (s. Fig. 19 *pRz*). Es werden von jeder Zelle, die sich meist infolge der Berührung zu einem 6seitigen Prisma abplattet, meist 4—6 solcher Rhabdomere ausgeschieden, je nach der Zahl der Zellen, welche miteinander in Berührung treten, gerade wie uns HESSE 1901 von der Spinne *Steatoda* (s. dort fig. 100) beschreibt. Wir erhalten auf Querschnitten hiermit mehr oder weniger regelmäßige Polygone, meist Sechsecke (s. Fig. 15, 16), deren Lumen von Protoplasma der Sehzellen angefüllt sind. Auf schrägen Schnitten sind diese Sechsecke nach einer Richtung hin verzerrt.

Die einzelnen Rhabdomere sind durch Eisenhämatoxylin dunkel gefärbt. Die äußere Umgrenzung der Rhabdomere ist glatt, gegen das Lumen der Prismen ist jedoch kein glattes Kontur vorhanden, sondern die verschwommene Beschaffenheit der innern Umgrenzung deutet auf eine Zusammensetzung aus einzelnen kleinsten Elementen hin. Auf Längsschnitten können wir uns überzeugen, daß die Rhabdome spitz zulaufen (Fig. 17 *Rh*), und können hieraus den Schluß ziehen, daß die Rhabdomplatten mit einer Schneide endigen. Dies

tritt am besten auf hohen Querschnitten nahe der Linse durch die Retina zutage. Infolge der Konkavität der Retina erhalten wir nur auf kleinen Strecken die oberste Grenzlinie einiger weniger Rhabdomplatten, während die übrigen mehr oder weniger schief geschnitten sind; so bei Fig. 18 *OG* oberste Schneide der Rhabdome; bei *Rh* sind die Rhabdome schon wieder etwas längs getroffen.

Ganz dieselben Verhältnisse finden wir im hintern Auge von *Diplodontus* (Fig. 16), wo ebenfalls 2teilige Rhabdome noch in etwas geringerer Anzahl vorkommen.

Dieselben bilden im Querschnitt auch hier ein zusammenhängendes Netzwerk von Polygonen, meist Sechsecken.

Ausbildung sonstiger lichtempfindlicher Elemente, wie bei *Curripes* z. B. unter dem Linsenfortsatz, konnten nicht beobachtet werden.

Von den übrigen Vertretern der *Diplodontus*-Gruppe konnte ich leider infolge Materialmangels keine nähern Beobachtungen anstellen.

Bei *Eylais extendens* (Fig. 4 u. 5) konnte ich nach Entpigmentierung in JANDER'scher Flüssigkeit feststellen, daß die Rhabdome des vordern Auges (*Rh*) nicht so zahlreich wie bei *Diplodontus* vorhanden waren und sich senkrecht zur Linsenoberfläche stellten. Die Rhabdome (*rh*) des hintern Auges, dessen Linse bandförmig über dasselbe wegzieht, ordnen sich in 2 Reihen an, deren Enden zusammenstoßen und eine Art Gasse zwischen sich lassen, welche in der Richtung des Linsenbandes verläuft. Das Pigment ist zwischen den Rhabdomeren in den Sehzellen abgelagert.

Was das 5. mediane „unpaare“ Auge im Rückenschild von *Hydrodroma* betrifft, so ist man nach der Schilderung SCHAUB's geneigt, auch hier Rhabdombildung anzunehmen, da er hier von 7 kleinen keulenförmigen Nervenstäbchen spricht. Meiner Ansicht nach kann es sich hier nur um Pigmentzellen (Fig. 2 *Pz*) handeln, da auch bei sehr starker Vergrößerung nur Pigmenthäutchen beobachtet werden können, während sonst bei andern Arten die Rhabdome sich sofort durch ihre lichtbrechenden Eigenschaften kenntlich machen. Daher müssen wir auch den von frühern Forschern gebräuchlichen Ausdruck „Auge“ im engern Sinne fallen lassen, es ist lediglich ein pigmentiertes Sinnesorgan.

2. Pigment der Retinazellen.

In den Hydrachnidenaugen ist das Pigment auf die Retinazellen beschränkt; pigmentierte Hypodermiszellen, welche eine Art Iris um die Retina herum bilden, wie dies bei sehr vielen Arthropoden der Fall ist, fehlen bei allen daraufhin untersuchten Arten. Dies kam schon am lebenden Tiere bei den Vertretern der *Curvipes*-Gruppe, *Curvipes*, *Limnesia*, *Arrhenurus* usw., deutlichst zum Vorschein, wo man die dunkel pigmentierten Augenbulbus gut durch den durchsichtigen Panzer hindurch sehen konnte, während das umliegende hypermale Gewebe völlig pigmentfrei war.

Sagittalschnitte durch das Auge bestätigen dies. Das Pigment war völlig auf den von der periretinalen Membran umhüllten Augenbulbus beschränkt. Es zeigten sich alle Retinazellen gleichmäßig dicht mit Pigment angefüllt, aus dem die Rhabdome als hell leuchtende Punkte hervorstachen. Eine Differenzierung in rhabdomtragende Sehzellen und echte Pigmentzellen trat nicht hervor; ferner waren die Rhabdome durch Pigment völlig voneinander isoliert. Etwas anders verhielt sich *Diplodontus despiciens*. Hier konnten die Verhältnisse allerdings nur am lebenden Material beobachtet werden, da schon ziemlich schwacher Alkohol das Pigment völlig löste, so daß auf Schnittpräparaten keine Spur mehr davon zu sehen war. Entfernte man bei Isolationspräparaten die Linse des Auges, so konnte man, wenn man in den Becher von oben hereinsah, beobachten, daß die Rhabdome nicht durch Pigment voneinander isoliert, sondern völlig pigmentfrei waren, dagegen fand sich an der ganzen Peripherie der Retina ein Kranz pigmentierter Zellen, um seitlich einfallende Lichtstrahlen zu absorbieren. Diese Zellen konnten auch auf Schnitten beobachtet werden; ihre Kerne unterscheiden sich durch Größe und Form von typischen Sehzellenkernen (Fig. 3 Pz, 20 Pz).

Im übrigen schien der proximale Teil der rhabdombildenden Retinazellen pigmentiert, während der distale rhabdomtragende Teil, wie schon erwähnt, pigmentfrei war. Das Pigment tritt entweder in Form ziemlich großer Körner (*Curvipes*, *Hygrobates*, *Arrhenurus*) oder in feinkörnigem Zustande auf (*Limnesia*, *Diplodontus*). Mit der verschiedenen Größe der Pigmentkörner hängt gewissermaßen auch ihre Farbe und das Verhalten chemischen Reagentien gegenüber zusammen. Da, wo die Pigmentkörner sehr grob sind, sind die dunkel

violett bis tief schwarz und auch gegen die JANDER'sche Entpigmentierungsflüssigkeit sehr resistent.

Das feinkörnige Pigment besitzt hell ziegelrote Farbe und ist schon im schwachen Alkohol löslich.

Leider versäumte ich es, mit starker FLEMMING'scher Lösung zu konservieren, wie sie bei W. PFEFFER angegeben ist. Das Pigment, wenn es Fettfarbstoff ist, wird hierbei osmiert, so daß Paraffineinbettung möglich ist und Schnitte mit gut erhaltenem Pigment erhalten werden können. Meist finden wir in einem und demselben Auge nur einerlei Pigment, jedoch gibt es Arten, wie *Curvipes*, welche beide Sorten von Pigment enthalten; die eine findet sich mehr in den distalen Partien der Retinazellen und ist von ziegelroter Farbe und feinkörnig, während die andere Sorte, dunkel und grobkörnig, sich in den proximalen Teilen vorfindet.

3. Kerne und Gestalt der Retinazellen.

Die Kerne der Retinazellen, speziell der Sehzellen, finden sich sämtlich in der proximalen Hälfte der Retina; sie zeichnen sich stets durch ihre bedeutenden Dimensionen aus im Vergleich zu den Kernen anderer Zellen, welche in der Retina vorkommen können; daher sind diese Körner immer leicht zu beobachten (Fig. 9 u. 10 K_1).

Ihre Gestalt ist bei *Curvipes* länglich oval, bei *Diplodontus* (Fig. 20 K_1) sphärisch; sie enthalten stets einen deutlichen Nucleolus, welcher meist excentrisch gelegen ist; bei *Diplodontus* verursachen sie meist eine Anschwellung des proximalen Zellteils, was bei *Curvipes* in dem Maße nicht hervortritt.

Außer diesen typischen Sehzellkernen finden sich bei *Diplodontus* in der Retina sowohl der vordern als der hintern Augen noch die kleinlichen runden Kerne des peripheren Zellenkranzes (wahrscheinlich Pigmentzellen *Pz* Fig. 3 u. 20).

Ferner finden sich ebendasselbst nicht gerade zahlreich Zellkerne (Fig. 20 K_2 , 17 K_2), die sich durch ihre eckige Form vor andern auszeichnen. Sie befinden sich zwischen Rhabdom und den typischen Sehzellkernen. Ob sie ebenfalls als Kerne von Pigmentzellen, die sich hier zwischen die Sehzellen einschieben, oder als Stützgewebe oder als Tapetumzellkerne zu betrachten sind, ließ sich nicht entscheiden. Am Auge des lebenden Tieres ließ sich wenigstens nichts, etwa Leuchten oder Glänzen, entdecken, was an ein Tapetum erinnern könnte.

Anschließend daran möchte ich auf die auffallenden Zahl- und

Größenunterschiede der Retinazellen der beiden Arten aufmerksam machen.

Curvipes besitzt eine beschränkte Anzahl voluminöser Sehzellen (8—12), welche mit ihren distalen Enden sich etwa bis zur Hälfte der Linse erstrecken. Eine dieser Sehzellen zeichnete sich regelmäßig durch einen langen Fortsatz aus, welcher sich unter dem Linsenfortsatz erstreckt (s. Fig. 7) und auf den schon in dem Abschnitt über die Rhabdome aufmerksam gemacht wurde. Welche spezielle Funktion dieser Zelle zufällt, ist schwierig zu sagen, da sie aber immer unterhalb des Linsenfortsatzes auftritt, so wird sie wohl in irgend einem Zusammenhang damit stehen.

Die Struktur des Protoplasmas erscheint in den Retinazellen der *Curvipes* als maschiges Netz und besitzt an manchen Stellen leichte Längsstreifung. Bei *Diplodontus* setzt sich die Retina entsprechend der größeren Zahl der Rhabdome aus einer bedeutend größeren Zahl von Zellen zusammen, deren feinere Strukturverhältnisse sich der Beobachtung entzogen.

Der Sehnerv.

An gelungenen Isolationspräparaten gelang es, den Verlauf der Sehnerven bis zu ihrem Eintritt ins Nervencentrum zu verfolgen. Ausgehend von letzterm finden wir für die beiden Augen einer Seite nur einen gemeinsamen Nervenstrang, eine Thatsache, die schon KRAMER anführt; allerdings scheint er, da er nur Arten mit Doppelaugen untersuchte, nicht bemerkt zu haben, daß dieser Nervenstrang sich jederseits in größerer oder geringerer Entfernung vom Auge in 2 Äste gabelt. Denn er gibt seiner Verwunderung darüber Ausdruck, daß es ihm niemals gelungen sei, einen 4fachen Sehnerven zu beobachten.

Aus der Untersuchung, die sich auf die Verhältnisse bei Arten mit getrennten Augen, *Limnesia* und *Diplodontus*, und mit Doppelaugen, *Curvipes*, *Hygrobates* und *Arrhenurus*, sowie bei *Eylais*, deren 4 Augen nahe auf einer Augenbrille beisammen liegen, stützt, wurde festgestellt, daß bei sämtlichen Formen die Trennung der Optici einer Seite vor Eintritt in den Sehkörper früher oder später stattfindet. Bei *Limnesia* und *Diplodontus* fand die Trennung schon bald nach dem Austritt aus dem Oberschlundganglion, bei *Eylais* in der Mitte zwischen dem Nervencentrum und den Augen, bei *Hydrodroma* kurz vor dem Eintritt in das Auge statt.

Aber auch bei allen Arten mit Doppelaugen findet sich diese Trennung schon lange vor Eintritt in dieselbe.

Der Zerfall des Nervus opticus in die einzelnen Fasern findet unweit von der Eintrittsstelle des Opticus in den Sehkörper statt. Die centralen Fasern ziehen direkt zu den centralen Retinazellen; die peripheren längern dagegen biegen am Grunde der Retina aus und treten successive mit den proximalen Enden der Retinazellen in Verbindung.

Eine Fortsetzung der Fasern im Leibe der Retinazellen konnte ich nicht beobachten; auch konnte ich nirgends entdecken, daß die Nervenfasern sich nicht mit dem proximalen Ende der Retinazellen verbanden oder etwas höher eintraten; ebenso wurde keine direkte Verbindung der Faser mit dem Rhabdom konstatiert, da dieses immer an den distalen Teilen der Zelle auftritt und innerhalb der Zelle liegt.

Die retinale Umhüllungsmembran.

Die Retinalkapsel (*peri M*), auf welche schon einigemal Bezug genommen wurde, ist eine Membran von ziemlicher Festigkeit und schließt alles Gewebe der Retina ein. SCHAUB schildert sie bei *Hydrodroma* als eine dünne Bindegewebsschicht, mittels welcher der Augenbulbus innen an der Chitinkapsel befestigt ist. Diese Membran ist nicht strukturlos und homogen, sondern es liegt ihr an der innern Seite eine besondere dünne zellige Matrix an, deren Zellen groß und äußerst flach sind, daher trifft man die lang gestreckten Kerne (K_3) in großer Entfernung voneinander an, und auf ungünstigen Schnitten können nur einzelne oder oft gar keine getroffen sein; darauf beruht wohl die Annahme GRABER'S und HENTSCHEL'S, daß diese Membran bei Araneinen und Myriapoden strukturlos und homogen sei.

Wie schon früher hervorgehoben wurde, fällt derjenige Teil der Membran, welcher GRABER den Namen „präretinale Membran“ gegeben hat. Da ein Glaskörper nicht vorhanden ist, so ist dies ganz natürlich, da die Membran immer als eine Folge der Verwachsung der sich jederseits begrenzenden Zellwände, der Retina und des Glaskörpers, dargestellt wird. Die Retinalkapsel zeigt innerhalb der beiden Hydrachniden-Gruppen Verschiedenheiten, so daß es angemessen ist, sie an der Hand der einzelnen Vertreter zu erläutern.

Abgesehen von einem geringfügigen Unterschied zeigt uns *Curvipes* am deutlichsten die charakteristischen Merkmale dieser Gruppe,

welche Doppelaugen besitzt. Hier umhüllt die Retinalkapsel (Fig. 7, 8, 9 *peri M*) beide Augen, ohne zwischen die beiden Retinae einzudringen, wie es unter anderm PURCELL bei den Phalangiden beschreibt, nur mit dem Unterschiede, daß sich bei den Angehörigen der *Curvipes*-Gruppe diese Membran auch auf die Linsen fortsetzt und über dieselben hinwegzieht.

Natürlich befinden sich mit der Linse auch die Anhängsel derselben, wie der hakenförmige Fortsatz (Fig. 7, 11, 12 *Fo*) und die chitinöse Verbindungsbrücke beider Linsen, innerhalb der Retinalmembran. Bei den Arten, welche wie *Curvipes* eine chitinöse Verbindung der Linse mit der Cuticula besitzen, wird diese Membran an der Stelle durchbohrt (Fig. 7 *Chb*). Daran anschließend, möchte ich auf die merkwürdigen Verhältnisse aufmerksam machen, wie sie uns ein Längsschnitt durch das Auge von *Limnesia* liefert (Fig. 22). Wir sehen hier zwischen Linse und Cuticula eine allseitig geschlossene chitinöse feine Membran, welche einen Hohlraum umschließt. Womit dieser ausgefüllt war, konnte nicht festgestellt werden, jedenfalls war er frei von Gewebe. Diese Membran legt sich einerseits dicht der Linse an (Fig. 22 *x*), andererseits der Innenseite der Körpercuticula. Dazwischen liegen die Umbiegestellen von der einen Seite zur andern (Fig. 22 bei *K. K*).

An dieser Stelle konnte ich auf jeder Seite einen ziemlich großen Zellkern (*K. K*) entdecken, welche ich als Kerne der Matrix dieses Chintinhäutchens in Anspruch nehmen möchte.

Wäre dieser Hohlraum mit einer Flüssigkeit oder mit Luft angefüllt, so würde das Auge, wie in ein Kissen eingebettet, darauf ruhen.

Anders liegen die Verhältnisse bei der *Diplodontus*-Gruppe, wo die Linse mit der Cuticula direkt zusammenhängt. Hier kann die retinale Membran sich nicht auf die Linse fortsetzen, sondern setzt sich an der Stelle, wo die Cuticula zur Linse anschwillt, ringsherum an derselben an (Fig. 20 *x. x*). Dabei befindet sich der Linsenfortsatz zum Unterschied von *Curvipes*, wo derselbe sich innerhalb der Membran befindet, außerhalb derselben und liegt wie eine Leiste in einer Rinne, welche an dieser Stelle die Retina bildet, in der Membran eingelagert (Fig. 24 *Fo Q*).

Muskulatur und Beweglichkeit der Augen.

Es fiel schon lange auf, daß manche Hydrachniden bewegliche Sehorgane besitzen; so erwähnen KRAMER und SCHAUB, wie schon im

Abschnitt über die Linse angeführt wurde, bei *Atax*, HALLER bei *Diplodontus*, daß zur Bewegung der Augen Muskeln vorhanden sind; fast jeder von denselben gab sich Mühe, die Ursachen dieser Bewegung und speziell die Ansatzstellen der Muskeln zu finden.

Während nach SCHAUB der schon des öftern erwähnte Haken an der Linse dorsal in der Cuticula endigt und ein zartes Muskelband an der Stelle, wo der Sehnerv sich zum Augensbulbus erweitert, am Bindegewebe desselben ansetzt, verlegt KRAMER die Ansatzstelle des Muskels an das Ende eben dieses Fortsatzes. Auch HALLER beobachtete bei *Diplodontus* „einen hornförmigen Chitinfortsatz an der Augenlinse zum Ansatz von Muskeln“.

Diese geteilten Ansichten rühren hauptsächlich von der Zartheit des Muskelbands her, welches bei Isolationspräparaten leicht reißt und auf Schnitten nur durch künstliche Färbung deutlich hervortritt.

Um Klarheit in die Sache zu bringen und ein einheitliches Prinzip der Bewegung der Augen aufzustellen, wurden möglichst viele Arten auf diese Verhältnisse hin untersucht. Zur Verfügung standen: *Limnesia undulata* und *histrionica*, *Curvipes carneus*, *Hygrobatas longipalpis*, verschiedene Arten von *Arrhenurus*, *Diplodontus despiciens*, *Eylais extendens* und *Hydrodroma*.

Wenden wir uns zu den Arten mit völlig getrennten Augen einer Seite, *Limnesia* und *Diplodontus*, so wurde hier nur eine Bewegung des vordern größeren Auges beobachtet, während das hintere kleinere absolut unbeweglich war. Dies ist mit dem oben erwähnten Chitinfortsatz der Linse in Zusammenhang zu bringen, der immer nur am vordern Auge zu finden ist. An seinem proximalen in das Körperinnere ragenden Ende setzt sich ein zarter Muskel (*M*) an, welcher nach einem dorsal gelegenen Punkt führt (Fig. 22 *M*).

Während bei *Limnesia*, wo sich die Linse samt Fortsatz leicht isolieren ließ, hauptsächlich dies an sorgfältigen Isolationspräparaten konstatiert wurde, wo an dem Fortsatz immer noch ein Stück des daran ansetzenden Muskels zu finden war, konnte bei *Diplodontus*, der wegen seines weichhäutigen Panzers leichter zu schneiden war, dies sehr genau an Schnitten dargestellt werden.

Wir finden hier an der Übergangsstelle der Cuticula in die Linsenlamelle des vordern Auges jenen nach innen ragenden Fortsatz, der ungefähr senkrecht zur Cuticula steht (Fig. 3 *Fo*). An seinem in das Innere ragenden Ende setzt ein Muskelbündel an (Fig. 23 *M* Muskel, *Fo Q* ist der quergeschnittene Fortsatz), welches unter fast rechtem Winkel zu diesem Fortsatz sich nach

der Mitte der dorsalen Cuticula hinzieht und dort über dem Darm (*D*) an dem etwas verdickten und zugleich etwas eingesenkten Panzer (*E. M*) ansetzt. Das Muskelbündel besteht hier wie auch in den übrigen Fällen aus 2 deutlich quergestreiften Muskelfasern (*M*), was besonders bei der Färbung mit Eisenhämatoxylin hervortritt. Dieselben vereinigen sich je an den beiden Ansatzstellen miteinander, während sie in ihrem sonstigen Verlaufe getrennt sind.

Aber auch bei Arten mit Doppelaugen, wie *Curvipes*, *Hygrobates* und *Arrhenurus*, fand ich dieses Prinzip in der Bewegung der Augen bestätigt. Bei diesen findet sich ebenfalls jener Linsenfortsatz nur am vordern größern Sehkörper des Doppelauges und ebenso ein daran ansetzendes Muskelbündel. Dies zeigt uns deutlich Fig. 25, welche nach einem gut gelungenen Isolationspräparat gezeichnet ist (*M* Muskel, *A. M* Ansatzstelle des Muskels an den Fortsatz *Fo* der Linse). Wir sehen hier auch deutlich, wie SCHAUB zu der Auffassung kam, „daß der Muskel an der Stelle, wo der Nerv zum Bulbus anschwillt, ansetzt“; der Muskel tritt nämlich mit den Sehnerven zugleich in die retinale Membran ein, welche hier durchlöchert ist. Der Fortsatz liegt hier innerhalb der retinalen Hülle.

Obwohl die Bewegung bei den Arten mit Doppelaugen nur vom größern Sehkörper ausgeht, bewegt sich infolge der innigen Vereinigung beider durch die Retinalmembran und die Chitinbrücken beider Linsen der kleinere Sehkörper passiv mit. Bemerkenswert ist, daß SCHAUB, wie oben schon erwähnt wurde, auch bei Arten mit absolut unbeweglichen Augen wie mit Augenkapseln (*Eylais* und *Hydrodroma*) einen zapfenförmigen Fortsatz der Linse am vordern Auge bemerkte, welcher vielleicht als Rudiment des bei andern Arten funktionierenden Fortsatzes angesehen werden kann.

Die Art und Weise der Bewegung ist bei verschiedenen Hydrachniden-Arten nicht dieselbe. Meist wird dieselbe bei frühern Autoren als eine unausgesetzt zitternde Bewegung beschrieben. Dies kann nur der Fall sein, wo der Linse eine große Bewegungsfähigkeit verliehen ist, also bei Arten, wo das Auge völlig innerhalb der Cuticula sich befindet.

Aber auch hier konnte ich noch Unterschiede bemerken; so bewegten sich bei *Curvipes* die Augen ziemlich rasch, zitternd, während bei *Hygrobates* die Kontraktion der Muskeln viel langsamer vor sich ging und ab und zu sistierte.

Noch langsamer verlief die Bewegung der Augen bei *Diplodontus*, wo man jede einzelne Muskelkontraktion gemächlich verfolgen konnte.

Dies ist auch leicht zu verstehen, da bei jeder Kontraktion infolge des Zusammenhangs des Auges mit der Cuticula diese eine Strecke weit mit eingezogen werden muß und der Panzer dann eine Einbuchtung zeigt. Die frühere Form der Cuticula wird nach Er-lahmung des Muskels durch die Elastizität der Cuticula und den Druck des Körperinnern wieder hergestellt. Es fragt sich nun, was wird durch die Kontraktion der das Auge bewegenden Muskel be-wirkt?

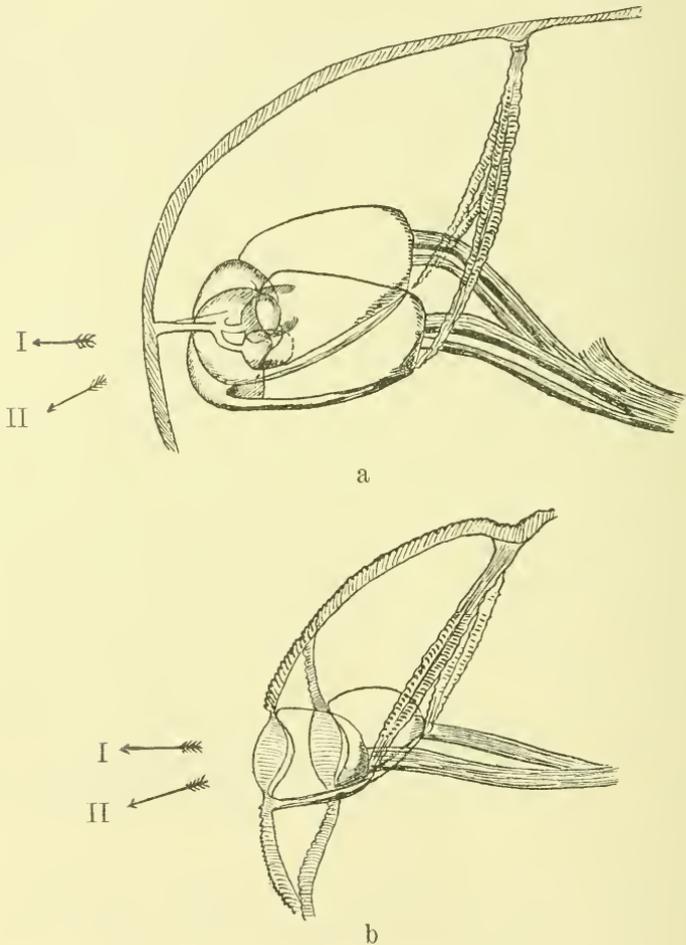


Fig. C.

Schemata zur Erklärung der Augenbewegung.
 a *Curvipes carneus*. b *Diplodontus despiciens*.

Es läßt sich dies am besten an einer schematischen Figur erklären, s. Fig. Ca u. b. Der Pfeil I zeigt uns die Richtung der Augachse in Ruhestellung, der Pfeil II die Richtung derselben bei kontrahiertem Muskel. Fig. C, a stellt uns die Bewegung bei *Cuvipes*, Fig. C, b die bei *Diplodontus* dar.

Da der Fortsatz immer ventral liegt und die Muskeln am Ende des Fortsatzes nach einem dorsalen Punkte der Cuticula ziehen, und da ferner die Retina dem Fortsatz aufliegt, so wird bei Kontraktion der Muskel das Ende des Fortsatzes und damit die Retina in ihrer hintern Region in die Höhe gezogen. Mit dem Fortsatze bewegt sich zugleich die Linse, die durch die Kontraktion in der Hauptsache nur eine Drehung erfährt. Eine jede Kontraktion des Muskels wird notwendig eine Lageveränderung der Achse des ganzen Auges (also Linse samt Retina) zur Folge haben. Diese Bewegung hat mit der, welche wir mit dem Begriff der Accomodation verbinden, nichts gemein, denn jede Bewegung hat in unserm Falle notwendig zur Folge, daß andere Regionen der Außenwelt auf die Retina projiziert werden. Es ist gleichsam ein Abtasten des Gesichtsfeldes, wie wir es bei den Daphniden finden.

Ist das Auge in Ruhe, so ist die Linse des vordern Auges nach vorn geradeaus gerichtet, und Lichtstrahlen können in der Richtung des Pfeils I in das Auge eindringen; wirkt der Muskel, so wird der hintere Teil des Auges gehoben und der vordere nach abwärts gedreht, so daß von tiefer liegenden Regionen Lichtstrahlen in der Richtung des Pfeils II in dasselbe gelangen können. Eine Drehung nach oben ist nicht nötig, da das hintere Auge nach oben und meist auch nach hinten gerichtet ist.

Außerdem konnte ich beobachten, daß die Bewegungen der beiden Augen zur gleichen Zeit nicht immer dieselben sind; so war das eine Auge oft in Ruhe, während das der andern Seite bewegt wurde.

Kurze Zusammenfassung der Resultate der frühern Abschnitte und Vergleich der Hydrachnidenaugen mit denen anderer Arthropoden.

Wenn wir versuchen, die im Vorhergehenden dargelegten Resultate in kurzen Worten zusammenzufassen, so ergibt sich etwa Folgendes:

1. Die Sehorgane der Hydrachniden sind einschichtige, nicht invertierte Ocellen; Glaskörper sowie präretinale Membran fehlen.

2. Die Retinazellen sind hauptsächlich zu Gruppen von je 2 zusammengestellt. Jede Zelle scheidet ein Rhabdomer aus, so daß wir 2teilige Rhabdome haben.

Bei *Curvipes carneus* scheidet eine Retinazelle nur an einer Stelle ein Rhabdomer aus, bei *Diplodontus despiciens* an allen Stellen, wo sie von andern Retinazellen berührt wird.

3. Die beiden vordern Ocellen sind beweglich, ausgenommen die Fälle, wo durch Einhüllung in eine Chitinkapsel Beweglichkeit ausgeschlossen ist. Bei Doppelaugen bewegt sich der hintere kleinere Sehkörper passiv mit. Die Bewegung geht von einem an einem hornförmigen Linsenfortsatz ansetzenden Muskelbündel aus, welches dorsal an der Cuticula sich festsetzt.

Durch die Bewegung wird keine Accommodation hervorgebracht, sondern die Richtung der Sehachse verändert, also nur ein anderer Gegenstand auf die Retina projiziert.

Hinsichtlich der ganzen Anlagen der Augen möchte ich als Grundform *Diplodontus despiciens* aufstellen, von dem sich einerseits durch weitere Chitinisierung der Cuticula die Augenkapseln von *Eylais* und *Hydrodroma* der *Diplodontus*-Gruppe, andererseits durch die Loslösung der Linse von der Cuticula die *Curvipes*-Gruppe gebildet haben würde.

Innerhalb der *Curvipes*-Gruppe hätten wir als Vertreter der Formen mit getrennten Augen *Limnesia*, von der sich Arten mit Doppelaugen ableiten würden.

Suchen wir die Hydrachnidenaugen im allgemeinen mit denen der Arthropoden zu vergleichen, so können nur einschichtige Ocellen hierfür in Betracht kommen, wie die von *Scolopendra*, *Iulus*, der Seitenaugen der Scorpione und das Auge der *Dytiscus*-Larve; jedoch möchte ich von einem Vergleich mit den *Iulus*- und *Scolopendra*-Augen absehen, da dieselben hinsichtlich ihrer Stellung zwischen Einzel- und Komplexaugen insofern schon auf etwas höherer Stufe stehen, als hier die einlinsigen Einzelaugen in bedeutend größerer Anzahl vorkommen und so durch Zusammenrücken zu den viellinsigen Komplexaugen überführen können; auch das Auge der *Dytiscus*-Larve möchte ich bei einem Vergleiche ausnehmen, da dasselbe zu den 2schichtigen Ocellen überleitet, indem sich Hypodermiszellen zwischen Linse und Retinazellen einschieben.

Es blieben hiermit nur noch die Seitenaugen der Scorpione übrig. Hier stimmt die Beschreibung des Baues, welche G. H. PARKER sowie E. RAY LANKESTER und A. G. BOURNE von ihnen geben, in

vielen Punkten sogar bis ins einzelne mit den Hydrachnidenaugen, besonders von *Diplodontus despiciens*, überein. Da es zu weit führen würde, alle Ansichten, die über den Bau der Seitenaugen der Scorpione geäußert worden sind, hier anzuführen, so werde ich mich nur an die genauern Untersuchungen von RAY LANKESTER und A. G. BOURNE sowie G. H. PARKER und R. HESSE halten.

G. H. PARKER faßt seine Untersuchungsergebnisse in folgende Worte kurz zusammen:

„The evidence derived from the anatomy of the adult eye, the absence of a preretinal membrane and permanent lentigen, and the continuity of the retina with the hypodermis, together with the facts derived from a study of the development of the eye, show conclusively that in scorpions the retina of the lateral eye is what LANKESTER and BOURNE have called monostichous, and that this retina, unlike that of the median eyes, is normal, not inverted.“

Dies stimmt im großen und ganzen mit den Befunden bei *Diplodontus despiciens* überein, und auch bei der *Curvipes*-Gruppe, *Curvipes*, *Limnesia* und andern, wenn wir von dem Punkte absehen, daß hier die Linse von der Cuticula durch einen Zwischenraum getrennt ist. Die Tatsache, daß ein kontinuierlicher Übergang der Retina in die Hypodermis bei den Hydrachniden nicht vorhanden ist, kann als nebensächlich gelten, da nach dem heutigen Standpunkt der Wissenschaft es als ganz sicher festgestellt gilt, daß die Retinazellen aus modifizierten Hypodermiszellen abzuleiten sind, und eine entwicklungsgeschichtliche Untersuchung des Hydrachnidenauges würde dies auch sicher zutage fördern.

Da diese Arbeit nur den Bau und nicht auch die Entwicklungsgeschichte der Hydrachnidenaugen im Sinne hatte, so wurden nur ausgewachsene Tiere zu den Untersuchungen verwendet.

Noch weiter geht diese Homologie, wenn wir die Rhabdombildung von *Diplodontus* mit der der Seitenaugen der Scorpione, spez. *Centrurus* vergleichen.

PARKER schreibt p. 98: „In *Centrurus* the retinal cells show no tendency to be arranged in groups of five [wie dies in den Medianaugen der Fall ist]; and the rhabdomic thickening takes place on all sides of the cell. This is particularly noticeable in examining the region nearest the lens. In the uttermost sections the cells are sharply outlined and the walls are very thin. In the second or third section from the lens, the walls suddenly become thicker around the whole circumference of the cell, and take on a lustrous

appearance. With KLEINENBERG's haematoxylin the substance of the rhabdomeres can be colored, and the line of demarcation between products of the separate cells can be distinguished."

Diese Beschreibung PARKER's stimmt mit der der Rhabdome von *Diplodontus* völlig überein; der Nachweis, daß die Rhabdome von *Diplodontus* 2teilig sind, ändert nichts an dieser Tatsache. Abweichend hiervon sind allerdings die Angaben RAY LANKESTER u. BOURNE's sowie HESSE's (1901), deren Untersuchungen jedoch andere Scorpionen-Arten als *Centrurus* betrafen. Erstere fanden in den Seitenaugen von *Euscorpis italicus* die Bildung des Rhabdoms aus Rhabdomeren undeutlich und nicht vollständig durchgeführt.

HESSE, der die Seitenaugen von *Euscorpis europaeus* genauern Untersuchungen unterwarf, fand die Neigung, Rhabdome zu bilden, weit ausgesprochener, als RAY LANKESTER u. BOURNE es bei *Euscorpis italicus* darstellen.

Auch der sonstige Bau der Retina von *Diplodontus* scheint nach den Angaben von PARKER und RAY LANKESTER u. BOURNE mit dem der Scorpione übereinzustimmen. RAY LANKESTER u. BOURNE machen über die Differenzierung der Retinazellen der Seitenaugen der Scorpione folgende Angaben:

„The retina consists of unicellular elements, or nerve-end cells, and of indifferent cells. The indifferent cells occur both between the nerve-end or retinal cells, as „interneural cells“ and around the edge of the retina as „perineural cells“. The indifferent cells all contain pigment, the retinal cells are probable pigmented on their peripheries.“

Hiernach ließen sich die „perineural cells“ gut mit der peripheren Randzone der Pigmentzellen (Fig. 3 u. 20 Pz) bei *Diplodontus* gleichstellen, während man den „interneural cells“ diejenigen von *Diplodontus* homologisieren könnte, deren Kerne in Fig. 10a mit K_2 bezeichnet sind. Die Lage der perineural cells, besonders an den jüngern Stadien, aber auch am ausgewachsenen Tiere, brachte PARKER auf den Gedanken, dieselben für corneogene Zellen zu halten. Dies tritt auch in seiner Figur zutage, wo die peripheren Zellen der Retina ähnlich wie bei der *Dytiscus*-Larve sich über die centralen zwischen die Linse und die andern Retinazellen einzuschieben scheinen.

Eine ähnliche Verbindung der Rhabdome wie bei *Diplodontus* fand auch PURCELL bei einer großen südamerikanischen Vogelspinne sowie bei vielen Dipneumonien. Dort „producirt jede Zelle 2—6 Rhabdomere, von denen jedes mit einem der Rhabdomere jeder

anliegenden Zelle verwächst. Auf diese Weise nimmt jede Zelle Theil an der Bildung von 2—6 verschiedenen Rhabdomen. Jedes Rhabdom ist das Produkt von in der Regel nur 2 Zellen und erscheint deshalb auch zweitheilig.“

Auch HESSE (1901) erwähnt solche Rhabdombildungen im Auge von *Scolopendra* und der Spinnen, speziell dem Hauptauge von *Steatoda*.

Die Rhabdombildung, daß, wie bei *Curvipes carneus*, eine Sehzelle nur an einer bestimmten Stelle ein Rhabdomer ausscheidet, dem gegenüber ein Rhabdomer einer andern Zelle liegt, kommt vielfach bei Stirnocellen von Insecten vor, z. B. *Vespa*, ferner bei den Larvenaugen von solchen; so beschreibt auch REDIKORZEW, daß die 2teiligen Stäbchen im Larvenauge von *Perla bicaudata* „nur in der Mittelpartie der Berührungslinie der beiden Sehzellen gebildet werden“ und sonst nirgends im ganzen Umfange der Sehzellen lichtempfindliche Substanz ausgeschieden wird.

Daß zur Bewegung der Augen ein Linsenfortsatz mit daran wirkendem Muskel bei den Hydrachniden vorkommt, steht wohl unter den Arthropoden vereinzelt da; die Wirkung der Bewegung ist jedoch dieselbe wie bei den andern Arthropoden, wo bewegliche Augen vorkommen; so bei den Daphniden, Polyphemiden und Spinnen.

Für letztere besonders, wo auch nur das vordere Augenpaar beweglich ist, hat GRENACHER unzweideutig nachgewiesen, daß es sich hier auch nur um eine Verschiebung der Achse des Auges handelt und damit nicht Accomodation, sondern nur eine Projektion anderer Regionen der Außenwelt auf die Retina hervorgebracht wird. Treffend stellt er sie in Parallele mit den durch die äußern Augenmuskeln vermittelten Drehungen unserer eignen Augenbulbi.

Als Anhängsel an diese Arbeit über Hydrachnidenaugen möchte ich noch einiges über ein Sinnesorgan von bisher unbekannter Bedeutung, welches in nahem Zusammenhang mit den Augen steht, anführen.

Beim Isolieren der Augen fand ich, daß immer, wenn das Obersehlganglion noch mit herauspräpariert wurde, auch ein anderes Sinnesorgan damit im Zusammenhang war. Dasselbe fiel schon früher auf. CLAPARÈDE erwähnt es bei *Atax bonzi* zum erstenmal als eine „wasserhelle Blase“, die „jederseits vom Gehirn [d. h. CLAPARÈDE hielt die großen dorsalen Munddrüsen für das Gehirn] dicht nach innen von einer stets leicht wahrzunehmenden Haardrüse zu finden“ sei.

Auch HALLER bemerkt es bei *Hydrodroma*, wo es in 4facher Zahl eingelagert in die 4 Ecken des oben erwähnten Rückenschildes vorkommt; ferner fand er es bei *Eylais*. Irrtümlich hielt er es für einen Ausführgang einer Drüse.

Am genauesten beobachtete es SCHAUB bei *Atax bonzi*, wo er es dicht unter der Haut als eine wasserhelle Blase, erfüllt von rundlichen Zellen, vorfand. Er überzeugte sich auch, daß er wirklich ein Sinnesorgan mit einem zuführenden Nerven vor sich hatte, und fand, daß der Nerv nicht direkt vom Nervencentrum austrat, sondern daß derselbe ungefähr in der Mitte zwischen Auge und Nervencentrum aus dem Sehnerv sich abzweigt.

Im Bane fand er es bei den von ihm untersuchten Arten gleich, „als eine wasserhelle Blase, erfüllt von rundlichen Zellen“, nur die Anzahl und Größe solcher Sinnesorgane war verschieden.

Auch ich bemühte mich, dieses Sinnesorgan näher zu untersuchen. Auffallend groß fand ich dasselbe bei *Curvipes carneus*, wo es in der Zweizahl vorkommt. Es liegt hier direkt über dem Auge (Fig. 26 So).

Wie bei *Atax* tritt hier jederseits vom Oberschlundganglion ein ziemlich starker Nervenstrang aus. Derselbe gabelt sich zugleich in 3 Äste (Fig. 26 No, No' und UN), wovon je einer zum größern und kleinern Sehkörper des Doppelauges (No, No') führt, während der 3. (UN) ein Sinnesorgan (S. O) innerviert, dessen Gestalt pilzförmig sich unter der Cuticula erstreckt. Der Nerv stellt den Stiel des Pilzes dar. Mit seiner breiten Oberfläche liegt er dorsal dicht der Cuticula an, so daß es sich uns, von oben betrachtet, kreisförmig darbietet. Es ist vollkommen durchsichtig, so daß man das darunter liegende Auge (A) gut hindurch schimmern sieht. Dem Mittelpunkt zu verlaufen die von oben deutlich sichtbaren Zellgrenzen der 10—12 Zellen, welche jedoch in der Mitte nicht zusammenstoßen; sondern es bleibt ein kleiner centraler Raum frei, der wahrscheinlich auch von einer Zelle ausgefüllt wird. Die peripheren Ränder der Zellen erscheinen etwas ausgezackt und in Fäserchen ausgezogen. So bietet es sich uns an Totalpräparaten und am lebenden Tier dar.

Längsschnitte zeigen uns den nähern histologischen Bau desselben. Er setzt sich aus einer Lage lang gestreckter Zellen zusammen, an deren proximalem Ende der Nerv tritt. Ungefähr in der Mitte liegt der große Zellkern (K), der immer einen stark lichtbrechenden Nucleolus zeigt. Auf Fig. 27 ist noch ein centraler

Spalt zu sehen, den ich jedoch, da er sonst nirgends mehr sich zeigte, auf künstliche Einflüsse zurückführen möchte.

Überhaupt stehen die Zellen selbst miteinander in lockerer Verbindung, da sie sich leicht isolieren lassen und auch auf Schnitten oft Risse und Spalten zwischen den einzelnen Zellen sich zeigen.

Am distalen Ende der Zellen fand sich regelmäßig eine Art Saum (Fig. 27 *SA*), der ziemlich breit eine grobe Struktur zeigt und an manchen Stellen quer gestreift ist. Derselbe hob sich nur durch seine dunklere Färbung von dem übrigen Protoplasma ab und scheint eine Absonderung der Zellen zu sein. An seinem distalen Ende waren noch feine Fäserchen zu entdecken.

Das ganze Organ ist in eine Membran, wie die Retina in die Retinalmembran eingehüllt, welche sich von der Hypodermis abzweigt.

Diese Membran ist auch auf dem zuleitenden Nerven eine Strecke weit zu verfolgen (Fig. 27 *HyM*).

Die Cuticula zeigt im ganzen Umkreis dieses Organs keine Besonderheiten; sie behält ihre gleichmäßige Stärke und besitzt weder eine Haarborste noch einen Ausführgang oder Porenkanäle. Auffallend war die Stärke des zuführenden Nervenstrangs (*UN* Fig. 26, *N* Fig. 27) im Vergleich zu den beiden *Nervi optici*; er war im Mittel $22,5 \mu$ stark, während der *Opticus No* für das größere nur 15μ und *No'* für das kleinere Auge nur $9,5 \mu$ dick war.

Was die Zahl dieser Sinnesorgane betrifft, so fand ich es bei *Curvipes* in der Zweizahl vor, und zwar auch schon beim Nymphenstadium dieser Art, wo es regelmäßig etwas nach rückwärts verlagert war.

Bei *Eylais* kommt es ebenfalls in der Zweizahl vor, wo es jederseits in einer Höhlung der die beiden Chitinkapseln der Augen verbindenden Brücke liegt; bei *Hydrodroma* kommt es, wie schon oben erwähnt, in 4facher Zahl vor. Hier, wie bei *Eylais*, ist über jedem derselben eine Haarborste eingelenkt.

Über die Funktion dieser Organe herrschen die verschiedensten Ansichten; diejenige HALLER'S, welcher diese Organe für Hautdrüsen hielt, ist von vornherein ausgeschlossen. SCHAUB und CLAPARÈDE haben sich nicht bestimmt ausgesprochen; beide sind geneigt, dieselben für den Gehörsinn zu reklamieren, haben aber diese Ansicht nicht direkt ausgesprochen, weil keinerlei feste Körper, wie Otolithe, darin wahrgenommen werden. Der enge Zusammenhang der Nerven

dieser Organe mit dem Augennerv führt SCHAUB zu der Vermutung, daß es vielleicht rückgebildete Augen seien.

Auch aus dem Vorstehenden läßt sich nur ein negativer Schluß auf die Funktion derselben ziehen. Gegen die Annahme von Geschmacks- oder Geruchsorganen spricht, daß sie keine Kommunikation mit dem umgebenden Medium besitzen, und gegen ein Gehörorgan, daß kein Otolith vorhanden ist und überhaupt bei Arthropoden Gehörorgane in dieser Form nicht vorkommen.

Auch gegen die Annahme, es sei ein rückgebildetes Auge, sprechen verschiedene Umstände.

SCHAUB, der dieses Organ bei *Atax* und *Hydrodroma*, wo dieselben ziemlich klein sind, untersuchte, möchte es am liebsten als rudimentäres Auge betrachten. Aber die pilzförmige Gestalt, wie es bei *Curvipes* sich uns darbietet, ferner die bedeutende Größe sowie das vollkommene Fehlen einer linsenförmigen Anschwellung der Cuticula oder eines sonstigen dioptrischen Apparats sprechen nicht für die Annahme eines rudimentären Auges.

Es ist mir eine angenehme Pflicht, auch an dieser Stelle meinem hochverehrten Lehrer Herrn Prof. Dr. BLOCHMANN meinen aufrichtigen Dank für das mir stets entgegengebrachte Wohlwollen auszudrücken. Er hat von Anfang an diese Arbeit mit regem Interesse verfolgt und mir jederzeit seinen bewährten Rat zuteil werden lassen.

Auch Herrn Prof. Dr. HESSE fühle ich mich durch seine vielfache Unterstützung zu großem Dank verpflichtet.

Literaturverzeichnis.

- BERTKAU, PH., 1886, Beiträge zur Kenntnis der Sinnesorgane der Spinnen.
I. Die Augen der Spinnen, in: Arch. mikrosk. Anat., V. 26.
- CARRIÈRE, J., 1885, Die Sehorgane der Tiere, München.
- , 1886, Kurze Mitteilungen aus fortgesetzten Untersuchungen über die Sehorgane, in: Zool. Anz., Jg. 9.
- , 1890, Bau und Entwicklung des Auges der zehnfüssigen Crustaceen und Arachnoiden, in: Biol. Ctrbl., V. 9.
- CLAPARÈDE, E., 1859, Zur Morphologie der zusammengesetzten Augen bei den Arthropoden, in: Z. wiss. Zool., V. 10.
- , 1868, Studien an Acariden, *ibid.*, V. 18.
- CRONEBERG, 1878, Ueber den Bau der Hydrachniden, in: Zool. Anz., 1878.
- FRISCH, J. L., 1730, Beschreibung von allerlei Insekten, Berlin 1730, V. 8.
- GEGENBAUR, C., 1890, Vergleich. Anatomie der Wirbeltiere, V. 1, Leipzig 1898.
- GRABER, G., 1880, Über das unioorneale Tracheatenaug, in: Arch. mikrosk. Anat., V. 17.
- GRENACHER, H., 1879, Untersuchungen über das Sehorgan der Arthropoden, Göttingen 1879.
- , 1880, Über die Augen einiger Myriapoden, in: Arch. mikrosk. Anat., V. 18.
- HALLER, G., 1882, Die Hydrachniden der Schweiz, in: Mitth. naturf. Ges. Bern, 1882.
- HENTSCHEL, 1899, Beiträge zur Kenntnis der Spinnenaugen, in: Zool. Jahrb., V. 12, Anat.
- HENKING, H., 1882, Beiträge zur Anatomie, Entwicklungsgeschichte und Biologie von *Trombidium fuliginosum*, in: Z. wiss. Zool., V. 37.

- HESSE, R., 1900, Über die Organe der Lichtempfindung bei niederen Thieren, VI. Die Augen einiger Mollusken, *ibid.*, V. 68.
- , 1901, Über die Organe der Lichtempfindung bei niederen Thieren, VII. Die Arthropodenaugen, *ibid.*, V. 70.
- KORSCHULT and HEIDER, 1893, Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Thiere, Jena 1893.
- KRAMER, P., 1875, Beiträge zur Naturgeschichte der Hydrachniden, in: *Arch. Naturgesch.*, Jg. 45, V. 1.
- LANKESTER, E. RAY and A. G. BOURNE, 1883, The minute structure of the lateral and central eyes of *Limulus* and *Scorpio*, in: *Quart. J. microsc. Sc.*, V. 23.
- LATREILLE, P. A., 1831, *Cours d'Entomologie*, première année, Paris 1831.
- LEYDIG, F., 1855, Zum feineren Bau der Arthropoden, in: *Arch. Anat. Physiol.*, Jg. 1855.
- , 1864, Das Auge der Gliederthiere, Tübingen.
- , 1864, Tafeln zur vergl. Anat.
- , 1857, *Lehrbuch der Histologie des Menschen und der Thiere*, Frankfurt.
- , 1902, *Horae zoologicae*, Jena.
- v. LINNÉ, C., 1761, *Fauna Suecica*; editio altera, Stockholm 1761.
- MILTZ, O., 1899, Das Auge der Polyphemiden, in: *Bibl. zool.*, V. 11.
- MÜLLER, O. F., 1781, *Hydrachnae, quas in aquis Daniae palustribus detexit*, Lipsiae.
- MÜLLER, J., 1829, Fortges. Untersuchungen über den Bau der Augen bei den Insekten und Crustaceen, in: *Arch. Anat. Physiol.*, Jg. 1829.
- MARK, E. L., 1887, Simple eyes in Arthropods, in: *Bull. Mus. comp. Zool. Harvard Coll.*, V. 13.
- PARKER, G. H., 1887, The eyes in Scorpions, *ibid.*, V. 13.
- PATTEN, W., 1886, Eyes of Molluscs and Arthropods, in: *Mitth. zool. Stat. Neapel*, V. 6.
- PFEFFER, W., 1901, Die Sehorgane der Seesterne, in: *Zool. Jahrb.*, V. 14. *Anat.*
- PIERSIG, W., 1900, Deutschlands Hydrachniden, in: *Bibl. zool.*, V. 22.
- PURCELL, FR., 1894, Über den Bau der Phalangidenaugen, in: *Z. wiss. Zool.*, V. 58.
- REDIKORZEW, W., 1900, Untersuchungen über den Bau der Ocellen der Insekten, in: *Z. wiss. Zool.*, V. 68.
- ROESEL, A. J., 1755, *Insektenbelustigungen*, V. 3.
- v. SCHAUB, R., 1888, Über die Anatomie von *Hydrodroma*, in: *SB. Akad. Wiss. Wien, math.-naturw. Cl.*, V. 97.
- SWAMMERDAM, JOH. J., 1752, *Bibel der Natur*, Leipzig 1752.

Erklärung der Abbildungen.

Zur Vergrößerung der Präparate wurde ein ZEISS'sches Instrument benützt. Die Art der Vergrößerung ist in Klammern der jedesmaligen Figurenerklärung beigegeben. Die Figuren selbst sind mit Hilfe eines ABBÉ'schen Zeichenapparats entworfen.

Bedeutung einiger wiederholt vorkommender Buchstaben:

<i>C</i> Cuticula	<i>L</i> homogener distaler Teil der Linse
<i>Chb</i> chitinöses Band, welches Linse mit Cuticula verbindet	<i>L</i> ₁ proximaler weicher Teil der Linse
<i>Chb'</i> chitinöses Band, welches die beiden Linsen des Doppelauges verbindet	<i>M</i> Augenmuskel
<i>F</i> Fettkörper	<i>No</i> Nerv zum größern Sehkörper des Doppelauges
<i>Fo</i> Linsenfortsatz	<i>No'</i> Nerv zum kleinern Sehkörper des Doppelauges
<i>Fo. Q</i> Linsenfortsatz, Querschnitt	<i>peri M</i> periretinale Membran
<i>Hj</i> Hypodermis	<i>Px</i> Pigmentzellen (?)
<i>K</i> ₁ Retinazellkern	<i>R, r</i> Retina des größern, kleinern Sehkörpers
<i>K</i> ₂ Kerne interneuraler Zellen	<i>Rh</i> Rhabdom
<i>K</i> ₃ Kerne der periretinalen Membran	

Tafel 27.

Fig. 1. Ansicht der Augen und des Rückenschildes von *Hydrodroma* (ZEISS Oc. 1, Ob. c).

K Augenkapseln von innen gesehen, *A* vorderes Auge, *A*₁ hinteres Auge, *RSch* Rückenschild, *a* 5. dorsales unpaares Rückenschildauge, *So* Sinnesorgane.

Fig. 2. Das 5. unpaare Rückenschildauge von *Hydrodroma* in starker Vergrößerung. (ZEISS Compens. Oc. 6, Ölimmersion $\frac{1}{12}$.)

Cp Cutispapillen, *Px* Pigmentzellen.

Fig. 3. Darstellung der Linsenverhältnisse von *Diplodontus*, nebst dem Linsenfortsatz, nach einem Schnittpräparat. An der mit *x* bezeichneten Stelle ist zwischen Linse und dem Linsenfortsatz die Kontinuität unterbrochen.

An allen andern Präparaten war dies nicht zu finden, so daß dieser Riß wohl künstlich ist. (ZEISS Ob. 1, Öl. $\frac{1}{12}$.)

Fig. 4 u. 5. „Augenbrille“ von *Eglais extendens*

4) von innen gesehen und entpigmentiert

5) von außen gesehen und nicht entpigmentiert.

CB die chitinöse Verbindung der beiden Augenkapseln, *C* Chitinleiste, *No* N. opticus des vordern Auges, *No'* N. opticus des hintern Auges, *Rh* Rhabdomen des vordern Auges, *rh* Rhabdomen des hintern Auges, *L* Linse des vordern Auges, *L*₁ Linse des hintern Auges, *K* Augenkapseln.

(ZEISS Oc. 1, Ob. c.)

Fig. 6. Totalpräparat des Doppelauges von *Curripes*, nicht entpigmentiert.

Pg Pigmentkörper.

Fig. 7. Etwas schief geführter Längsschnitt durch das größere Sehorgan des Doppelauges von *Curripes carneus*, entpigmentiert.

*C, C*₁ die beiden Cuticularschichten, *Chb* chitinöse Verbindung der Linse mit der Cuticula, *Rz* Retinazelle mit langem Fortsatz, *Sti* Stiftchensäume, *Z*₁ *Z*₂ Retinazellen.

(ZEISS Ob. C, Oc. 3.)

Fig. 8—12. Fünf aufeinanderfolgende Querschnitte durch die Retina des größern Sehkörpers des Doppelauges von *Curripes carneus*, entpigmentiert.

*Rh*_{1, 2, 3, 4, 5, 6} Rhabdome, in 10 *r* die Retina des kleinern Sehkörpers, in 11 *L* die Linse des kleinern Sehkörpers, angeschnitten.

(ZEISS Oc. 2, Ob. E.)

Fig. 13. Querschnitt durch ein Rhabdom von *Curripes carneus*, stark vergrößert.

(ZEISS Oc. 3, Ölimmersion $\frac{1}{12}$.)

Zg Zellgrenze, *P* Protoplasma, *Nfi* Neurofibrillen.

Fig. 14. Längsschnitt in der Richtung des Pfeiles in 13.

(ZEISS Oc. 2, Ölimm. $\frac{1}{12}$.)

R Retina des größern Sehkörpers, *r* Retina des kleinern Sehkörpers, *Zg* Zellgrenze, *Nfi* Neurofibrillen.

Tafel 28.

Fig. 15—19. Rhabdomverhältnisse bei *Diplodontus despicieus*.

(ZEISS Oc. 3, Ölimm. $\frac{1}{12}$.)

Fig. 15. Querschnitt durch einen Teil der Retina des vordern Auges.

Fig. 16. Querschnitt durch einen Teil der Retina des hintern Auges.
rh Rhabdomere.

Fig. 17. Längsschnitt durch einige Rhabdome von *Diplodontus*.
(ZEISS Oc. 2, Ölimm. $\frac{1}{12}$.)
Bj Bindegewebe.

Man sieht an den mit *Rh* bezeichneten Rhabdomen, daß dieselben spitz zulaufen.

Fig. 18. Schnitt durch die Spitzen einiger Rhabdome.

OG Die oberste Schneide der Rhabdomplatten, die bei *Rh* schon wieder etwas längs oder vielmehr schräg getroffen sind.

(ZEISS Oc. 3, Ölimm. $\frac{1}{12}$.)

Fig. 19. Etwas schematisierter Querschnitt eines Teils der Retina.
(ZEISS Oc. 3, Ölimm. $\frac{1}{12}$.)

Man sieht hier, daß die Retinazellen der Peripherie nicht an allen Stellen, sondern nur an Berührungsstellen mit andern Sehzellen Rhabdomere ausscheidet. *pRz* periphere Retinazellen, *cRz* centrale Retinazellen.

Fig. 20. Etwas schiefer Längsschnitt, durch das vordere Auge von *Diplodontus despiciens*.

(ZEISS Comp. Oc. 6, Ölimm. 2 mm.)

X Ansatzstellen der periretinalen Membran an der Cuticula,
NH Fortsetzung der periretinalen Membran auf den Sehnerven,
BM Basalmembran.

Fig. 21. Längsschnitt durch das hintere Auge von *Diplodontus despiciens* (Oc. 1, Ölimm. $\frac{1}{12}$.)

Fig. 22. Längsschnitt durch das vordere Auge von *Limnesia undulata*.
K, K Kerne der Matrix (?) des Chitinhäutchens *C, H*, welches sich einerseits bei *X* der Linse, andererseits der Cuticula auflegt.
(ZEISS Oc. 3, Ob. C.)

Fig. 23. Querschnitt durch *Diplodontus despiciens*, kombiniert aus 2 Schnitten, auf denen der ganze Verlauf des Augenmuskels *M* von seiner Ansatzstelle (*FoQ* am Linsenfortsatz) bis zu derjenigen am dorsalen Teile der Cuticula (*EM*) zu sehen ist.

D Darmquerschnitt.

(ZEISS Oc. 2, Ob. E.)

Fig. 24. Schnitt durch die Retina und Linsenfortsatz (*Fo, Q*), um zu zeigen, daß der Linsenfortsatz in die rinnenartig eingebuchtete Retina eingelassen ist und daß die periretinale Membran zwischen Retina und Linsenfortsatz liegt.

(ZEISS Oc. 1, Ölimm. $\frac{1}{12}$.)

Fig. 25. Entpigmentiertes Isolationspräparat des Auges von *Curvipes carneus*.

OG Oberschlundganglion, *UN* Nerv zu dem Sinnesorgan unbekannter Funktion, *AM* Ansatzstelle des Muskels an den Chitinfortsatz der Linse (*Fo*), *l* Linse des kleinen Sehkörpers des Doppelauges.

(ZEISS Oc. 2, Ob. C.)

Fig. 26. Ansicht des Sinnesorgans unbekannter Funktion bei *Cuvipes carneus* nach dem Leben gezeichnet; der Untergrund ist schwarz gemacht, um die Durchsichtigkeit des Organs sehen zu lassen.

(ZEISS Oc. 1, Ob. C.)

So Sinnesorgan, *A* Auge, *C* Cuticula, *No. No'* Nervi optici, *UN* Nerv zum unbekanntem Sinnesorgan.

Fig. 27. Längsschnitt durch dasselbe.

N Nerv desselben, *NoNo'* Augennerven, *M* Augenmuskel, der von hier aus nach einem dorsalen Teile der Cuticula zieht, *Sa* Saum, quer gestreift, dieses Sinnesorgans, *HyM* hypodermale Membran, welche dasselbe vollkommen einhüllt, *K* Kerne, der das Organ zusammensetzenden Zellen.

(ZEISS Oc. 3, Ob. C.)

*Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.*

Über die Frage vom Muskelansatz und der Herkunft der Muskulatur bei den Arthropoden.

Von

E. Suetlage.

(Aus dem Zoologischen Institut zu Freiburg i. B.)

Mit Tafel 29–30 und 3 Abbildungen im Text.

Die Frage nach dem Zusammenhang zwischen der Muskulatur und dem Integument der Arthropoden ist noch immer nicht in zufriedenstellender Weise beantwortet worden. Es ist dies um so auffallender, als eine Menge Forscher in älterer und neuerer Zeit derselben ihre Aufmerksamkeit zugewendet haben, allerdings meist nur nebensächlich und bei Untersuchung einer einzelnen Gruppe — oft nur einer einzelnen Species — des Arthropodenstammes. Die mannigfaltigen und einander vielfach widersprechenden, auf ganz verschiedenen Auffassungen beruhenden Angaben der Autoren veranlaßten mich, eine eingehende, nur auf diesen Punkt gerichtete Untersuchung der in Betracht kommenden Verhältnisse an möglichst verschiedenartigem und reichhaltigem Material vorzunehmen, in der Hoffnung so zur Förderung unserer Kenntnisse auf diesem Gebiet beitragen zu können. Ich gebe im Nachstehenden die Resultate meiner Untersuchungen über den anatomischen und histologischen Bau der Muskelansätze bei Arthropoden, sowie diejenigen einer entwicklungsgeschichtlichen Arbeit, die mir zur vollständigen Aufklärung der fraglichen Punkte notwendig erschien.

I.

Es dürfte nicht uninteressant sein und das Verständnis wesentlich erleichtern, wenn ich der Besprechung meiner eignen Ergebnisse eine kurze chronologisch geordnete Übersicht der Forschungen und Anschauungen meiner Vorgänger vorausschicke, soweit deren Arbeiten mir bekannt geworden sind.

Einer der ersten, der sich mit Hilfe der neuern Technik (Schnittmethoden, Färbungen) mit der Frage nach dem feinem Bau des Muskelansatzes beschäftigt hat, ist ALEXANDER VITZOU in seiner Arbeit über das Integument der Decapoden (in: Arch. Zool. expér., V. 10, 1882, p. 485). Er kommt zu dem Schluß, daß die Muskelbündel sich nicht direkt an den Panzer ansetzen (comme on l'a soutenu jusqu'en ce moment), sondern an die Basalmembran der Epithelzellen.

Ungefähr zu demselben Resultat gelangt gleichzeitig VIALLANES in den Recherches sur l'histologie des insectes et sur les phénomènes histologiques qui accompagnent le développement post-embryonnaire de ces animaux (in: Ann. Sc. nat. Zool. (6), V. 14, 1882. „Quand on examine un faisceau primitif conservant encore ses insertions, on voit qu'il s'attache à une cellule hypodermique toujours un peu plus grosse que ses voisines. (Pour déterminer avec précision ce mode d'insertion, il convient de traiter une enveloppe dermo-musculaire par un séjour de vingt-quatre heures dans l'alcool au tiers!) Par la dilacération [durch die natürlich die feinere Struktur vollkommen zerstört ist] le faisceau primitif s'isole alors parfaitement de la cellule hypodermique et l'on remarque, qu'ici comme chez les vertébrés, le sarcolemme enveloppe de toutes parts la substance contractile et qu'il ne cesse point aux points d'insertion.“

FRENZEL (in: Arch. mikrosk. Anat. V. 25, 1885, p. 148 f.) findet zwei verschiedene Arten des Ansatzes bei den von ihm untersuchten Decapoden: Bei *Maja* und *Paguristes*, wo die zurückziehenden Muskeln (des Darmes) nur vereinzelt auftreten, stehen die einzelnen Epithelzellen dicht nebeneinander gereiht, wie ein typisches Cylinder- oder Palissadenepithel da. Bei andern Decapoden, so bei *Astacus* und noch viel mehr *Scyllarus*, jedoch sind sie entweder alle einzeln oder in Gruppen durch fasrige Muskelsehnen, welche sich an die Cuticula ansetzen, voneinander getrennt. — — — Ich bin nicht sicher, ob diese Sehnen chitinös sind, und so wohl als eine Abscheidung der Matrixzellen anzusehen wären, oder ob es bindegewebige Stränge

sind, die sich nur zwischen jene Zellen einschieben. Das letztere scheint mir allerdings das Wahrscheinlichere zu sein, usw. . . . Zuweilen sieht man sogar auch Muskelstämmchen bis nahe an die Cuticula herantreten, wie bei *Astacus* und *Scyllarus*. Sonst setzen sich diese erst an der Basis des Epithels an ihre Sehnen in Form feiner Fibrillen an, um sich allmählich nach der Peripherie hin zu vereinigen und auf diese Weise kräftige Muskelstämme zu bilden.

LEYDIG (Zelle und Gewebe, 1885, p. 145) sagt: Wenn sich bei Arthropoden Chitinsehnen entwickeln, so gehen dieselben, wie ich längst gezeigt und von andern auch bestätigt worden ist, unmittelbar in die cuticulären Lagen des Hautpanzers über. Wie sich aber der Ansatz gestaltet, wenn ohne eigentliche Sehne der Muskelprimitivbündel unmittelbar an die Haut sich heftet, ließ sich gerade bei dem genannten Insect (*Hydrophilus piceus*) gut sehen. Man bemerkt, daß die Substanz der Scheiben fein zerschlossen ausgeht und die auf solche Weise entstandenen Fransen gingen über in das nach unten sich ebenfalls auffasernde Schwammwerk des Protoplasmas der Matrix- oder Hypodermiszellen des Integuments.

BERTKAU beschreibt zur selben Zeit die betreffenden Verhältnisse am Verdauungsapparat der Spinnen mit folgenden Worten: Am besten läßt sich das Epithel am Saugmagen wahrnehmen, und hier ist auch das genauere Verhalten des Zusammenhangs zwischen den Muskelfasern und der Chitinhaut deutlich zu erkennen. Gegen das obere Ende der Seitenwände hin und an dem Außenende der oberen Wand fehlen die Muskeln; hier ist das zellige Epithel recht deutlich. Die hohen Epithelzellen der Seitenwände werden aber tiefer nach unten flacher, und an der Stelle, wo sich die Muskelfasern anheften, sind von denselben nur die Kerne unverändert übrig geblieben, während das Zellplasma fasrig geworden ist und in die Muskelfasern übergeht, doch macht sich meistens noch die Grenze zwischen dem Faseranteil der Epithelzelle und der Muskelzelle bemerkbar; dasselbe ist an der oberen Wand nach der Mitte hin wahrzunehmen usw. (in: Arch. mikrosk. Anat. V. 24, 1885, p. 406).

IDÉ (in: La Cellule, V. 8, 1892, p. 123—124) hat den Verdauungstrakt der Edriophthalmen untersucht und findet: La seconde espèce de muscles est constituée par les nombreuses fibres musculaires extrinsèques, c'est-à-dire qui relie les pièces de la poche malaxatrice soit à la cuticule dermique, soit à la charpente chitineuse dont nous avons parlé. Ces fibres, comme leurs homologues de l'oesophage, s'attachent toujours aux parois cuticulaires elles-mêmes. Elles passent

d'une part entre les cellules de l'épithélium pour s'implanter à la cuticule de la poche et d'autre part, elles s'insinuent entre les cellules épidermiques pour s'attacher directement à la cuticule externe.

Ich citiere ferner

LIST (in: Mitth. zool. Stat. Neapel, 1895, Über den Bewegungsapparat der Arthropoden): Auf tab. 4, fig. 8 ist ferner veranschaulicht, wie die Muskelzellen sich direkt an die Hypodermiszellen ansetzen, während fig. 9 eine in Entwicklung begriffene Sehne zeigt; den Hauptbestandteil bilden Protoplasma mit Kern, während die später chitinöse Substanz noch die Form eines Maschenwerks besitzt; direkt an diese Bildungszellen stößt die Muskulatur an.

JANET (Etudes sur les fourmis, les guêpes et les abeilles, 12. note 1896, p. 7 u. 8): Du côté de l'insertion étalée, chaque fibre s'insère, à plein diamètre, sur le squelette chitineux . . . Lorsque les muscles doivent s'insérer sur une surface très restreinte, cette insertion se fait par l'intermédiaire d'un tendon. Ces tendons sont de simples prolongements, plus ou moins cylindriques, de la cuticule chitineuse. L'hypoderme qui les recouvre et la cavité axiale de certains d'entre eux témoignent bien de leur mode de formation par invagination du tégument. Chacun de ces tendons se divise en autant de fins filaments que le muscle comprend de fibres. Chacun de ces fins tendons de fibres se termine en forme de cornet ou de coupe conique dissociable en fins filaments . . . Chaque fibre musculaire, s'effilant en pointe, pénètre jusqu'au fond d'un cornet dont la paroi interne lui fournit une vaste surface d'insertion.

Ihm schließt sich ENDERLEIN, in: Arch. mikrosk. Anat., V. 55 für die Oestrident-Larven an.

PANTEL (in: La Cellule, V. 15, 1898, p. 98) faßt seine Beobachtungen über den Muskelansatz bei *Thrixion halidayanum* in den Worten zusammen: Nous le définirons en disant que l'insertion est cuticulaire, non hypodermique.

Zu demselben Resultat kommt

HECHT (in: Arch. Zool. expér. (3), V. 7, 1899) in seiner Arbeit über die *Microdon*-Larve.

Am ausführlichsten haben sich DUBOSQ (ibid. (3), V. 5, 1898) und HOLMGREN (in: Anat. Anz., V. 20, 1902) über die fraglichen Beziehungen zwischen Muskel, Hypodermis und Chitin ausgesprochen, von denen ersterer die Chilopoden untersuchte, letzterer die Musciden. DUBOSQ kommt ähnlich wie LEYDIG zu dem Schluß, daß die Fibrillen der Muskelfaser sich mit entsprechenden Fibrillen der Epithelzellen

verbinden. Es gibt nach ihm keine Basalmembran zwischen Epithel und Muskel, als einzige Grenze findet er: une ligne sombre; elle n'est pas autre chose qu'une série d'épaississements des fibrilles dont on ne saurait dire, s'ils appartiennent aux fibrilles épithéliales ou aux fibrilles musculaires, les uns et les autres ne pouvant être distingués.

Auf einige andere interessante Beobachtungen dieses Autors werde ich später noch zurückzukommen haben.

HOLMGREN endlich findet auf seinen Schnitten durch Eileiter und Scheide von *Sarcophaga* und *Musca* nicht weniger als 3 verschiedene Arten der Verbindung zwischen Muskulatur und Integument nebeneinander: 1. die Muskelzelle verdrängt die Matrixzellen des Chitins, ihre Fibrillen lassen sich bis in die Chitinschicht hinein verfolgen. Es wird also hier Chitin durch Muskelzellen gebildet. 2. Die Muskelzellen lösen sich, sobald sie die Epithelien erreichen, in eine Anzahl Äste auf, welche die Epithelien umspinnen und bis in die Chitinschicht hinein sich fortsetzen. 3. Die Muskelfibrillen tauchen in die Epithelzelle hinein (unter Durchbrechung der Basalmembran), die sie sie in ihrer ganzen Länge durchsetzen, um sich endlich mit einem chitinisierten Teil in das Chitin festzusetzen. HOLMGREN nimmt im letztern Falle keine Kontinuität zwischen Muskelsubstanz und Plasma an, im Gegensatz zu DUBOSQ und LEYDIG.

Ich habe absichtlich die Arbeiten meiner Vorgänger so ausführlich besprochen und ihre, in andern Worten oft schwer definierbaren Ansichten, so weit möglich, wörtlich citiert, um zu zeigen, zu wie verschiedenartigen Ergebnissen dieselben, je nach der bearbeiteten Arthropodengruppe, ja oft an Mitgliedern derselben Ordnung gekommen sind. Man sieht, daß sich im wesentlichen zwei Ansichten gegenüber stehen: die eine von VITZOU, VIALLANES, LIST und wohl auch BERTKAU vertretene, wonach die Muskelfasern an die Hypodermis ansetzen und keine direkte Verbindung mit der Chitindecke haben, die andere von FRENZEL und den französischen Forschern IDE, PANTEL und HECHT ausgesprochene, daß die Muskulatur unmittelbar an der Cuticula ihren Ansatzpunkt findet. Dies scheint auch die Ansicht von JANET und ENDERLEIN zu sein. Dazu käme als dritte, gewissermaßen vermittelnde Anschauung die von LEYDIG und DUBOSQ, welche von einem Verschmelzen, resp. Auffasern der einzelnen Muskelfibrillen mit oder zwischen ihnen entsprechenden hypodermalen Fibrillen, die ihrerseits wieder mit der Cuticula in Verbindung stehen, sprechen. DUBOSQ betont noch besonders das Fehlen einer

Basalmembran zwischen Muskel und Hypodermis bei der von ihm untersuchten Gruppe der Tausendrüßer.

II.

Ich gehe nun an die Beschreibung der von mir selbst erhaltenen Resultate, doch möchte ich vorher noch auf zwei Punkte aufmerksam machen, die für das Verständnis der von den genannten Forschern (soweit sie Abbildungen bringen) und von mir gegebenen Schnittbilder wichtig sind, deren Nichtbeachtung zu falschen Auffassungen führen kann und, nach meiner Ansicht, auch geführt hat. Es ist oft — bei Crustaceen besonders — die feinere Struktur des Muskels, das Verhältnis der von den Muskelzellen abgeschiedenen kontraktile Substanz zu dem plasmatischen Teil derselben nicht genügend berücksichtigt worden. Vor allem taten dies die ältern Forscher, die sich das ganze Muskelzellenplasma in kontraktile Substanz umgewandelt vorstellten, zwischen der nur noch die Zellkerne lagen. Dies ist nun, wenngleich vielfach zutreffend, durchaus nicht immer der Fall. Vielmehr bildet die kontraktile Muskelsubstanz (die wir gewöhnlich, wenn wir vom Muskel sprechen, allein im Auge haben), wie neuere Forschungen zeigen, oft nur einen verhältnismäßig kleinen Teil des ganzen Muskels und steht mit dem Plasma desselben in dauernder Verbindung, d. h. feine Fortsätze treten aus derselben heraus und gehen in das, auf Schnitten netzförmig erscheinende Plasmagerüst über. Ich kann in diesem Punkte die ENDERLEIN'schen Befunde an Dipterenlarven im allgemeinen bestätigen, wenn ich auch nur ganz ausnahmsweise — z. B. bei *Micrommata* — eine so regelmäßige Fortsetzung der KRAUSE'schen Scheiben in das Plasma, wie dieser Forscher es abbildet, fand.

Ferner ist es, wenn man auf Schnitten ein den wirklichen Verhältnissen entsprechendes Bild erhalten will, wichtig, darauf zu achten, daß nicht nur das ganze Muskelbündel, sondern jede einzelne Faser desselben, wenigstens in der Nähe des Ansatzes, wirklich möglichst genau axial, d. h. in der Längsrichtung der Faser, geschnitten ist. Auf die Fehlerquelle, die in der Vernachlässigung dieses Punktes liegt, hat schon PANTEL in seiner Arbeit über *Thrixion*, allerdings meines Wissens als einziger, aufmerksam gemacht. Ich möchte dies an Textabb. A mit einigen Worten erläutern. Es sei *M* ein Muskelbündel, *I* das Integument, an dem es befestigt ist. Dann wird nur ein in der Richtung *a—b* geführter Schnitt die Art des Ansatzes

richtig wiedergeben, während ein solcher in der Richtung $c-d$ an dem Punkte x , wo er die Faser zerschneidet, eine künstliche Grenze

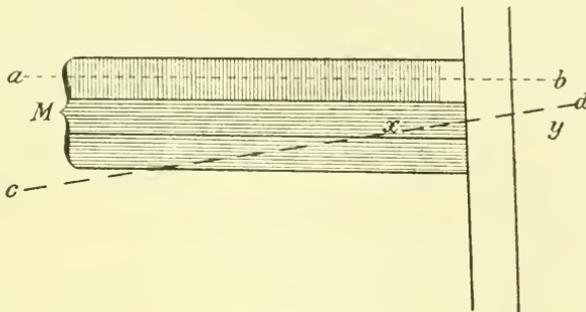


Fig. A.

(Basalmembran, Auffassung von LEYDIG, vielleicht die ligne sombre von DUBOSQ) vortäuschen wird.

Die im Nachstehenden geschilderten Untersuchungen wurden im Herbst 1903 begonnen und zum größten Teil im Zoologischen Institut der Universität Freiburg im Breisgau ausgeführt. Ich erlaube mir an dieser Stelle Herrn Geheimrat Prof. Dr. WEISMANN für die Förderung und das Interesse, welches er meiner Arbeit entgegenbrachte, meinen verbindlichsten Dank auszusprechen. Ich zog zu derselben möglichst viele verschiedene mir zugängliche Gruppen von Insecten und Crustaceen heran und zwar sowohl Larven als ausgewachsene Tiere. Bei der Auswahl des Materials verfuhr ich, um gute, brauchbare Schnitte zu erhalten, möglichst sorgfältig. Z. B. sind die meisten von mir verwendeten Larven unmittelbar nach der Häutung fixiert, wo das Chitinskelet noch weich ist und sich meist vorzüglich schneidet. Auf diese Weise erhielt ich ohne große Mühe und ohne Anwendung besonderer Hilfsmittel Serien von Schnitten, die eine gute Übersicht und Kontrolle jedes einzelnen Bildes durch Vergleich mit den vorhergehenden und folgenden ermöglichten. Ferner verwendete ich hauptsächlich Schnitte durch die Kopfreion, da die hier vorhandenen kleinen und gut abgegrenzten Muskelgruppen besonders instruktive Bilder ergaben. Jedoch wurde natürlich auch die übrige Muskulatur, vor allem des Thorax und der Extremitäten zur Untersuchung herangezogen.

Zur Fixierung gebrauchte ich mit bestem Erfolg die von Dr. PETRUNKEWITSCH angegebene Modifikation der GILSON'schen Sublimatlösung sowie konzentriertes Sublimat, in dem die durch einen Schnitt halbierten Tiere nicht zu lange belassen wurden. Gefärbt wurde meistens mit Hämatoxylin (DELAFIELD)-Eosin. Als geeignetste Dicke der Schnitte erwies sich $5\ \mu$. Doch fertigte ich auch vielfach Schnitte von $2\ \mu$ Dicke an.

Zur Untersuchung kamen von Insecten aus der Gruppe der

Apterygoten: *Lepisma saccharina*

Archipteren: Larven von *Chloë* und *Agrion*

Orthopteren: *Ectobia lapponica*

Neuropteren: *Panorpa communis*

Coleopteren: Larven von *Dytiscus* und *Tenebrio*

Hymenopteren: Wespenraupen

Dipteren: Larven von *Culer* und *Corethra*

Lepidopteren: Raupen von *Pieris crataegi*, Mikrolepidopterenraupen

Spinnen:

Atypus piceus, *Micrommata*, Wassermilben

Crustaceen:

Branchiopoden: *Artemia salina*

Isopoden: *Asellus aquaticus*

Für Tausendfüßer verweise ich auf die vorzüglichen Untersuchungen von DUBOSQ, deren Resultate sich ohne Schwierigkeit mit den von mir erhaltenen in Übereinstimmung bringen lassen.

Man kann bei den Arthropoden zwei voneinander auf den ersten Blick sehr abweichende Muskeltypen unterscheiden, zwischen denen sich allerdings alle möglichen Übergänge finden. Der eine wird — wie oben schon erwähnt — durch das Überwiegen der eigentlichen kontraktiven Muskelsubstanz, der andere durch das der plasmatischen Bestandteile charakterisiert. In ersterm Falle sieht man die Muskelfasern gewöhnlich zu mehreren dicht aneinander gereiht, dazwischen, in mehr oder weniger deutlichen Längslinien angeordnet, die Kerne der Muskelzellen (Flügel-Muskulatur der meisten Imagines). Im andern Fall finden sich nur einzelne Muskelfasern, von denen jede eingeschlossen ist in einen förmlichen Plasmanschlauch, der sie an Volumen oft um das Vier- bis Fünffache übertrifft und in welchem außerdem noch verschiedene Kerne liegen. Aus nebenstehendem Quer- und Längsschnitt durch einen Muskel von *Artemia salina*

(Textfig. B u. C) kann man sich leicht ein Bild des ganzen Muskels rekonstruieren. Derselbe erscheint danach als ein plasmareiches Syncytium, in welchem ziemlich regellos mehrere Kerne liegen und

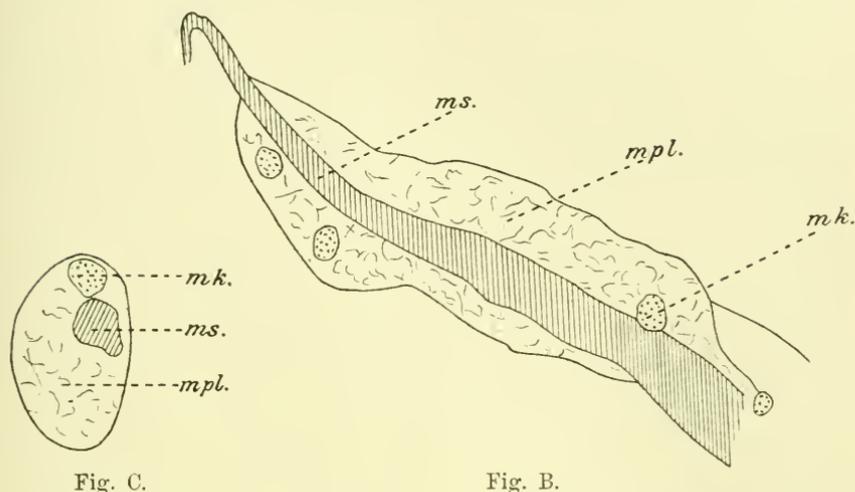


Fig. C.

Fig. B.

Fig. B Querschnitt, Fig. C Längsschnitt durch Muskel von *Artemia salina*.
 mk Muskelkern. ms quergestreifte Muskelsubstanz. mpl Muskelplasma.

außerdem ein verhältnismäßig schmales Band von quer gestreifter Muskelsubstanz abgeschieden ist. Zwischen diesen beiden Extremen finden sich, wie gesagt, alle möglichen Übergänge, z. B. bei der Larve von *Corethra* Fig. 5. Taf. 29 u. a.

Wie sich der Muskelansatz in ersterm Falle gestaltet, sieht man aus Fig. 3b, Taf. 29, welche einen Teil des Querschnitts durch den Kopf einer frisch gehäuteten *Tenebrio molitor*-Larve darstellt. Der Muskel ist fast in seinem ganzen Verlauf der Länge nach getroffen, und man kann die einzelnen Fasern desselben bis unmittelbar an die Chitindecke verfolgen. Unter dieser findet man eine Reihe von Zellkernen, die sich als eine Fortsetzung der Hypodermiskerne darstellen, ohne jedoch wie diese durch eine Basalmembran nach innen hin abgegrenzt zu sein. Vielmehr lassen sie durch ihre Lage und Anordnung keinen Zweifel, daß sie als dem Muskel zugehörig zu betrachten sind. Aus der Verfolgung der Schnittserie geht nun aber deutlich hervor, daß dieser obere Teil des Muskels zugleich die Funktion der Hypodermis erfüllt, d. h. den über ihm liegenden Teil des Chitinskelets abgeschieden haben muß. Ich möchte hier noch auf das Übersichtsbild desselben Schnitts, Fig. 3a, Taf. 29,

aufmerksam machen, auf dem man rechts den wirklichen, axial geschnittenen Muskelansatz sieht; links dagegen sind die Muskelfasern unmittelbar vor ihrem Ansatz durchschnitten und setzen scheinbar an die Hypodermis an. Man vergleiche die Abbildungen von VITZOU, LIST, BERTKAU.

Fig. 1, Taf. 29 zeigt einen Querschnitt durch die Thorakalregion einer mittelgroßen *Dytiscus*-Larve. Man kann auch hier die einzelnen Muskelfasern in ihrem Verlauf und Ansatz an die Chitindecke deutlich verfolgen. Dieselben erscheinen gegen die Ansatzstelle hin etwas verdickt, in jeder derselben liegt ein Zellkern, welcher — wie ich dies fast durchweg konstatieren konnte — in seiner Gestalt den Muskel-, in der Färbung (sehr intensive Blaufärbung mit Hämatoxylin) den Hypodermiszellkernen gleicht. Eine Basalmembran ist nicht vorhanden, so wenig wie auf Fig. 2, Taf. 29, die einen Muskelansatz der *Agrion*-Larve darstellt und im übrigen ähnliche Verhältnisse bietet. Noch verweise ich auf Fig. 4, Taf. 29, Muskelansatz bei Larve von *Chloë*. Das Bild ist im wesentlichen dasselbe wie bei den bisher geschilderten Insecten. Daneben zeigt sich hier jedoch das häufig vorkommende Anastomosieren einzelner Muskelfasern in der Nähe des Ansatzes, das sich z. B. bei *Asellus aquaticus* sehr regelmäßig findet und gleichfalls Veranlassung zu Täuschungen gegeben haben kann.

Wesentlich anders erscheint auf den ersten Blick der Muskelansatz bei den von mir untersuchten Crustaceen. Ich wähle als Beispiel *Artemia salina* und gebe in Fig. 6, Taf. 30 einen Querschnitt durch einen Teil des Kopfs. Man sieht, wie schon beschrieben, die Muskelfaser innerhalb eines umfangreichen Plasmaschlauchs, in dem verschiedene Kerne liegen.

Dieselbe teilt sich in der Nähe des Ansatzes und tritt an zwei Stellen unmittelbar an das Chitin heran. Der rechte und vordere Teil des Muskelschlauchs — wenn ich mich so ausdrücken darf — haben offenbar Chitin abgedrückt. Links sieht man ihn bei a in die eigentliche Hypodermis übergehen, die als seine kontinuierliche Fortsetzung erscheint. Die Basalmembran der letztern biegt um und bildet das Sarkolemm des Muskels. Auf diese Erscheinung hat schon DUBOSQ mit Nachdruck aufmerksam gemacht. Ich finde dieselbe auf meinen Präparaten wieder und wieder, besonders deutlich bei *Corethra*, den Raupen, *Tenebrio* u. a. Man vergleiche die betreffenden Abbildungen.

Fig. 7, Taf. 29, Muskelansatz bei *Asellus aquaticus*. Die Ver-

hältnisse sind im allgemeinen ganz ähnlich wie bei *Artemia*. Außerdem fand ich aber auf meinen Schnitten eine dunkle, bei oberflächlicher Betrachtung als Fortsetzung der hypodermalen Basalmembran erscheinende Linie, die mich zunächst an die von DUBOSQ erwähnte ligne sombre (welche allerdings auf der von diesem Forscher gegebenen Abbildung sehr viel weniger deutlich hervortritt) erinnerte. Bei näherer Untersuchung erwies sich, daß dieselbe teilweise durch eingelagerte Pigmentkörnchen — entsprechend der am Unterrande der Hypodermis stark entwickelten Pigmentschicht — teils durch Anastomosieren einzelner Muskelfasern untereinander veranlaßt wurde. Schnitte durch *Asellus*-Embryonen ließen noch deutlicher erkennen, daß auch hier der Muskelansatz in der vorhin beschriebenen Weise stattfindet, d. h. der Muskel tritt an das Chitin, steht seitlich aber mit der Hypodermis in inniger Verbindung. Die Basalmembran der letztern biegt um und bildet das Sarkolemm (Fig. 8, Taf. 29).

Fig. 5. Taf. 29, Muskelansatz aus einem Kopfquerschnitt der Larve von *Corethra (fusca?)*. Die Muskelfaser verliert ihre Querstreifung ungefähr auf der Höhe der Basalmembran, ihre Fibrillen treten aber bis an das Chitin. Der unmittelbar unter letztern liegende Teil des Muskels ist etwas dunkler (durch Hämatoxylin) gefärbt, gleich der Hypodermis. Die Muskelkerne erscheinen von ziemlich reichlicher Plasmahülle umgeben. Sehr deutlich sieht man auch hier das Umbiegen der Basalmembran in das Sarkolemm. Meine übrigen Bilder erfordern keine besondere Erläuterung mehr, da sie überall dasselbe, im Vorstehenden geschilderte Verhältnis zeigen.

Das Resultat meiner Untersuchungen an Mitgliedern fast sämtlicher Insecten- sowie einiger Crustaceen- und Arachnoiden-Gruppen fasse ich in folgenden Worten zusammen:

Der Muskel ist nicht an der Hypodermis, sondern unmittelbar am Chitin des Außenskelets befestigt. Seitlich geht die ihn umgebende, mehr oder weniger deutliche Plasmahülle ohne jede Grenze in das Plasma der Hypodermis über. Die Basalmembran der letztern biegt um und bildet das Sarkolemm des Muskels. Die unmittelbar unterhalb des Chitins liegenden Muskelzellen (deren Kerne an Gestalt den Muskelkernen gleichen, sich aber wie Hypodermiskerne färben), haben sowohl Muskelfibrillen als Chitin gebildet. Man könnte sie auffassen als Epithelmuskelzellen, da sie die Funktionen beider Gewebe ausführen.

Die Ergebnisse meiner Schnittbilder wurden bestätigt durch Beobachtungen, die ich im Frühjahr dieses Jahres an lebenden *Corethra*-Larven machte. Es waren dies nicht die Larven der allgemein bekannten *Corethra plumicornis*, sondern die einer andern Art, vielleicht *Corethra fusca*, welche ich aus einem moorigen Waldtümpel in der Nähe von Freiburg in großer Menge erhielt. Dieselben sind bedeutend gedrungener gebaut als die von *Corethra plumicornis*, leicht bräunlich gefärbt, dabei aber vollkommen durchsichtig und haben, wodurch sie sich vorzüglich zur Untersuchung eignen, relativ große Zellkerne. Letztere treten, wenn man die Tiere etwa eine Viertelstunde in wässrige Methylgrünlösung mit Zusatz von 1% Eisessig gesetzt hat, was sie ausgezeichnet ertragen, mit großer Deutlichkeit hervor, und man erhält auf diese Weise unter dem Mikroskop ein ungemein übersichtliches und instruktives Bild von dem Bau der Larve. Stellt man den Ansatz eines bestimmten Muskels, z. B. der kräftigen, quer durch den Thorax verlaufenden Stränge, welche bei der seitlichen Lage, die das Tier gewöhnlich einnimmt, am besten zu verfolgen sind, genau ein, so sieht man sehr klar den Verlauf der Muskelfasern und ihre Befestigung an der Chitindecke. Noch überzeugender war die folgende Beobachtung, welche ich an derselben Larve zu verschiedenen Malen machte. Beließ ich dieselben unter dem Deckglase in der Methylösung, so hob sich gewöhnlich nach einiger Zeit die Chitindecke von der Hypodermis ab, genau in der Weise, wie es PANTEL bei der Häutung der *Thrixion*-Larve beschreibt. Nur an den Stellen, wo die Muskeln ansetzten, blieb die Verbindung ununterbrochen, und die besonders feste Verkittung der Muskelfasern mit dem Chitin trat sehr deutlich hervor. Ein wirkliches Eindringen der Fibrillen in das Chitin, wie es z. B. HOLMGREN beschreibt und abbildet, konnte ich dagegen nicht mit Sicherheit feststellen. Zwar erhielt ich auch (auf Schnitten) oberflächlich ähnliche Bilder, doch beruhten dieselben meistens auf einem Durchschimmern der nicht genau in der projizierten Bildfläche, über resp. unter derselben liegenden Fibrillen. Nur bei *Micrommata* (Fig. 11, Taf. 29) war die Grenze zwischen Muskelsubstanz und Chitin auch bei genauester Einstellung nicht gleichmäßig, und ich hatte den Eindruck, als drängen hier tatsächlich die Muskelfibrillen in das Chitin ein, d. h. also wohl, als sei ihre Struktur bei der Umwandlung in Chitin mehr oder weniger erhalten geblieben.

Bei einem Vergleich der von meinen Vorgängern gegebenen Abbildungen mit den meinigen wird man finden, daß sie sich teilweise gut mit der von mir hier vertretenen Auffassung in Übereinstimmung bringen lassen. Dies gilt z. B. von den Crustaceenbildern von FRENZEL und IDE. Die von diesen beiden Forschern gesehenen, von Muskelfasern umspinnenen „Hypodermiszellen“ gehören dem Muskel selbst an, haben die kontraktile Substanz selbst abgeschieden, sie sind, wie gesagt, Epithelmuskelzellen. Meine Schnitte durch *Artemia salina* zeigen ganz ähnliche Verhältnisse, nur ist hier das Plasma im Verhältnis zur eigentlichen Muskelsubstanz noch stärker entwickelt. Auch PANTEL'S Befunde an *Thrixion* entsprechen genau den meinigen, ebenso läßt das betreffende Bild von DUBOSQ bei den Chilopoden auf Übereinstimmung mit dem hier auseinandergesetzten Bau der übrigen Arthropoden schließen. Das „Auffasern“ der Muskelfibrillen, von dem LEYDIG spricht, dürfte wohl darauf beruhen, daß die betreffenden Schnitte nicht genau axial (zur Längsrichtung des Muskels) geführt waren, so daß die Fibrillen kurz unterhalb des Ansatzes getrennt wurden, während die hypodermalen Fibrillen dem obern Teil einer angrenzenden, gleichfalls zerschnittenen Faser angehört haben dürften. Auf mangelhaft orientierten Schnitten beruhen offenbar die Bilder von VITZOU, BERKAU und LIST. Dergleichen Bilder findet man allerdings aus leicht begreiflichen Gründen am häufigsten, da ja nur in seltenen Fällen — gewissermaßen durch einen glücklichen Zufall — die Muskeln genau axial getroffen sein werden. Die Bilder von JANET sind zu schematisch, doch scheint es, daß auch dieser Forscher durchaus den Eindruck einer (kontinuierlichen) Verbindung zwischen Muskel und Chitin gehabt hat.

III.

Als mich meine Untersuchungen zu dem Schlusse geführt hatten, daß so allgemein — anscheinend bei allen Arthropoden — eine vollständige Kontinuität zwischen Muskel und Hypodermis stattfindet, daß es tatsächlich Zellen gibt, welche die Funktionen beider Gewebearten zu gleicher Zeit verrichten, derart, daß ich mich genötigt sah, den in dieser Tierklasse bisher nicht gebräuchlichen Ausdruck Epithelmuskelzellen anzuwenden, drängte sich mir naturgemäß die Frage auf: wie entsteht denn die Muskulatur der Arthropoden, wie kommt diese innige — ich wiederhole es — durch keine Basalmembran oder Grenze irgendwelcher Art getrennte Verbindung von Muskel- und hypodermalem Gewebe zustande?

Ich habe bis jetzt nur an einem — allerdings ganz besonders geeigneten Objekt versucht, mir Aufklärung zu verschaffen, nämlich an Nauplien, resp. jungen Entwicklungsstadien des Salzkrebsehens *Artemia salina*, und bin mir wohl bewußt, daß genauere, möglichst umfassend an verschiedenen Gruppen durchgeführte Studien nötig sein werden, um den fraglichen Punkt vollständig zu klären. Doch erscheinen mir die Resultate meiner Arbeit wichtig genug, um sie hier wiederzugeben, da sie geeignet sein dürften, den Bau der fertigen Muskulatur und ihr Verhalten zum Integument, wie ich es oben geschildert habe, leichter verständlich zu machen.

Bekanntlich verläßt *Artemia salina* das Ei im Naupliusstadium, d. h. mit nur 3 Extremitätenpaaren versehen, welche sich später zu einem Teil der Kopforgane umbilden. Die übrigen Extremitäten werden im Lauf der Weiterentwicklung nacheinander angelegt, so daß man bei Exemplaren von 3—4 mm Länge nebeneinander Gliedmaßen in allen Größen- und Differenzierungsstadien findet. Im März und April dieses Jahres hatte ich aus teils aus Triest, teils aus Odessa stammenden Dauereiern eine genügende Menge junger Artemien erhalten, die ich nach Fixierung mit heißer Sublimatlösung nach GILSON-PETRUNKEWITSCH und der gewöhnlichen Weiterbehandlung mit Iodalkohol usw. zu Schnitten verwendete. Bei der Vorbereitung zum Schneiden verfuhr ich möglichst sorgfältig, indem ich die Tiere ganz allmählich aus einer Flüssigkeit in die andere überführte und in Alkohol absolutus sowie besonders in Xylol und Paraffin nur so lange beließ, als unumgänglich nötig war. Auf diese Weise suchte ich Schrumpfung und Zerreißen der Gewebe möglichst zu vermeiden, und es gelang mir, auch die feinen Plasmastrukturen und -Verbindungen der jugendlichen Gewebe ziemlich unverletzt zu erhalten. Die Tiere wurden meistens mit Alaunkarmin bzw. Boraxkarmin vorgefärbt, wonach dieselben meist schon genügend deutliche Bilder lieferten. Bei vielen Schnittserien habe ich auch die Hämatoxylin-Eosin-Doppelfärbung angewandt, die besonders bei schon entwickelter Muskelsubstanz sehr gut differenzierte Bilder ergab.

In den Abbildungen Taf. 30, Fig. 1—5 findet man eine Reihe von Entwicklungsstadien der Extremitäten von *Artemia salina*, von der ersten, kaum bemerkbaren Hervorwölbung des Epithels bis zur Ausbildung vollständig fertiger und funktionsfähiger Muskelfasern, in denen die quer gestreifte Muskelsubstanz unverkennbar entwickelt ist. Die Tiere wurden teils frontal, teils quer geschnitten, stets in Serien, so daß man aus den aufeinander folgenden Stadien leicht das

Bild der ganzen Extremität rekonstruieren konnte. Die Abbildungen geben durchweg Schnitte wieder, die ungefähr durch die Mitte und durch die ganze Länge der Extremität geführt sind.

Fig. 1, Taf. 30 zeigt einen Frontalschnitt durch die 5 jüngsten Extremitätenknospen einer jungen *Artemia* von ungefähr $\frac{1}{2}$ cm Länge. *A* ist der Darm, welcher denselben teils fest anliegt, teils durch feine Protoplasmafäden (*b*, *b*) mit ihnen in Verbindung steht. Doch sind die Zellen desselben stets deutlich und scharf von der äußern, die Extremitäten bildenden Zellschicht abgesetzt, plasmareicher, auch in der Färbung verschieden. Die jüngste Knospe, α , ist noch kaum von der sie umgebenden einfachen Epithelschicht zu unterscheiden, nur durch das dichte Nebeneinanderliegen 2—3 flacher, von den Hypodermiskernen *h*, *h* nicht zu unterscheidender Zellkerne gekennzeichnet. In diesen wenigen Kernen, die man, wenn ihre eigentliche Bedeutung nicht durch ihre Lage erschlossen werden könnte, überhaupt nur für einen Teil des Epithels halten würde, liegen die Anlagen — die Determinanten — der ganzen künftigen Extremität, aller konstanten Teile derselben. In der zweiten Knospe, β , sieht man bereits eine größere Zahl auch durch bedeutendere Größe unterschiedener Kerne. Dieselben liegen alle in derselben Plasmamasse, die weder vom Plasma der Hypodermis noch von dem der folgenden Extremität γ durch irgendwelche Grenze geschieden ist, und sind offenbar auseinander hervorgegangen. Man findet nämlich in allen diesen Knospen die Kerne meist in lebhafter Vermehrung begriffen. Die Kernteilungsfiguren liegen häufig — jedoch nicht ausschließlich — in der äußersten, ektodermalen Zellschicht, und aus der Richtung der Spindel sieht man dann, daß die eine Tochterzelle in der hypodermalen Schicht verbleibt, während die andere den nach innen liegenden Zellenhaufen verstärken hilft, der, wie die Abbildung zeigt, die Anlage der Extremitäten β und γ bildet, ohne daß man eine Sonderung irgendwelcher Art innerhalb derselben erkennen könnte (ausgenommen eine manchmal zu beobachtende Längsanordnung der Kerne, wie dieselbe z. B. in Fig. 2, Taf. 30 α wiedergegeben ist). Der in γ bei *x* bereits deutlich differenzierte Muskel *m* (Fig. 1, Taf. 30) gehört dem Längsmuskelsystem des Rumpfs an, welches von hier an kopfwärts bereits ziemlich vollständig entwickelt ist, wie ich aus der Verfolgung dieses und der folgenden Schnitte ersehen konnte. In der folgenden Extremität, δ , hat eine Sonderung innerhalb des Syncytiums, das die Gliedmaßenknospen der vorhergehenden Entwicklungsstufen darstellte, stattgefunden, die,

in bestimmter Weise ausgebildet, auf allen meinen Schnitten durch dieses Stadium wiederkehrt und für dasselbe charakteristisch zu sein scheint. (Man vergleiche auch Fig. 3, Taf. 30.) Ein kernhaltiger Protoplasmastrang hat sich nach innen gleichsam eingestülpt, ohne aber den Zusammenhang mit der Hypodermis verloren zu haben. Vielmehr steht er überall durch ein Netz von Protoplasmafäden von mehr oder minder beträchtlicher Stärke mit ihr in Verbindung. Extremität ϵ (Fig. 1, Taf. 30) zeigt außer diesem ersten abgespaltenen Protoplasmastrang, der hier durch den Schnitt von der Hypodermis getrennt und quer getroffen erscheint, einen zweiten, welcher in ganz ähnlicher Weise sich aus der Hypodermis heraus differenziert hat.

Aus den Bildern der Extremitäten β , γ , δ , ϵ Fig. 3, 4, 5, Taf. 30, kann man sich die Entwicklung derselben leicht weiter vervollständigen. Man sieht eine fortschreitende Differenzierung, die aber immer innerhalb derselben Plasmamasse stattfindet, ohne daß man eine wirkliche Trennung und scharfe Abgrenzung der einzelnen Gewebearten durchführen könnte. Dieselbe schreitet proximal, d. h. der Körperachse zugewendet, fort. Immer neue Plasmabrücken sieht man am Ende der Extremität entstehen, während die älteren, weiter dem Körper zu gelegenen, sich weiter teilen und verästeln und mehr und mehr ihre künftige Bestimmung erkennen lassen. So stellt bereits a b Fig. 4, Taf. 30 in γ einen in Bildung begriffenen Muskel dar, was auf dem Schnitt viel deutlicher hervortritt, als auf der Abbildung wiedergegeben werden konnte. Ganz unverkennbar ist ein solcher aber schon in ϵ vorhanden, wo die Ausbildung zu der für *Artemia salina* typischen, von einem umfangreichen Plasmaschlauch umhüllten Muskelfaser vollständig beendet ist. Ich habe es hier nur mit der Entwicklung der Muskulatur zu tun, möchte aber darauf hinweisen, daß auch die Nerven der Extremitäten auf diese Weise entstanden zu denken sind.

Auf den allerjüngsten Naupliusstadien der *Artemia* besteht der hintere Teil des Körpers einschließlich der Partie, aus welcher später die Extremitäten hervorsprossen, überhaupt nur aus einer ein-, höchstens zweischichtigen Zellenwand, wie aus der Vergleichung von Quer- und Frontalschnitten und der Rekonstruktion derselben unzweifelhaft hervorging.

Diese Zellenwand umschließt eine größere Höhlung, in der sich der Darm befindet. In der innern Schicht, soweit dieselbe ausgebildet, liegen die Zellkerne oft quer angeordnet (im Gegensatz zu den meist „palissadenartig“ gestellten Kernen der äußern Schicht),

gleichsam Ketten bildend. Überall aber kann man diese Ketten bis zu ihrem Übergang in die äußere Epithelschicht — deren Kerne an der Verbindungsstelle stets dieselbe Richtung haben wie die Kerne der Ketten — verfolgen.

Ich bin auf dieses Verhältnis genauer eingegangen, weil ich in der Literatur Angaben fand, in denen nur aus dieser Querlage der innern Zellschicht ihre Zugehörigkeit zum Mesoderm gefolgert wird. Ich halte dies nicht für berechtigt, da meine Schnitte zeigen, daß an den Übergangsstellen die Epithelzellen genau in der Weise angeordnet sind wie die innere Zellschicht.

Zusammenfassend möchte ich das Ergebnis meiner Untersuchungen über die Entwicklung der Extremitätenmuskulatur von *Artemia salina* dahin aussprechen, daß dieselbe nicht von einem besondern Keimblatt aus, durch sekundäres Hineinwachsen oder -wuchern und nachträgliche Verbindung mit der Hypodermis resp. dem Chitin entsteht, wie man bisher als allgemein gültig für die Arthropoden annahm, sondern daß sie sich an Ort und Stelle differenziert und zwar aus der Hypodermis, also dem Ektoderm. Ich habe an *Artemia salina*, die ich vom eben ausgeschlüpften Nauplius an in allen Entwicklungsstadien und auf zahlreichen Schnittserien untersuchte, nichts gefunden, was man als Mesoderm in dem Sinne eines besondern Keimblattes bezeichnen könnte. Ob man von einem solchen bei den Arthropoden überhaupt sprechen kann, müssen weitere Untersuchungen lehren. Jedenfalls halte ich nach allem, was ich gesehen, die Entstehung der Muskulatur aus einem solchen für unwahrscheinlich; ich bestreite sie für *Artemia salina* und behaupte, daß hier jedenfalls die Entwicklung sich direkt von der Hypodermis und zwar gleich von den Ansatzstellen des künftigen Muskels aus vollzieht.

Zur Stütze meiner hier entwickelten Ansicht möchte ich noch folgende Punkte von allgemeiner Bedeutung hervorheben: Ist es nicht von vornherein unwahrscheinlich, daß die Muskulatur der Arthropoden aus einem besondern Keimblatt, einem Mesoderm, stammt, da sie fast ausschließlich am Chitin, einer durchaus ektodermalen Bildung, ihren Stützpunkt findet? Es dürfte noch schwieriger sein, sich phylogenetisch eine solche Auffassung zurechtzulegen, als dieselbe für die Ontogenese zu beweisen. Mir scheint, man sollte hier auf jeden Vergleich mit den Wirbeltieren, bei denen sowohl die Muskulatur als ihre Stützsubstanz, das Skelet, mesodermalen Ursprungs sind, verzichten. In einem solchen Vergleich

beruhend auf der großen — aber, wie neuere Forschungen gezeigt haben, doch nicht in dem bisher angenommenen Maße vorhandenen — Ähnlichkeit des quer gestreiften Arthropodenmuskels mit dem der Wirbeltiere, sowie in der uneingeschränkten Übertragung der Lehre von den drei Keimblättern auf einen Teil der niedern Tierklassen hat aber wohl die bisher vertretene Auffassung ihre stärkste Stütze gefunden. Die Keimblätterlehre dürfte, so berechtigt sie für die Wirbeltiere sein mag, auf die Insecten und ihre Verwandten jedenfalls nur in einem beschränkten Sinne zutreffen.

Die im ersten Teil meiner Arbeit geschilderten Beziehungen zwischen Muskel, Hypodermis und Chitin widersprechen an und für sich schon dem Gedanken einer sekundären Verbindung zwischen der Muskulatur und ihrem Stütz- und Ansatzpunkt, dem Außenskelet. Wie will man sich das Hereinwuchern eines besondern, selbständig entstandenen Gewebes an ganz bestimmte Stellen der Körperoberfläche erklären? Mit dem Begriff der „prästabilierten Harmonie“ dürften sich heutzutage wohl nur wenige Naturforscher noch zufrieden geben. Ich wies schon darauf hin, daß wir uns auch phylogenetisch die Muskulatur doch nur in unmittelbarem Anschluß an ihren Stützpunkt — in diesem Falle das Außenskelet — entstanden denken können. Alle diese theoretischen Betrachtungen werden vollständig gestützt durch meine Befunde an *Artemia salina*: hier entwickelt sich jedenfalls die Muskulatur unmittelbar von ihren Ansatzpunkten aus, mit denen sie im ganzen Verlaufe der Entwicklung nie den Zusammenhang verliert.

Im Augenblick, wo ich im Begriff bin, diese Arbeit in Druck zu geben, gelangt eine eben erschienene Arbeit von R. H. STAMM in meine Hände: Om Musklernes Befæstelse til det ydre Skelet hos Leddyrene. Der Verfasser behandelt dasselbe Thema, das ich im Vorstehenden erörtert habe, an ähnlichem, ja teilweise an demselben Material. Aus einem der Arbeit beigegebenen französischen Résumé ersehe ich, daß Verfasser zu dem Schluß kommt, der Muskel sei stets an der Basalmembran der Hypodermis befestigt, wohl durch eine Art Verkittung, da er eine Fortsetzung der Muskelfibrillen in die Epithelzellen ausdrücklich für ausgeschlossen erklärt.

Da der eigentliche dänische Text mir leider nicht zugänglich ist, kann ich hier nur der Vermutung, die mir bei Betrachtung der übrigens sehr schönen und getreuen Abbildungen noch wahrscheinlicher wird, Ausdruck geben, daß Verfasser sich in vielen Fällen durch Bilder, wie ich sie auf S. 500 schildere, hat täuschen lassen. Schnitte

wie in fig. 11, 24, 29 und andern wiedergegeben, dürften wohl nicht durch die Längsachse des Muskels geführt sein. Fig. 28 z. B. entspricht durchaus den von mir geschilderten Verhältnissen. Die vom Verfasser selbst von diesem und einigen andern seiner Schmitte gegebene Erklärung scheint mir nicht recht überzeugend. Daß der Muskel in der Nähe der Ansatzstelle seine Querstreifung verliert — was ich selbst auch beobachtete — spricht doch nicht gegen seine Fortsetzung bis zum Chitin. Aufgefallen ist mir ferner, daß Verfasser von quer gestreifter Muskelsubstanz als gleichbedeutend mit Muskel spricht, während sie bei vielen Arthropoden nur einen verhältnismäßig kleinen Teil des letztern bildet, wie oben auseinandergesetzt. Beweisend für meine Ansicht erscheinen mir vor allem auch die entwicklungsgeschichtlichen Befunde, die ich im letzten Teil dieser Arbeit besprach.

Erklärung der Abbildungen.

Bezeichnungen.

<i>bm</i> Basalmembran	<i>mpl</i> Muskelplasma
<i>ch</i> Chitin	<i>ms</i> quer gestreifte Muskelsubstanz
<i>h</i> Hypodermis	<i>p</i> Pigmentschicht
<i>hk</i> Hypodermiskern	<i>pl</i> Plasma
<i>M</i> Muskel	<i>plbr</i> Plasmabrücke
<i>mk</i> Muskelkern	

Vergrößerung, wo nicht anders angegeben, 500 : 1.

Tafel 29.

Fig. 1. Muskelansatz aus einem Querschnitt durch den Thorax der Larve von *Dytiscus marginalis*.

Fig. 2. Querschnitt durch den Thorax einer *Agrion*-Larve, Muskelansatz.

Fig. 3a. Querschnitt durch den Kopf der Larve von *Tenebrio molitor*. Ganzer Muskel, um den wahren (rechts) und falschen (links) Muskelansatz zu zeigen. 100 : 1.

- Fig. 3b. Derselbe Muskelansatz. 500 : 1.
Fig. 4. Muskelansatz bei der Larve einer *Chloë*-Species.
Fig. 5. Muskelansatz bei der Larve von *Corethra (fusca?)*.
Fig. 6. Muskelansatz bei einer Mikrolepidopterenraupe.
Fig. 7. Muskelansatz bei *Asellus aquaticus*.
Fig. 8. Muskelansatz eines fast reifen Embryo von *Asellus aquaticus*.
Fig. 9. Muskelansatz bei *Lepisma saccharina*.
Fig. 10. Muskelansatz bei *Panorpa communis*.
Fig. 11. Muskelansatz bei einer *Micrommata*-Species.
Fig. 12 u. 13. Muskelansätze von Wespenlarven (Afterraupen).

Tafel 30.

Fig. 1. Schnitt durch 5 Extremitätenknospen (ganz junge Stadien) eines 5 mm langen Nauplius von *Artemia salina*.

A Darmwand, *b. b* Protoplasmafäden zwischen derselben und den Extremitäten.

Fig. 2. Schnitt durch 3 andere Extremitätenknospen.

ksp Kernspindel.

Fig. 3. Schnitt durch 2 etwas weiter entwickelte Extremitäten von *Artemia salina*.

Fig. 4. Schnitt durch 2 schon mehr differenzierte Extremitäten, bei a—b bereits etwas Muskelsubstanz abgeschieden.

Fig. 5. Schnitt durch Extremität von *Art. sal.* mit deutlich ausgebildetem Muskel.

Fig. 6. Muskelansatz bei erwachsener *Artemia salina*.

*Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.*

Beiträge zur Kenntnis der Spermatogenese bei den Arachnoiden.

Von

Hans Bösenberg.

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Marburg.)

Mit Tafel 31–33.

Unter den Samenelementen der Arachnoiden finden sich solche von ganz abweichender Form, eine Erscheinung, die besonders Phalangiden und Acarinen betrifft. Da auch bei andern Gruppen der Arthropoden abweichend gestaltete Spermatozoen vorkommen — ich erinnere besonders an die Crustaceen —, so fand man an dieser Tatsache kaum etwas Besonderes. Umsomehr mußte es auffallen, daß andere Arachnoiden, die Scorpione, wiederum Spermatozoen von typischem Bau, mit Kopf und Schwanz versehen, besitzen. Dies läßt die Vermutung gerechtfertigt erscheinen, es möchten sich auch die übrigen Gruppen, die hinsichtlich ihrer Spermatozoen noch eine Ausnahmestellung einnehmen, auf die typische Form zurückführen lassen. Bei den Araneinen lag diese Möglichkeit um so näher, als es durch WAGNER'S verdienstvolle Untersuchungen bekannt wurde, daß die von den frühern Autoren als so merkwürdig beschriebene scheibenförmige Spermatozoengestalt erst später angenommen wird und daß vorher das reife Spermatozoen typisches Aussehen zeige. Wenn also, wie WAGNER als erster erkannte, die Samenkörper der Araneinen normal gebaut sind, nämlich aus einem „Spieß“, Kopf und Schwanz-

anhang bestehen, so durfte wohl angenommen werden, daß ihre Genese mit derjenigen der typisch gestalteten Spermatozoen im wesentlichen übereinstimmen werde.

Für die Spermatogenese im allgemeinen haben die Arbeiten der beiden letzten Jahrzehnte so weitgehende Übereinstimmungen gebracht, daß man heute von einer gewissen Gesetzmäßigkeit für manche Vorgänge zu sprechen berechtigt ist. Weiterhin gelang es auf Grund der neu gewonnenen Erfahrungen die Zahl der abweichenden Formen dadurch immer mehr zu reduzieren, daß man die Gültigkeit gewisser Vorgänge auch für diese erkannte und dadurch in vielen Fällen überhaupt erst ein richtiges Verständnis der Samenelemente ermöglichte.

Es lag also für mich nahe, auf Grund der letzten spermatogenetischen Forschungen und mit Hilfe der neusten Methoden unter den Arachnoiden zunächst die Araneinen hinsichtlich ihrer Spermatogenese zu untersuchen und die Beobachtungen alsdann auch auf die Phalangiden und Acarinen auszudehnen. In Rücksicht auf die mir zu Gebote stehende Zeit mußte ich die letztern leider ausschalten und mich auf Araneinen und Phalangiden allein beschränken. Im Folgenden lege ich die Ergebnisse meiner Untersuchungen nieder.

I. Teil.

A r a n e i n e n .

Die Genese der Araneinenspermatozoen ist meines Wissens bis heute nur von zwei Forschern gründlich untersucht worden. V. SIEBOLD, LEYDIG, LEUCKART und BERTKAU, die über diesen Gegenstand schrieben, konnten mit den unvollkommenen Hilfsmitteln ihrer Zeit unmöglich eine in unserm Sinne erschöpfende Arbeit liefern. GILSON war der erste, der in seinem Sammelwerk „La Cellule“ mit der der übrigen Arthropoden zusammen die Spermatogenese der Araneinen histologisch genauer untersuchte.

Die einzige umfassende Arbeit lieferte J. WAGNER in seinen „Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte der Arthropoden“, die 1896 in russischer Sprache mit einem deutschen Résumé erschien.

Im Folgenden werde ich mich nur mit dieser letzten zu beschäftigen haben, da GILSON der Umwandlung der Spermatide in das Spermatozoon, diesen bei weitem verwickeltesten und interessantesten Prozessen, denen meine Untersuchungen lediglich galten, keine Aufmerksamkeit schenkte. Eine Arbeit von LOUISE B. WALLACE über die Spermatogenese der Spinnen, die diese in einer kurzen Mitteilung über das „accessorische Chromosom bei den Spinnen“ im Anat. Anz., V. 18 ankündigte, ist mir bis heute nicht zu Gesicht gekommen und jedenfalls noch nicht erschienen.

Material und Methoden.

Von vornherein war mir klar, daß den Untersuchungen eine möglichst breite Grundlage zu geben sei, und so dehnte ich sie auf alle mir zur Verfügung stehenden Gattungen aus. Ich gebe zunächst eine Übersicht über das verwendete Material:

Familie	Gattungen
Lycosoidae:	<i>Lycosa, Pisaura</i>
Drassoidae:	<i>Gnaphosa, Drassus, Agraecca, Clubiona</i>
Misumenoidae:	<i>Xysticus, Philodromus</i>
Heteropodoidae:	<i>Micrommata</i>
Salticoidae:	<i>Ergane</i>
Dysderoidae:	<i>Dysdera, Segestria</i>
Theridioidae:	<i>Linyphia, Phyllonetis</i>
Euetrioidae:	<i>Epeira</i>
Tetragnathoidae:	<i>Tetragnatha</i>
Agalenoidae:	<i>Tegenaria, Agalena, Histopona, Coelotes</i>
Dictynoidae:	<i>Anaurobius</i>

Ich berücksichtigte diese Arten zunächst, um festzustellen, ob und welche Differenzen in der Histogenese der Spermatozoen vorhanden seien, dann aber auch, um zur Wahl der geeignetsten Formen möglichst günstige Bedingungen zu erhalten. Schon sehr bald erkannte ich, daß zwei Familien die brauchbarsten Objekte boten, die Lycosoiden und Agalenoiden. Diese haben nach meinen Erfahrungen die größten Samenelemente und weiterhin den Vorzug, daß sie in unserer deutschen Spinnenfauna wohl mit am zahlreichsten vertreten sind. Zur Zeit als ich meine Untersuchungen begann, März 1903, standen mir unter geschlechtsreifen Araneinen außerdem nur 3 Gattungen (*Lycosa, Tegenaria* und *Coelotes*) zur Verfügung, und so brachte mich schon dieser Umstand dahin, diesen Formen besondere Aufmerksamkeit zu widmen.

Meine Darstellungen beziehen sich vor allen Dingen auf die Gattung *Lycosa*, teilweise auch auf *Pisaura* und *Agalena*. Die übrigen Gattungen wurden nur zum Vergleich herangezogen, soweit besondere Verhältnisse, Kleinheit der Zellen, Undeutlichkeit gewisser Phasen, nicht einen Vergleich allzu sehr erschwerten. Ich möchte übrigens hier schon konstatieren, daß mir bei den übrigen Formen wesentliche Differenzen in der Histogenese der Spermatozoen nicht auffielen, obwohl Unterschiede in Größe und äußerer Gestalt nicht zu verkennen waren.

Zur Gewinnung des notwendigen Materials präparierte ich nur Spinnen, deren Pedipalpen die Charakteristica der geschlechtsreifen Tiere zeigten. Die Bauchdecke der Spinnen wurde zunächst weit aufgerissen; sodann wurden in physiologischer Kochsalzlösung die Leberlappen zurückgeschlagen und die beiden röhrenförmigen Hoden mit den vielfach gewundenen Vasa deferentia vermittelst feiner Nadeln herausgehoben.

Zunächst stellte ich von den so gewonnenen Objekten Strichpräparate her, die ich zur ersten notwendigen Orientierung in frischem Zustande untersuchte. Ich vermied so die mögliche Verwechslung mit Organen des Spinnapparats, die in Gestalt und Aussehen große Ähnlichkeit mit Hoden aufweisen können. Diese Strichpräparate konservierte ich auch so, daß ich einen Hoden völlig auf dem Objektträger in einem Tropfen der Kochsalzlösung verrieb und das ganze dann ca. 2 Minuten lang Dämpfen von Osmiumsäure aussetzte. Nach 24stündigem Trocknen wurden diese Präparate gefärbt und ergaben meist befriedigende Resultate. Aus diesem frisch gewonnenen und lebend untersuchten Hodeninhalte konnte ich auch in Bezug auf die Bewegung der Samenkörper höchst interessante Erscheinungen studieren, die ich später genauer beschreiben will. Versuche, in weiblichen Genitalorganen durch Strich- oder Schnittapparate Spermatozoen zu finden, blieben leider gänzlich erfolglos. Aus später zu erläuternden Gründen wären gerade in dieser Hinsicht Beobachtungen von größtem Interesse gewesen.

Der Hauptsache nach erstreckten sich meine Untersuchungen alsdann auf das Studium von Hodenschnitten. Ich benutzte zum Konservieren des Materials im wesentlichen eine Mischung von Sublimat + Alkohol abs. + Eisessig, dann HERMANN'sche und versuchsweise auch ZENKER'sche Lösung. Wenn das Präparieren rasch erfolgte und ein Austrocknen der Organe vermieden wurde, fanden Schrumpfungen bei allen Konservierungsarten nicht statt. 1—2 Stunden

blieben die Objekte in den verschiedenen Lösungen und wurden dann sofort in entsprechender Weise weiterbehandelt. Vor allen Dingen halte ich eine längere Konservierung in HERMANN'scher Lösung in Anbetracht der überaus zarten Gewebe für schädlich, da sonst eine allzu starke Bräunung eintrat, die eine Färbung nahezu unmöglich machte und eine Bleichung unbedingt verlangen würde. Die weit-aus besten Resultate lieferten die mit HERMANN'scher Lösung konservierten Objekte. Vor allem war die Konservierung des Plasmas und der Schwänze nur bei diesen so, daß sie eine klare Darstellung ermöglichte. Die Dicke der Schnitte betrug 3—5 μ .

Von Färbemitteln leistete mir besonders das HEIDENHAIN'sche Eisenhämatoxylin unschätzbare Dienste, zumal es fast die einzige Färbung ist, die das in HERMANN'scher Lösung konservierte Material gestattet. Zur Darstellung der Centrankörper und der aus ihnen hervorgehenden Zellgebilde war mir diese Färbungsmethode geradezu unentbehrlich, wenn schon die bekannten Nachteile auch bei meinen Objekten wohl zu verspüren waren. Zu brauchbaren Doppelfärbungen verwandte ich zusammen mit Eisenhämatoxylin noch gelegentlich Bordeaux-Rot. Im allgemeinen befriedigende Resultate erzielte ich weiterhin noch mit Hämatoxylin und der Doppelfärbung Hämalaun-Orange.

Teilung der Spermatocten 2. Ordnung.

Meine Untersuchungen begann ich mit dem Studium der Teilung von Spermatocten 2. Ordnung, um zunächst mit Gewißheit über den Ursprung aller in der Spermotide vorkommenden Elemente urteilen zu können, dann aber auch, weil ich bald beobachtete, daß einzelne Umformungsvorgänge zuweilen schon während der Endphasen der letzten Reifungsteilung eintreten können. Besonders mußte mich die Frage nach der Herkunft des Idiozoms und dem Verhalten der Centrankörper mit unabweisbarer Notwendigkeit zum Studium dieser Teilungserscheinungen veranlassen. Inbezug auf das weitere Schicksal der Spindelelemente in den entstehenden Spermotiden sind verhältnismäßig wenige und bei den verschiedenen Tiergruppen nicht immer übereinstimmende Angaben in der Literatur zu finden, auf die ich noch näher einzugehen haben werde.

Als auffallend muß ich die Tatsache bezeichnen, daß im Verhältnis zu den überaus zahlreichen von mir beobachteten Spermatocten 2. Ordnung und Spermotiden die Übergänge zwischen beiden, also Teilungen in den einzelnen Phasen, so selten zu verfolgen waren.

Wenn diese Seltenheit als ein Gradmesser für die Schnelligkeit angesehen wird, mit der sich diese Teilungsvorgänge abspielen — manche Autoren, so MCGREGOR neigen dieser Ansicht zu —, so muß auch für die Spinnen die Dauer der Teilung als außerordentlich kurz angenommen werden.

Die Spermatogenese der Araneinen ist eine bei den verschiedenen Familien mehr oder weniger ausgesprochen folliculäre. Besonders bei den von mir bevorzugten Familien, den Lycosoiden und Agalenoiden, ist das Vorhandensein von Follikeln charakteristisch. In jedem Follikel finden sich Zellen, deren Teilungen resp. Umformungen fast stets gleiche Stadien zeigen, ein Umstand, der in vielen Fällen geeignet ist, Zweifel an Vorgängen mancher Art zu beseitigen.

In der vorliegenden Arbeit beabsichtige ich nicht, auf die höchst komplizierten Untersuchungsergebnisse der Zellteilung einzugehen. Ich beschränke mich lediglich darauf, zu untersuchen, welche Teile der karyokinetischen Figur sich am Aufbau der Araneinenspermatide beteiligen, ohne Rücksicht darauf, wie die Genese dieser Teile sein möchte.

Meinen Schilderungen muß ich hier einige Angaben über Teilungserscheinungen, die zur Bildung von Spermatiden Anlaß geben, vorausschicken. Wohl mit die ausführlichste Schilderung gibt MEVES für *Salamandra*: Gegen das Ende der Telophase wandert das kegelförmige Bündel der Polspindelfasern in seinem Zusammenhang mit Centrankörper und Chromatinballen aus dem Gesamtverbande der Spindel heraus und bewegt sich entlang der Zellperipherie. Diese Verlagerung eines Spindelabschnittes findet nach den gegebenen Abbildungen auch bei *Amphiuma* statt, obwohl MCGREGOR sie hier nicht ausführlicher beschreibt. Nicht ganz klar liegen nach PAULMIER die Verhältnisse bei *Anasa*. Eine Verlagerung kommt hier nicht zustande, jedoch differenzieren sich deutlich 2 Faserbündel, deren endgültiges Schicksal leider nicht klargestellt wurde. Ähnliches ließe sich sagen über die von MOORE bei Selachiern gewonnenen Beobachtungen, die zwei getrennte, röhrenförmige Faserzüge entstehen lassen. Aus der umfangreichen Arbeit von EISEN über die Spermatogenese von *Batrachoseps* möchte ich nur erwähnen, daß auch hier 2 Centralspindelfaserbündel, in der Mitte verschmolzen, von einem Pol der einen Spermatide zu dem abgelegenen Pol der andern verlaufen und sich diesen beiden Bündeln gegenüber die beiderseitigen Polarfaserkegel deutlich differenzieren. EISEN nimmt übrigens für alle Fasern den gleichen

Ursprung an; sie sind sämtlich cytoplasmatischer Natur. Ziemlich ausführlich behandelt auch HERMANN diese Vorgänge in den neu entstandenen Spermatiden der Selachier; leider ist das Verständnis seiner Angaben durch das Fehlen jeglicher Abbildungen für diese Vorgänge erschwert. Offenbar konstatierte HERMANN ebenfalls die Verlagerung der Polspindelfasern im Zusammenhange mit dem Chromatin und Centralkörper. Er glaubt, daß dieser Teil der Spindel sich nach Art eines Regenschirms umgeklappt habe, so daß der Centralkörper schließlich an den Gegenpol verlagert worden sei. Die Centralspindelfasern erstrecken sich dann isoliert durch den ganzen Zelleib hindurch. Endlich muß ich hier noch der Arbeit von HENKING über die Spermatogenese von *Pyrrhocoris* gedenken, deren Ergebnisse wohl den meinigen am ähnlichsten sind. Auch HENKING beobachtete das Persistieren eines Faserbündels lange nach der Reorganisation des Kerns. Dasselbe zieht von der Zwischenplatte zu den Kernen der beiden Schwesterspermatiden. Diese „Verbindungsfasern“ bekommen an verschiedenen Stellen Anschwellungen; es ist das offenbar derselbe Vorgang, den ich als Verklumpung oder Verschmelzung später noch eingehender beschreiben werde. Schließlich liegt an Stelle der verschwundenen „Verbindungsfasern“ ein kegelförmiger Körper, den HENKING „Mitosoma“ benannte. Zeigt somit die Genese dieses „Mitosoma“ mit der des Araneinenidiozoms schon eine große Übereinstimmung, so wird die Identität, wie ich wohl sagen darf, noch auffallender, wenn man das weitere Schicksal der beiden Körper vergleicht. Beide geben durch Differenzierungen ähnlicher Natur dem Spitzenstück — wenigstens teilweise — seine Entstehung.

Ich beginne für die Araneinen mit der Endphase, die höchst charakteristische Gestaltung zeigt. Die beiden Tochterplatten rücken weit auseinander und ziehen die Spermatocyte 2. Ordnung dadurch ziemlich stark in die Länge. Die Centralkörper an der Spitze der kegelförmigen Polspindelfaserbündel kommen nahezu an die Zellperipherie zu liegen. Zwischen beiden Tochterplatten erstreckt sich nun der umfangreiche, zylindrisch geformte Zug der Verbindungsfasern, der in seinem Innern die Centralspindelfasern verbirgt (Taf. 31, Fig. 1). Auffallend ist dabei das Aussehen der Polspindelfasern, die sich der Beobachtung nahezu entziehen. Der Umfang des zwischen beiden Chromatinplatten verlaufenden Bündels nimmt bald ab, in demselben Maße, wie sich das Cytoplasma in der Mitte einzuschnüren beginnt. Ich möchte die Differenz in dem Umfange der

zwischen beiden Tochterplatten sich erstreckenden Faserzüge, wie sie Fig. 1 u. 2 (Taf. 31) wiedergeben, darauf zurückführen, daß die Verbindungsfasern, also die Fasern, die beim Auseinanderweichen die jeweiligen Schwesterchromosome verbinden, in dem Augenblicke schwinden, da die Tochterplatten ihren endgültigen Abstand voneinander genommen haben. Nach dieser Auffassung wäre also der übrig bleibende Faserzug derjenige der Centralspindelfasern allein (Taf. 31, Fig. 2).

Num tritt auch bei den Araneinen die schon von HERMANN, MEVES und MCGREGOR beobachtete Verlagerung des polaren Spindelteils zusammen mit Centralkörper und Chromatinkomplex ein. Es ist mir nicht möglich, über Verlauf und Bedeutung dieses Vorgangs irgend etwas Bestimmtes zu äußern; ich möchte in dieser Hinsicht auf die Angaben von MEVES verweisen. Inbezug auf den Grad der Verlagerung lassen sich nach meinen Beobachtungen keinerlei feste Grenzen angeben (Taf. 31, Fig. 3 u. 4).

Bis hierher gleichen meine Befunde denjenigen von MEVES und MCGREGOR in überraschender Weise, während sie weiterhin erhebliche Unterschiede zeigen. Ich beobachtete nämlich, daß das konisch geformte Bündel der Polspindelfasern sehr bald reduziert wird; es schwindet zunächst in der Mitte im weitem Verlaufe auch in seinen peripheren Teilen (Taf. 31, Fig. 3). Bekanntlich entsteht nach MEVES (*Salamandra*) und MCGREGOR (*Amphiuma*) auf diese Weise das Idiozom, also zweifellos aus Elementen dieses Faserbezirks. Ganz anders liegen die Verhältnisse bei den Spinnen. Hier schwinden diese Fasern, ohne irgend eine Spur zu hinterlassen. Ich möchte annehmen, daß sie zum Wiederaufbau des Liningerüsts in dem sich reorganisierenden Kern mit verwandt werden, eine Vermutung, die übrigens auch HERMANN bei Selachiern äußerte.

Die übrig gebliebenen Bündel der beiderseitigen Centralspindelfasern durchziehen nun als zwei schlanke, kompakte Stränge vom Kern etwas gebogen den Zelleib der Spermatide (Taf. 31, Fig. 5—7). Inzwischen ist die Zellteilung so weit fortgeschritten, daß es im Bereiche des Centralspindelfaserbündels zur Bildung einer Zwischenplatte („Zwischenkörper“ von HEIDENHAIN) kam. Diese Bildung geht bei Araneinen Hand in Hand mit der Entstehung der „Verbindungskörper“, wie J. WAGNER die merkwürdigen Gebilde nannte, die die Zwischenplatten einschließen und unter Umständen lange Zeit die Verbindung der Schwesterspermatiden unterhalten können (Taf. 31, Fig. 2—11). WAGNER's Befunde kann ich in dieser Hin-

sicht völlig bestätigen. Die „Verbindungskörper“, deren Auftreten übrigens nach unsern beiderseitigen Beobachtungen nicht die Regel zu bilden braucht, enthalten die Zwischenplatte, außerdem aber noch, wie ich glaube, die zunächst gelegenen Reste der Centralspindelfasern. Wenigstens lassen Bilder wie Fig. 10 u. 11 (Taf. 31) diese Annahme gerechtfertigt erscheinen. In seltenen Fällen habe ich gleich WAGNER Ketten von vier durch „Verbindungskörper“ zusammenhängenden Spermatiden gefunden. Die Frage nach dem weitem Schicksal der Zwischenplatte ist dadurch entschieden, daß die „Verbindungskörper“ allmählich zu Grunde gehen.

Die Züge der Centralspindelfasern, deren Ende die ehemalige Lage des Centralkörpers anzeigt — in seltenen Fällen (Taf. 31, Fig. 9) konnte ich übrigens noch ziemlich spät den Centralkörper in der ursprünglichen Lage beobachten, woraus sich ergeben würde, daß eine Verlagerung nicht stattgefunden hat — scheinen sich ziemlich lange unverändert zu erhalten. Allmählich unterliegen jedoch auch sie der Rückbildung, die sich zunächst in einer Verkürzung zu äußern scheint. Dann verschmelzen aber die einzelnen Fasern zu einem rundlichen Gebilde von völlig homogenem Aussehen das stets in unmittelbarer Nähe der Zwischenplatte liegt (Taf. 31, Fig. 8 u. 9).

Ein äußerst interessantes Moment dieses Vorgangs gibt Fig. 10, Taf. 31 wieder. Die aus der Verschmelzung beiderseitig hervorgegangenen Körper hängen noch durch eine schmale Brücke zusammen, da es in diesem Falle offenbar zur Bildung einer Zwischenplatte noch nicht gekommen war. Einen „Verbindungskörper“ mit dem Rest der Centralspindelfasern aus beiden Schwesterspermatiden, der das gleiche homogene Aussehen zeigt wie die in den beiden Zellen entstandenen Gebilde, gibt Fig. 11, Taf. 31 wieder.

In Anbetracht der Entstehungsweise und der Form des so gebildeten Körpers konnte ich naturgemäß bald vermuten, daß ich in ihm das Idiozom zu suchen habe. Ein Verfolgen der weitem Schicksale dieses Körpers bestätigte meine Vermutungen völlig.

Zum Zwecke eines bessern Verständnisses möchte ich hier die Entstehung des Idiozoms bei andern Tiergruppen kurz besprechen. Ich ziehe dabei für meine ganze Arbeit die von MEVES eingeführte Bezeichnung „Idiozom“ der wohl häufiger gebrauchten „Sphäre“ vor, weil sie mit Sicherheit Verwechslungen irgend welcher Art ausschließt. MEVES hat sie bekanntlich inzwischen zu gunsten einer neuen „Centrotheca“ wieder aufgegeben. Abgesehen davon, daß

dieser Name wohl noch gänzlich ungewohnt sein dürfte, entspricht sein Sinn auch nicht den bei Spinnen beobachteten Verhältnissen, denn niemals sah ich im Idiozom den Centrankörper liegen, glaube auch nicht, daß hier eine Umhüllung desselben durch das Idiozom überhaupt möglich ist.

Angaben über die Entstehung des Idiozoms sind verhältnismäßig selten und zum Teil recht wenig übereinstimmend. Die weitaus meisten Autoren begnügen sich damit, zu konstatieren, daß eine „Sphäre“ in der jungen Spermatide vorhanden ist. Die Entstehung, wie sie MEVES für *Salamandra* und MCGREGOR für *Amphiuma* beschrieben, habe ich bereits kurz erwähnt. Nach v. LENHOSSÉK ist die „Sphäre“ in den Spermatiden der Ratte „eine spontane, selbstständige Differenzierung des Plasmas, die wohl im Anschluß an die Centrosoma, aber ohne Beziehung zu andern, in der Zelle schon vorhandenen Gebilden entsteht.“ PAULMIER läßt bei *Anasa tristis* einen Körper (Mitosoma von PLATNER) aus Nebenkernmasse hervorgehen, der später den „Spitzenknopf“ des Spermatozoons bildet. Er betont, daß dieser Körper, wenigstens der Hauptsache nach, nicht aus Resten von Spindelfasern entstünde, sondern aus „Dottermasse“. PLATNER spricht in seiner Arbeit über die Spermatogenese von *Pyguera bucephala* und *Sphinx euphorbiæ* zwar nicht von einem Idiozom im eigentlichen Sinne, erwähnt jedoch Bildungen, die des Interesses im Hinblick auf die Verhältnisse bei den Araneinen nicht entbehren. Er äußert sich über das weitere Schicksal der Spindelfasern ungefähr folgendermaßen: An der äquatorialen Seite der chromatischen Substanz liegt eine Anzahl runder Körner von wechselnder Größe, die aus dem benachbarten, also polaren, Ende der Spindelfasern hervorgegangen sind. Der Rest der Spindelfasern persistiert noch, wandelt sich aber weiterhin in einen runden, undeutlich granulierten Körper um, ebenso verschmelzen die erwähnten Körner zu einem soliden Element. Die beiden beschriebenen Gebilde, die PLATNER „Mitosomen“ nannte, verdanken also den Spindelfasern ihren Ursprung, und zwar das große dem „äquatorialen“, das kleinere dem „polaren“ Abschnitt derselben. Beide „Mitosomen“ umhüllen schließlich den Achsenfaden direkt am Kern. Eine Gleichstellung des großen „Mitosoma“ von PLATNER mit dem Idiozom, wie ich es bei den Araneinen entstehen sah, liegt wenigstens in bezug auf die Genese sehr nahe. Auch MEVES beobachtete in den Spermatiden von *Pyguera bucephala* zwei verschiedene Bildungen, über die er sich folgendermaßen äußert:

„Aus dem äquatorialen Ende der Spindelfasern ist ein Spindelrestkörper hervorgegangen, welcher zunächst noch mit der Schwesterzelle in Verbindung steht. An der Kernwand liegt ein Körper von gleichem Aussehen, der nach seinem weitem (hier nicht beschriebenen) Verhalten mit einem Idiozom zu identifizieren ist. Über seine Entstehung habe ich bisher nichts Sicheres ermitteln können. Nach PLATNER geht er aus dem polaren Ende der Spindelfasern hervor.“

Es erscheint mir außerordentlich wahrscheinlich, daß der „Spindelrestkörper“ von MEVES dem „Verbindungskörper“ der Araneinen entspricht und daß die beiden Idiozome von *Pygaera* und von Spinnen völlig analog entstanden sein möchten.

Bei der Kritik dessen, was ich als Idiozom bezeichne, darf eine Möglichkeit nicht ganz unberücksichtigt gelassen werden. In den Spermatiden der wirbellosen Tiere ist sehr häufig ein Gebilde beobachtet und beschrieben worden, das VON LA VALETTE ST. GEORGE zuerst fand und als „Nebenkern“ bezeichnete. Eine Verwechslung mit diesem „Nebenkern“ ist meines Erachtens aber ausgeschlossen, wenn man sich vergegenwärtigt, wie diese beiden Körper sich im weitem Verlaufe der Umformung verhalten. Aus dem „Nebenkern“ entsteht die Unhüllung des Achsenfadens unmittelbar am Kern; das Idiozom der Spinnen aber liefert, wie ich später zeigen werde, das Spitzenstück des Spermatozoons. Nach MEVES ist übrigens die Entstehung des „Nebenkerns“ („Mitochondrienkörper“) unabhängig von den Spindelfasern, denn „sie erfolgt aus Körnern, die bereits in frühern Generationen der Samenzellen vorhanden sind.“

Bei dieser Gelegenheit möchte ich übrigens noch mit einigen Worten auf diese von MEVES erwähnten Körner, die „Mitochondrien“ zu sprechen kommen. Wenn schon nach meinen Beobachtungen und bei den von mir angewandten Methoden Mitochondrien in den Spermatiden der Spinnen nicht nachweisbar sind, so muß ich eine Äußerung BENDA's über diesen Punkt hier anführen. BENDA nimmt nämlich an, daß die von WAGNER „in den ruhenden Spermatiden beobachteten und abgebildeten erhaltenen karyokinetischen Spindeln höchst wahrscheinlich stäbchenförmige Mitochondrienkörper sind.“ Ich weiß nicht, auf welche der WAGNER'schen Figuren sich diese Äußerungen BENDA's beziehen, möchte aber hier betonen, daß WAGNER's Befunde in dieser Hinsicht vollkommen mit den meinigen übereinstimmen. Bei den von mir angewandten Konservierungs- und Färbungsmethoden konnte ich niemals in Spermatiden Gebilde erkennen, die irgendwie eine Identität mit

Mitochondrien hätten vermuten lassen. Wohl aber konnte ich, ähnlich wie WAGNER, Spindelteile in ruhenden Spermatischen häufig konstatieren.

Aus all dem angeführten Material ergibt sich also, daß eine absolute Übereinstimmung in der Genese des Spinnenidiazoms mit denjenigen anderer Formen in keinem Falle erwiesen ist.

Ich wende mich nunmehr zu dem Verhalten der chromatischen Teile der Spermatische. In den Tochterplatten der letzten Reifungsteilung liegen die Chromosome so dicht gedrängt, daß sie den Eindruck eines kompakten Haufens machen (Taf. 31, Fig. 1 u. 2). In demselben Maße, als die Polspindelfasern verschwinden, sondert sich um das Chromatin eine helle, unfärbbare Zone im Cytoplasma ab, die nach Ansicht der meisten Autoren als Beginn einer Kernmembranbildung anzusehen ist. Es soll damit aber keineswegs gesagt sein, daß das Schwinden der Spindelfasern in ursächlichem Zusammenhang steht mit der Bildung der Kernmembran. Die helle Zone tritt nicht gleichmäßig an allen Seiten des Chromatins auf, sondern beginnt zunächst an einer Stelle, um sich später von hier aus um den gesamten Chromatinhaufen herum auszudehnen. Meistens beobachtete ich, daß dieser helle Bezirk zuerst zwischen Chromatin und Polspindelfaserkegel auftrat (Taf. 31, Fig. 3 u. 5).

Die einzelnen Chromosome zerfallen allmählich in verschieden große, überaus unregelmäßig geformte Brocken, die einen mehr oder weniger regellosen Haufen darstellen. Ist aber erst die Bildung der Kernmembran vollendet — man erkennt das leicht an der scharf konturierten, annähernd kreisrunden Begrenzung gegen das Cytoplasma —, so bietet das Chromatin ein mehr regelmäßiges Aussehen. Die einzelnen durchweg an Größe übereinstimmenden Körner sind ziemlich gleichmäßig über das Kerninnere verteilt. Ein Kerngerüst konnte ich nie beobachten, die hellere Grundmasse des Kerns zeigt sich stets homogen. Die Lage des Kerns in der Spermatische ist nach seiner Reorganisation meist eine centrale, sein Durchmesser beträgt mindestens die Hälfte des Zelldurchmessers. Spermatische wie auch ihr Kern haben auf diesen Stadien annähernd Kugelgestalt (Taf. 31, Fig. 7—12).

Endlich möchte ich noch das weitere Schicksal des durch die Teilung in jede Spermatische gelangenden Centralkörpers kurz verfolgen, d. h. nur während des Zeitabschnitts, in welchem sich ein Zellkern und ein Idiazom bildet. Ich schicke voraus, daß ich eine einheitliche Darstellung unmöglich geben kann, da ich in bezug auf

die Zeit der Centrankörperveränderungen sehr große Differenzen beobachtet habe. An den Enden der Polspindelfaserkegel liegt je ein Centrankörper als deutlich erkennbares, zunächst rundes Korn. Schon hier findet eine Teilung statt, die sich zunächst darin äußert, daß der Centrankörper eine längliche Form annimmt, die in der Mitte eine vorerst leichte, später aber tiefere Einschnürung zeigt.

Dieser Doppelcentrankörper kann nun während der oben geschilderten Vorgänge der Verlagerung, Entstehung des Idiozoms und Reorganisation des Kerns zunächst im Verbande des Spindelfasersystems resp. in seiner polaren Lage verbleiben, oder aber von vornherein seine ursprüngliche Lage aufgeben und sich der Zellmembran entlang fortbewegen. Beide Arten des Verhaltens konnte ich in ausgedehntem Maße beobachten (Taf. 31, Fig. 3, 4, 5, 6 und 9).

Die Teilung schreitet inzwischen so weit fort, daß die beiden neu entstandenen, runden Centrankörper, die annähernd gleich groß sind, sich nur noch in einem Punkte zu berühren scheinen.

Die Spermatide mit allen ihren typischen Bestandteilen, Cytoplasma, Kern, Centrankörper und Idiozom, ist nunmehr ausgebildet und macht anscheinend, ehe die ersten Umformungserscheinungen auftreten, ein Ruhestadium durch.

Umformung der Spermatide in das Spermatozoon.

Um die mannigfaltigen und zum Teil komplizierten Änderungen, welche sich in und an der Spermatide bis zu ihrer Umwandlung in das reife Spermatozoon abspielen, übersichtlicher und einheitlicher wiedergeben zu können, möchte ich die ganze Umformungsperiode in 2 Abschnitte einteilen. Der 1. reicht bis zu dem Entwicklungsstadium, auf welchem die Spermatide folgende charakteristische Merkmale zeigt: einen etwa eiförmigen Kern mit dunkel gefärbter Chromatinplatte, ein einfaches, helles Bläschen an einem Kernpol, ein deutliches Verbindungsstück und einen intra- und extracellulären Achsenfaden. Diese Endphase des 1. Abschnitts stellt ungefähr Fig. 27 (Taf. 31) dar.

Der 2. Abschnitt beginnt mit diesem Stadium und endet mit der Einrollung, mit welcher die Umformung der Araneinen-Spermatide stets ihren Abschluß findet.

1. Abschnitt.

Die Umwandlungserscheinungen des 1. Abschnitts betreffen 3 Zellgebilde, nämlich den Kern, den Centrankörper und das Idiozom.

Der Kern der jungen Spermatide ist, wie ich schon erwähnte, von einer auf Schnitten annähernd kreisrunden Gestalt und liegt ziemlich in der Mitte des Zelleibs. Das Chromatin liegt zunächst unregelmäßig verteilt in Körnern von differenter Größe im Kerninnern (Taf. 31, Fig. 13 und 16). Die anfänglich ziemlich umfangreichen Chromatinbezirke zerfallen allmählich in immer kleinere Teilstücke, und zwar schreitet dieser Zerfall stetig vorwärts, so daß man das Alter einer Spermatide wohl am besten nach der Größe der Chromatinpartikel beurteilen kann. Ziemlich früh tritt auch ein Nucleolus auf, der von intensivem Färbungsvermögen keiner Spermatide fehlt. Bei Lycosoiden und Agalenoiden liegt der Nucleolus ausnahmslos peripher und ist von runder bis ovaler Gestalt (Taf. 31, Fig. 12, 13 und 18).

Besonders auffallend erschien es jedoch bei der Familie der Drassoiden. Hier ist seine Lage different im Kerninnern, sein Umriß sehr variabel und auch die Größe außerordentlich verschieden; meistens trennte er sich durch einen scharf markierten hellen Hof vom übrigen Kerninhalte ab.

Zuweilen waren 1 bis 2 in bezug auf ihr Färbungsvermögen sich wie Chromatin verhaltende Gebilde an irgend einer Stelle im Cytoplasma zu sehen, die, von einer hellern Zone umgeben, ein charakteristisches Bild boten. Dem Beispiel anderer Autoren folgend möchte ich diese Körper als „chromatoide Nebenkörper“ ansprechen, deren weiteres Verhalten zu verfolgen ich leider nie Gelegenheit fand. Schon die Tatsache, daß ihre Anwesenheit nicht die Regel bildet, beweist, daß sie für die Genese nicht von maßgebender Bedeutung sein können. Immerhin wollte ich es doch nicht unterlassen, sie zu erwähnen.

Die äußere Gestalt des Kerns erfährt nun insofern eine bemerkenswerte Veränderung, als sie sich aus einer kugligen in eine ellipsoide, bisweilen auch deutlich eiförmige umwandelt (Taf. 31, Fig. 18 ff.). Das Chromatin liegt nunmehr in feinen Körnchen im Kerne verteilt, sammelt sich aber der Hauptsache nach an der Peripherie an. Die meisten Familien der Spinnen zeigen übrigens in diesen Stadien Spermatidenkerne, deren ziemlich homogen gewordenes Chromatin nicht mehr den ganzen Raum innerhalb der Kernmembran erfüllt, sondern zwischen sich und der Kernmembran einen hellen, unfärbbaren Raum läßt, der wahrscheinlich eine periphere Ansammlung von Karyoplasma darstellt. Bei Lycosoiden habe

ich diese Erscheinung niemals beobachten können; es könnte sich somit wohl kaum um ein Produkt der Konservierung handeln.

Im weitem Verlaufe verschwindet der Nucleolus, und gleichzeitig ist die Ansammlung des Chromatins an der Peripherie eine vollständige geworden. Eine solche, fast vollendete, hohle Chromatinkapsel zeigt Fig. 26 (Taf. 31).

Die nun folgenden Veränderungen waren besonders schön bei den Lycosoiden zu beobachten; ich gebe sie daher nur für diese wieder. In dem eiförmigen Kern wandert das äußerst fein gewordene, gesamte Chromatin auf die eine, und zwar die von dem proximalen Centrankörper abgelegene, Seite innerhalb des Kerns und erfüllt diese als eine der Längsachse parallele, auf einer Seite annähernd plane, auf der andern konvexe, solide Platte, die sich von einem Kernpol bis zum andern erstreckt (Taf. 31, Fig. 27). Auf Querschnitten, die ungefähr in der Mitte des Kerns geführt zu denken sind, sieht man diese plan-konvexe Platte besonders deutlich, wie das auch Fig. 40 (Taf. 32) zeigt. Das Färbungsvermögen ist infolge der Dichtigkeit sehr groß; die stets tiefdunkel gefärbte Platte hebt sich von dem übrigen hellen Kerninhalt sehr deutlich ab. Diese „Chromatinplatte“, wie sie WAGNER bezeichnete, persistiert während der weitem Umformungsphasen ziemlich lange.

Der Doppelcentrankörper beginnt verhältnismäßig sehr früh seine Tätigkeit, die eine überaus umfangreiche und vielseitige ist. Ich verließ ihn bei der Teilung der Spermatocyten 2. Ordnung als geteilten, in seinen Teilstücken aber noch zusammenhängenden Körper, dessen Lage nahe der Zellperipherie ziemlich variabel erschien.

Damit die Bildung des extracellulären Achsenfadens erfolgen kann, muß das Doppelkorn sich direkt an die Zellperipherie hinbewegen; im Innern des Cytoplasmas scheint eine solche Möglichkeit nach meinen Beobachtungen ausgeschlossen. Zunächst liegen die Centrankörper so, daß ihre Längsachse parallel der Zellperipherie verläuft, dann findet eine Drehung um 90° statt, gleichzeitig auch ein festes Anlagern des äußern an die Zellmembran (Taf. 31, Fig. 13 u. 14). Von nun ab kann man also von einem proximalen und distalen Centrankörper reden. Aus dem letztern sproßt alsbald ein zarter Faden, der extracelluläre Achsenfaden hervor (Taf. 31, Fig. 14).

Wohl über keine Bildung innerhalb der Spermatide herrscht in den Arbeiten der neuern Autoren dieselbe prinzipielle Übereinstimmung wie hinsichtlich der Entstehung des Achsenfadens. In

den wesentlichsten Momenten lauten gleichmäßig die Befunde von v. BARDELEBEN, BENDA, v. LENHOSSÉK und MEVES bei Säugetieren, GUYER bei Vögeln, HERMANN, MOORE und SUZUKI bei Selachiern, BROMAN, MCGREGOR und MEVES bei Amphibien, v. KORFF und MEVES bei Gastropoden, THESING bei Cephalopoden, PAULMIER bei Hemipteren, BLACKMAN und TÖNNIGES bei Myriopoden. Die einzigen mir bekannten Ausnahmen bilden HERMANN'S Angaben für *Salamandra*, nach welchen „Centrosom und Centralspindelteile“ es sind, welche „den Schwanzfaden aus sich herausprossen lassen“, weiterhin die Beobachtungen desselben Autors an Spermatiden der Maus und NIESSING'S Befunde an demselben Objekt.

THESING äußert sich in seinen Untersuchungen über die Spermato-genese der Cephalopoden ausführlich über die Frage, welcher Natur der extracelluläre Achsenfaden sei. Ich für meine Person will in dieser Streitfrage hier keiner der ausgesprochenen Ansichten für meine Objekte zustimmen, obwohl mir die Auffassung, wie sie besonders v. LENHOSSÉK präzisierete, am wahrscheinlichsten ist.

Recht interessant erscheint mir eine bei den Spermatiden der Araneinen mit absoluter Regelmäßigkeit wiederkehrende Erscheinung, daß das freie Ende des extracellulären Achsenfadens stets in einem deutlich begrenzten Körnchen endigt und von einem oval geformten Plasmabezirk eingeschlossen ist (Taf. 31, Fig. 14 ff.) Das Vorhandensein solcher „Plasmainseln“ beschrieb übrigens schon J. WAGNER.

Ob nun dieser am Ende des Achsenfadens liegende Bezirk mit dem sich nach Art der Centrankörper färbenden Endkörnchen in irgend einer Beziehung zur Weiterbildung des extracellulären Achsenfadens steht, wage ich nicht zu entscheiden. Für eine solche Beziehung könnte die Tatsache sprechen, daß bei Spermatozoen, deren Achsenfäden ihre definitive Länge erreicht haben, sowohl das Endkörnchen wie auch die Plasmainsel völlig fehlt (Taf. 32, Fig. 50).

Mit dem Beginn der Bildung des extracellulären Achsenfadens rückt der proximale Centrankörper von dem distalen weg gegen den Kern hin vor (Taf. 31, Fig. 15). Bei sämtlichen weiteren Veränderungen bleiben beide Centrankörper ständig durch einen zarten Faden, den intracellulären Achsenfaden, in Verbindung. Über die Genese dieses Fadens kann ich mich ebenfalls in keinem bestimmten Sinne äußern. Ich möchte mich auch hier der Auffassung anschließen, daß der intracelluläre Achsenfaden ein Produkt der unter dem Einfluß der Centrankörper erfolgenden Cytoplasmaumwandlung ist; allerdings geht hier wohl die Bildung von dem proximalen Centrankörper aus.

Einen morphologischen Unterschied irgendwelcher Art zwischen intra- und extracellulären Achsenfaden konnte ich nicht erkennen.

Ist der proximale Centrankörper an der Kernperipherie angelangt, so wird die Wanderung anscheinend zunächst für eine kurze Zeit unterbrochen, denn ich fand diese Stadien in relativ großer Anzahl. Inzwischen hat der Kern seine ellipsoide Form angenommen, und zwar stets so, daß eine der Polspitzen an den proximalen Centrankörper zu liegen kommt. Es scheint in dieser Hinsicht eine Wechselwirkung zwischen Kern und Centrankörper zu bestehen, die zur Folge hat, daß die Anlagerung eines Kernpols an den proximalen Centrankörper, oder auch umgekehrt, schließlich stets zustande kommt.

Von dem einen Kernpol beginnt nach einiger Zeit der proximale Centrankörper gegen den andern Pol hin vorzurücken. Diese Wanderung brachte mich zunächst zu dem Glauben, der Centrankörper dringe in das Kerninnere ein, wie ja auch analoge Vorgänge in dieser Hinsicht in der Spermatogenese anderer Formen bekannt sind. Allein die eigentümliche Krümmung des intracellulären Achsenfadens, soweit dieser mit dem Kern verbunden erscheint (Taf. 31, Fig. 12 u. 18), und dann ganz besonders Bilder, wie sie in Fig. 27, Taf. 31 wiedergegeben sind, ließen mich unzweifelhaft erkennen, daß diese Fortbewegung außerhalb des Kerns, der Kernmembran entlang, erfolge.

Nachdem so der proximale Centrankörper ungefähr die Hälfte bis zwei Drittel der Kernoberfläche in der Längsrichtung des Ellipsoids passiert hat, bleibt er liegen. Sehr rasch erfolgt hier eine Vergrößerung, die mit der Bildung eines „Verbindungsstücks“ endigt, wie wir es, allerdings in anderer Form, bei sehr vielen Spermatozoen anderer Gruppen finden. Ich bediene mich hier der Bezeichnung „Verbindungsstück“, wie sie in der neuern spermatogenetischen Literatur eingeführt wurde, an Stelle der alten „Mittelstück“, weil erstere für die Verhältnisse bei den Spinnen ungleich bezeichnender erscheint. Es findet hier im wahrsten Sinne des Worts eine Verbindung zwischen Kopf und Achsenfaden statt.

Das Verbindungsstück des Araueinenspermatozoons zeigt nach erfolgter Ausbildung ungefähr Birnenform, das breitere Ende abwärts, also dem distalen Centrankörper zu gerichtet. Der Umfang und die Dicke muß als ziemlich beträchtlich bezeichnet werden, wenn man berücksichtigt, einem wie kleinen Gebilde es seine Entstehung verdankt. Aus dem untern, breitem Ende entspringt der

intracelluläre Achsenfäden, nach oben erstreckt sich ein kleiner Fortsatz (Taf. 31, Fig. 19 u. 27).

Ich wende mich nunmehr dem dritten und letzten wichtigen Bestandteil der Spermatide zu, dem Idiozom. WAGNER erwähnt ein Idiozom in seiner Arbeit nicht, sondern nur den sog. „Spieß“ der Spermatozoen, der, wie ich später ausführen werde, nur einen Teil des Idiozoms darstellt. Im übrigen begegnet uns ein Idiozom (Sphäre, Archoplasma, Centrotheca) in fast allen neuern Arbeiten, bei den verschiedensten Tiergruppen.

Die Angaben lauten im allgemeinen ziemlich übereinstimmend: das Idiozom erscheint als ein mehr oder weniger rundlicher, schwer färbbarer Komplex, der sich von dem umgebenden Cytoplasma deutlich abhebt. Während die meisten Autoren dem Idiozom ein homogenes Aussehen zuschreiben, gibt NIESSING in seiner Arbeit über die Spermatogenese des Meerschweinchens ausgedehnte Strukturangaben. Ich konnte im Araneidenidiozom niemals irgend welche Differenzierung beobachten, gerade sowenig, wie ich in ihm den Centrakörper liegend fand.

Das Idiozom liegt in den Spermatiden der Spinnen nach seiner Entstehung zunächst in der Nähe des Verbindungskörpers resp. der Zwischenplatte, und zwar ziemlich dicht an der Zellperipherie (Taf. 31, Fig. 11 u. 12). Meist zeigt es sich rund, seltener auch flach oval, so daß ich ihm Linsenform zuschreiben möchte. Manche Gattungen, so *Agalena*, zeigen ein von einem deutlichen hellen Hof umgebenes Idiozom.

Wenn ich die Beobachtungen, wie sie uns in betreff des weitern Verhaltens des Idiozoms in der Literatur begegnen, der Hauptsache nach kurz zusammenfasse, so muß ich besonders einer sich im Innern differenzierenden Vacuole oder Blase Erwähnung tun, deren Auftreten ziemlich allgemein zu sein scheint. Diese Bläschenbildung hängt nach Ansicht von NIESSING, MEVES, MCGREGOR und MOORE direkt oder indirekt mit dem Vorhandensein von Körnern innerhalb des Idiozoms zusammen. In jedem Bläschen — die Endblase kann auch durch Verschmelzung mehrerer primärer Bläschen entstehen — liegt ein Korn, dessen Ursprung meist dunkel ist. v. KORFF, BROMAN u. A. haben ein derartiges Korn nicht beobachtet. v. LENHOSSÉK und THESING sehen das Korn späterhin, wenn die Blase schon dem Kern anliegt, „wie durch einen Schöpfungsakt entstehen“.

Bei den Spinnen entsteht meist zur Zeit, da das Chromatin des Kerns feiner zu werden beginnt und letzterer allmählich Eiform an-

nimmt, im Innern des frei im Cytoplasma liegenden Idiozoms ein runder, zunächst noch undeutlicher Bezirk, der durch seine hellere Farbe sofort auffällt (Taf. 31, Fig. 18 u. 21). Die centrale Partie nimmt schnell an Umfang zu und zeigt allmählich deutliche Abgrenzung. Die Konturen des Idiozoms verschwinden im weitern Verlaufe gegen das Plasma hin, während das ganze mehr in die Nähe des Kerns wandert. Die Blase erreicht schließlich nahezu die Größe des alten Idiozoms, die sie umgebenden Reste bleiben eine Zeitlang noch an der Peripherie der Blase liegen, wobei ich zuweilen eine Körnelung beobachtete. Nach einiger Zeit verschwinden die Idiozomreste spurlos. Nur sehr selten sah ich sie als abgerundeten Ballen neben der Blase am Kern liegen. Dieses völlige Verschwinden der Idiozomreste scheint fast überall einzutreten. Die Blase legt sich nur an irgend einer Stelle dem Kern an, um später an dem dem distalen Centrankörper gegenüberliegenden Pol des eiförmigen Kerns dauernd fixiert zu werden.

Ich konnte nicht entscheiden, ob diese Lageveränderung des Idiozombläschens eine Folge eigner aktiver Bewegungsfähigkeit ist, oder ob der Kern im Zusammenhang mit Centrankörpern und intracellulären Achsenfaden seine Lage so ändert, daß die Blase an die Kernspitze gelangen kann. Diese letztere buchtet sich leicht ein, so daß ein Anlagern des runden Bläschens erleichtert wird (Taf. 31, Fig. 23 u. 24).

Während ich diese Art der Blasenbildung in dem frei im Cytoplasma liegenden Idiozom in den weitaus meisten Fällen konstatieren konnte, beobachtete ich in wenigen Fällen auch, daß sich das ganze Idiozom dem Kern fest anlegte, worauf dann erst die Entstehung des Bläschens vor sich ging.

Hiermit ist der erste Abschnitt der Spermatidenumformung beendet und ein Stadium erreicht, wie es Fig. 27 (Taf. 31) wiedergibt. Im Kern zeigt sich die auffallend dunkel gefärbte Chromatinplatte und an der Spitze eine halbkugelförmige Idiozomblase. In der Mitte, der Chromatinplatte gegenüber, liegt das birnförmige Verbindungsstück; von hier zieht der intracelluläre Achsenfaden herab zum distalen Centrankörper. Letzterer leitet zum extracellulären Achsenfaden hinüber, der an seinem Ende die Plasmainsel mit dem bekannten Endkorne trägt.

2. Abschnitt.

Die weitem Umformungserscheinungen betreffen vor allem den Kern der Spermatide. Inbezug auf die äußere Gestaltsveränderung fallen besonders zwei Momente auf: einmal streckt sich der Kern in der Richtung seiner Längsachse, und weiterhin beginnen nunmehr auch zwei verschieden geformte Teile sich zu sondern, die ich der Einfachheit halber als einen vordern und hintern Kernabschnitt bezeichnen möchte. Die vordere Partie des Kerns reicht vom Idiozombälchen bis zum Verbindungsstück, die hintere besteht aus dem übrigen, sichelförmigen Teil des Kerns.

Diese Differenzierung in zwei Abschnitte beginnt damit, daß sich der Kern an seinem untern, also dem Idiozombälchen abgelegenen, Ende zuzuspitzen beginnt. Gleichzeitig findet eine leichte Einbuchtung unterhalb des Verbindungsstücks statt, die bewirkt, daß dieses stärker, etwa nasenartig hervortritt. Die Dehnung in die Länge wird ununterbrochen fortgesetzt und dadurch schließlich das dünnere untere Ende gezwungen sich umzubiegen. Die vordere kurze, eiförmige Gestalt des Kerns wird so länglicher und schlanker.

Betrachtet man die Chromatinplatte so, daß man sie in ihrer ganzen Ausdehnung vor Augen hat, so sieht man an dem rund ovalen Umriß zunächst einen dunkel gefärbten rundlichen Streifen auftreten. An den Enden dieses Streifens beginnen sich Einkerbungen zu bilden, die sich im weitem Verlaufe sehr stark vertiefen. Dieser Vorgang war bei *Agalena* besonders schön zu beobachten; die Figg. 28—33 (Taf. 31) beziehen sich auf dieses Objekt. Der dunkle Streifen, der sich von dem hellern, homogenen, übrigen Kernteil so deutlich abhebt, ist wohl nichts anderes als stark gedichtetes Chromatin. Die beiderseitigen, sich allmählich stark vergrößernden, hellen Bezirke zu beiden Seiten des kondensierten Kernabschnitts möchte ich als lokale Ansammlungen von Karyoplasma ansprechen; durch sie ist die alte Form des Kerns noch lange deutlich erkennbar.

Fig. 34, Taf. 31 gibt ungefähr das Endstadium dieser doppelseitigen Einbuchtung für *Agalena*, Fig. 35, Taf. 31 dasselbe für *Lycosa* wieder. Das Verbindungsstück ist bei dieser Orientierung naturgemäß unsichtbar, da es völlig durch die Chromatinplatte verdeckt wird. Am Kern ist nunmehr die Sonderung eines vordern, kurzen, etwa konisch geformten und eines hintern, längern, sichelartig gekrümmten Abschnitts erfolgt.

Die Längsstreckung dieser hintern Kernpartie geht so weit, daß die Spitze sich allmählich der Zellperipherie nähert und hier in unmittelbare Nähe des distalen Centrikörpers zu liegen kommt (Taf. 31, Fig. 34).

Die Kernmembran macht meiner Ansicht nach die gesamten Umformungen mit durch, derart, daß sie stets der chromatischen Substanz fest angelagert bleibt.

WAGNER äußert sich über das Schicksal der Kernmembran nach Ausbildung der homogenen Chromatinplatte folgendermaßen: „Die Kernmembran wird immer schwerer bemerkbar. Niemals habe ich gesehen, daß sie sich zerreißt; sie scheint sich aufzulösen.“

Die hellere Partie des Kerns, die im Anfang dieses Umbildungsabschnitts einen so besonders auffälligen Kontrast zu der Chromatinplatte bildete und meines Erachtens aus chromatinarmem Karyoplasma bestand, ist nun völlig geschwunden (Taf. 31, Fig. 33 u. 34; Taf. 32, Fig. 41 ff.).

Was jetzt den Kopf des jungen Spermatozoons — die Bezeichnung „Spermatide“ ist in diesem Stadium der Reife wohl kaum noch angebracht — bildet, ist lediglich umgeformte Chromatinplatte. Das nasenförmig vorspringende Verbindungsstück erfährt insofern eine Umwandlung, als es in den Winkel verlagert wird, den ein Vorsprung des vordern Kopfteils gegen den hintern bildet (Fig. 41 ff.). Aus diesem Winkel entspringt naturgemäß von jetzt ab der intracelluläre Achsenfaden.

WAGNER hat diese Tatsache richtig erkannt, indem er von einem „Zähnchen“ des vordern Kopfabschnittes spricht, neben oder unter welchem ein scharf begrenztes, dunkles Fleckchen liegt. Von diesem letztern glaubte er, „daß es dem Centrosom entspricht“. Was übrigens die Krümmung der Chromatinplatte anbelangt, so ist sie nach WAGNER „spiralig“ und soll durch ungleichmäßige Zusammenziehung des Chromatins entstehen.

Ich kann mich dieser Auffassung nicht anschließen, zumal da die „spiralige“ Krümmung, die nach meiner Erfahrung keineswegs die Regel bildet, sofort verschwindet, wenn die Zellmembran durchbrochen ist, resp. wenn der Spermatozoenkopf sich vom Plasma befreit hat. Das spricht doch vielmehr dafür, daß die Krümmung eine natürliche Folge des Raummangels ist.

Der Vorgang der Plasmaabstoßung geht verhältnismäßig einfach und, wie ich am lebenden Material beobachten konnte, rasch vor sich. Das Vorderende des Kopfes mit der Idiozomblyse verläßt

zunächst die Zellmembran; durch eigentümlich zuckende Bewegungen des sichelförmig gekrümmten Hinterendes gelingt es dem Kopfe relativ leicht, sich von der Cytoplasmakugel zu befreien. Stadien dieses Vorgangs, auf denen nur noch der intracelluläre Achsenfaden im Cytoplasma liegt, der Kopf allein mit seinem hintern Ende das Plasma berührt, konnte ich häufig beobachten. Ich glaube daraus entnehmen zu dürfen, daß das Fortschleudern des Cytoplasmas die normale Art ist, wie sich der Spermakopf von dem nunmehr überflüssig gewordenen Plasma befreit. Die so abgestoßenen Plasma-ballen kann man häufig ganze Follikel erfüllen sehen, während die Spermatozoen nach Durchbrechung der Follikelwand schon in das Hodenlumen gelangt sind.

Ich muß mich, ehe ich das Spermatozoon in seinem weiteren Verhalten verfolge, noch mit dem Schicksal der Centrankörper beschäftigen. Den proximalen verließ ich als birnförmiges Verbindungsstück, den distalen als Körnchen an der Zellperipherie. Hat sich die Idiozomblaste dem vordern Kernpol angelegt, so beginnt ein Prozeß, der in mehr wie einer Hinsicht von dem größten Interesse ist.

Es wächst vom obern, schmälern Ende des Verbindungsstückes ein zarter Faden auf der Kernmembran entlang gegen das Bläschen hin, zieht auch über dieses weg und endigt auf seiner äußersten Spitze mit einem feinen Körnchen (Taf. 32, Fig. 35, 36 und 37). Diese neuen Gebilde, deren Abstammung vom proximalen Centrankörper, dem Verbindungsstück, nach meinem Dafürhalten nicht dem geringsten Zweifel unterliegen kann, verhalten sich in bezug auf die Färbbarkeit genau so wie Centrankörpersubstanz. Daß die Anlage des Fadens und des „Spitzenkorns“, wie ich das Endkörnchen zunächst einmal nennen will, außen, auf der Oberfläche von Kern resp. Idiozom verläuft, zeigen am besten Seitenansichten solcher Phasen, wie z. B. Fig. 36 (Taf. 32).

Ich gehe wohl nicht fehl, wenn ich in diesem Spitzenkorn ein Analogon des Körnchens sehe, welches andere Autoren innerhalb des Bläschens auftreten sahen (Acrosoma von v. LENHOSSÉK) und dessen Beziehung zur Centrankörpersubstanz wohl vermutet wurde, aber nicht mit Sicherheit nachgewiesen werden konnte.

TÖNNIGES machte übrigens in den Spermatischen von *Lithobius* vor kurzem einen im Prinzip völlig übereinstimmenden Befund, d. h. es gelang ihm für sein Objekt nachzuweisen, daß ein Teil des proximalen Centrankörpers um den Kern herumwandert und sich

dem Idiozombläschen anlegt. Ich möchte deshalb nicht verfehlen, auch an dieser Stelle auf die Verhältnisse bei *Lithobius* hinzuweisen.

Bei den Spinnen wird also die Verbindung zwischen dem Spitzenstück, das in weiterm Verlaufe entsteht, und dem Verbindungsstück durch einen auf der Außenseite des Spermakopfes verlaufenden Faden vermittelt. Ich möchte bei Erwähnung dieser Tatsache an den von TÖNNIGES bei *Lithobius* und THESING bei Cephalopoden beobachteten „Achsenstab“ („centraler Innenkörper“ von BALLOWITZ) erinnern, der im Innern des Kopfs sich zwischen Spitzenstück und Mittelstück hinzieht und in funktioneller Hinsicht wohl mit dem erwähnten Faden der Spinnenspermatiden zu parallelisieren ist.

Als ich das weitere Verhalten des verbindenden Fadens und des Spitzenkorns studierte, beobachtete ich, daß ersterer insofern Änderungen erleidet, als der Teil des Fadens, der über die Spitzenblase hinwegzog, plötzlich verschwand. Das Endkorn liegt alsdann isoliert auf dem Idiozombläschen (Taf. 32, Fig. 38 und 39). Es gelang mir leider nicht, mit Sicherheit nachzuweisen, wie dieses Verschwinden zu erklären sei; ich bin daher auf Vermutungen angewiesen, die ja allerdings nur zwei Möglichkeiten zulassen. Entweder wird diese Partie des Fadens tatsächlich reduziert, oder aber sie wird in das Innere der Blase verlagert und könnte sich so vielleicht zeitweilig der Beobachtung entzogen haben. Die zweite Möglichkeit scheint mir aus dem Grunde nicht recht wahrscheinlich, weil ich das Fehlen ziemlich häufig konstatiert habe und nicht gut annehmen kann, daß der Faden im Innern der Blase aus irgend welchen Gründen verdeckt werden könnte, da doch das Bläschen vollkommen hell und durchsichtig ist. Ich muß später, bei Beschreibung der Bildung des Spitzenstücks, noch einmal auf diese Möglichkeiten zurückkommen.

Der übrig gebliebene Teil des Verbindungsfadens wird allmählich stärker, wie es Fig. 39 (Taf. 32) darstellt, und scheidet zwischen der abgeplatteten Kernspitze und der Basis der Idiozomblase eine zunächst zarte Platte aus, die äußerst stark färbbar, später massiver erscheint. Unter gewöhnlichen Bedingungen ist durch die starke Färbbarkeit des Spermakopfes eine sichere Beobachtung dieser Platte nahezu unmöglich gemacht. Bedeutend besser läßt sich die Platte in spätern Stadien kurz vor der Einrollung studieren, wie ein Blick auf die Figg. 47—54 zeigt. Am überzeugendsten sind jedoch Beweise für die Existenz dieser Platte, wie sie mir Macerationsversuche lieferten. Fig. 48 (Taf. 32) zeigt

einen stark macerierten Spermakopf, bei welchem die Platte zwischen Kopf und Spitzenstück mit einer Deutlichkeit hervortritt, die nichts zu wünschen übrig läßt.

Ob nun aber diese Platte, die sich allerdings in bezug auf die Färbung wie Centrankörpermasse verhält, auch aus dieser letztern gebildet wird, wage ich nicht mit Sicherheit zu entscheiden. Vermöge ihrer Kleinheit bieten diese Verhältnisse der Beobachtung so überaus große Schwierigkeiten, daß bei der Beurteilung vieler noch folgender Vorgänge mir große Vorsicht geboten schien. Ein Vergleich der gegebenen Abbildungen mit der Stärke der angewandten Linsensysteme gibt eine Vorstellung von der enormen Kleinheit dieser Objekte.

Über das weitere Verhalten des distalen Centrankörpers kann ich mich kurz fassen. Er rückt stets, ehe der Spermakopf das Plasma verläßt, dem intracellulären Achsenfaden entlang gegen das Verbindungsstück hin vor, offenbar, um sich mit diesem zu vereinigen. Phasen dieser Wanderung, wie sie z. B. Fig. 43 wiedergibt, waren häufiger zu beobachten. Auf Grund dieser Tatsachen und in Hinsicht darauf, daß der distale Centrankörper an dem vom Plasma befreiten Achsenfaden isoliert niemals mehr zu erkennen war, halte ich mich zu der Auffassung berechtigt, daß der distale sich dem proximalen Centrankörper, also dem Verbindungsstück, hin-zufügt.

Die Bildung eines Spitzenstückes wird durch eine bedeutende Längsstreckung der Idiozombhase eingeleitet (Fig. 41, 44 und 45). In demselben Maße wie die vordere, kegelförmige Kernpartie sich bei der Umformung nach oben hin zuspitzt, wird naturgemäß die Basis des Bläschens an Umfang abnehmen. Eine natürliche Folge davon ist, daß aus der ehemals nahezu halbkugelförmigen Blase eine solche von fast röhrenartiger Gestalt geworden ist.

Inzwischen hat sich vom Spitzenkorn durch die Blase hindurch ein Faden gezogen, dessen Entstehung mir unbekannt geblieben ist, obwohl ich mit größter Sorgfalt bei der Untersuchung vorging. Ich berührte früher schon einmal die Möglichkeit, daß der ursprünglich außen gelegene Faden in das Innere des Bläschens verlagert worden sein könnte. Andererseits fand ich einmal einen kleinen Zapfen, der von der Zwischenplatte in das Innere der Blase hineinragte (Taf. 31, Fig. 25). Es wäre also auch denkbar, daß der im Innern verlaufende Faden von der oben besprochenen Platte nach dem Spitzenkorn hin auswachsen könnte.

Jedenfalls, wie diese Bildung auch verlaufen mag, verbindet innerhalb der Idiozomblase ein Faden das Spitzenkorn und die Zwischenplatte, durch diese weiterhin in dem an der Außenseite des Spermakopfes verlaufenden Faden auch noch das Verbindungsstück.

Die sehr lang gewordene Blase erfährt nun allmählich eine partielle Reduzierung, indem das Bläschen dem centralen Faden entlang vom Spitzenkorn weg gegen den Spermatozoenkopf zu rückt. Diese Rückbildung erfolgt meistens bei Spermatozoen, die entweder schon gänzlich vom Plasma befreit sind, oder aber nur noch teilweise mit ihm in Berührung stehen. Ist das vordere Ende der Blase etwa in der Mitte des centralen Fadens angelangt, so wird die Weiterbewegung sistiert (Taf. 32, Fig. 46 ff.). Aus dem übrig gebliebenen Teil des Bläschens wird nun ein schornsteinartiger, zylindrisch geformter Aufsatz (Taf. 32, Fig. 48), während die obere Hälfte des centralen Fadens mit dem Spitzenkorn frei nach außen ragt. Der zylindrische Blasenrest zeigt an seinem oberen Ende, also dem Spitzenkorn zu, eine Art festerer Platte und wird weniger durchsichtig, so daß es nicht immer gelingt, den centralen Faden zu beobachten.

Da inzwischen das vordere Ende des Spermakopfs im Zusammenhang mit der Zwischenplatte sich mehr und mehr zugespitzt hat, so weist der ganze Spermatozoenkopf einen durchweg schlankern Bau auf. Das Spitzenstück scheint mit diesen angegebenen Änderungen im wesentlichen seine definitive Gestalt angenommen zu haben.

Weitere Studien über diese interessanten Erscheinungen hinsichtlich eventueller noch eintretender Umbildungen wurden hier leider unmöglich gemacht. Es tritt nämlich jetzt die Endphase der Araneinenspermatogenese ein, die Einrollung. Ist diese erfolgt, so kann das Spitzenstück in seinen feinsten Bestandteilen überhaupt nicht mehr deutlich erkannt werden.

Kurz vor der Einrollung läßt sich an jedem Spermatozoon ein eigenartiger Vorgang erkennen. Während oder direkt nach dem Abwerfen des Cytoplasmas und während der Ausbildung des Spitzenstücks findet nämlich eine als recht bedeutend zu bezeichnende Reduktion des Kopfumfangs statt. Diese Größenabnahme scheint nur der Ausdruck einer außerordentlichen energischen Kondensation der feinsten Chromatinpartikelchen zu sein; eine andere Erklärung vermag ich wenigstens nicht zu geben. Die Verringerung der Masse des Kopfs beträgt im Durchschnitt wohl die Hälfte des alten Um-

fanges, oft mehr, oft weniger, wie denn überhaupt Schwankungen inbezug auf die Größe der reifen Spermatozoen zu konstatieren sind.

Diese Reduktion des Umfangs ist bei dem mit HERMANN'scher Lösung konservierten und vermittlems der Eisenhämatoxylinmethode gefärbten Material außerdem mit einer verschiedenen Färbungsfähigkeit verbunden. Die Größe der nicht reduzierten Spermaköpfe entspricht ungefähr dem Umfange der Spermatidenkerne, und die erstern verhielten sich auch inbezug auf die Intensität der Färbbarkeit wie etwa die Chromatinplatten, d. h. sie färbten sich stets so, daß eine Differenzierung von Chromatin und Verbindungsstück mehr oder weniger unmöglich war.

Anders liegen die Verhältnisse nach der Reduktion. Die Farbe war dann stets, bei der gleichen Färbungsdauer, eine charakteristisch lichtgraue, so daß die Zwischenplatte zwischen Kopf und Spitzenstück ebenso wie das Verbindungsstück durch ihre dunkle Farbe deutlich hervortraten.

Um die Größenabnahme und die Änderung der Färbbarkeit besser wiedergeben zu können, habe ich je ein Stadium vor und nach dem Kondensationsvorgang bei gleicher Vergrößerung in den Figg. 49a und 49b (Taf. 32) dargestellt. Die gewählten Spermatozoen entsprechen völlig dem Durchschnitt.

Der Spermakopf ist nunmehr, soweit sich dies erkennen läßt, gänzlich vom Plasma befreit, das sich nur noch als Umhüllung des Achsenfadens erhalten hat. Auch diese muß übrigens als ziemlich unbedeutend bezeichnet werden, denn mehrstündige Macerationsversuche ließen den Schwanz wohl quellen, aber nicht so, daß ich eine fibrilläre Struktur hätte erkennen können. Das Endkorn des extracellulären Achsenfadens ist mitsamt dem terminalen Plasma-bezirk nunmehr völlig verschwunden. Damit ist das Spermatozoon in Stand gesetzt, sich einzurollen.

Ehe ich mich der Beschreibung dieses Vorgangs zuwende, möchte ich einige Beobachtungen über

Bewegungserscheinungen

wiedergeben, da sie ja besonders für diese Entwicklungsphasen charakteristisch sind.

Über Bewegungen der Araneinenspermatozoen sind einerseits recht wenige, andererseits aber auch sich widersprechende Beobachtungen und Ansichten im Laufe der Zeit veröffentlicht worden. Ich

entnehme den Mitteilungen BERTKAU's, des ausgezeichneten Biologen der Spinnen, folgende Daten: „Die Samenelemente der Araneiden standen lange Zeit als Ausnahmen im Tierreich dar. Ältere Forscher, wie VON SIEBOLD und LEUCKART, schrieben den Araneiden ruhende Spermatozoen von kugliger oder nierenförmiger Gestalt zu; doch fand LEUCKART auch denen anderer Tierformen ähnliche Spermatozoengestalten. LEYDIG beobachtete bei einigen Bewegung und sprach die Vermutung aus, dieselben möchten erst in den weiblichen Geschlechtsteilen die Beweglichkeit erlangen. BERTKAU sieht sich genötigt, für manche Arten schon Beweglichkeit im Hoden zu behaupten, auf die dann eine Periode der Ruhe folgt, die endlich wieder zu einer solchen von lebhafter Ortsbewegung führt.“

WAGNER beobachtete „selten Bewegungen der Schwänze der ausgebildeten Spermatozoen; nur bei *Pardosa* waren sie ziemlich schnell.“

In den Monaten April bis Juni gelang es mir trotz zahlreicher Versuche nicht, Bewegungserscheinungen zu sehen, obwohl ich die verschiedensten Familien zur Untersuchung heranzog; die Spermatozoen zeigten sich stets vollkommen starr. Ganz andere Resultate erhielt ich in den Monaten Oktober und November. Mit wenigen Ausnahmen zeigten auf Strichpräparaten in einem Tropfen physiologischer Kochsalzlösung Spermatischen wie Spermatozoen außerordentliche lebhaftige Bewegung. Nach der Art der Bewegungen möchte ich sie in 3 Gruppen einteilen. nämlich solche der Spermatischen innerhalb der Follikel, Vorwärtsbewegung vermittels des Schwanzes und endlich Bewegungen des Spermakopfs.

Höchst eigenartig waren rasche und im Verhältnis zur Enge des zur Verfügung stehenden Raums, energische Bewegungen der Spermatischen innerhalb der Follikel, die ich besonders bei den Gattungen *Meta* und *Stemonyphantes* zu beobachten mehrmals Gelegenheit hatte. Sie äußerten sich sowohl in einem Peitschen des nicht zu langen Schwanzes als auch in zuckenden Krümmungen der untern sichelförmigen Kernpartie. Es ist mir sehr wahrscheinlich, daß durch sie ein Durchbrechen der Follikelwand und eine Wanderung in das Hodenlumen erfolgen kann.

An den frei im Hodeninnern liegenden Spermatozoen, die durch Zerreißen der Hülle der mikroskopischen Beobachtung zugänglich gemacht wurden, konnte ich bei den verschiedensten Formen Bewegungserscheinungen studieren. Es leuchtet ein, daß die Art der Bewegung in Anbetracht der sonderbaren Form des Kopfs eine von

der gewöhnlichen völlig abweichende sein muß. Der Spermakopf, dessen verschiedene Dicke eine verschiedene Schwere im Gefolge hat und an welchem der Schwanz zudem noch seitlich inseriert ist, kann unmöglich etwa in seiner Längsrichtung sich fortbewegen, wenn der Schwanz zu peitschen beginnt. Tatsächlich erfolgt auch ein Überschlagen des Kopfs, ein sonderbares Herunkollern, das die Bewegungsrichtung ganz unregelmäßig gestaltet.

Rotationsbewegungen, bei denen sich der Spermakopf durch das Peitschen des Schwanzes rasend schnell auf einem Punkte drehte und so Scheibenform zeigte, möchte ich als nicht normal ansprechen. Immerhin zeigten sie mir, welche außerordentlichen Kraftleistungen diese zarten Gebilde fähig sind. Oft gingen diese Rotationsbewegungen schnell und unvermittelt in normale Locomotionsbewegungen über.

Unter gewissen Umständen kann auch der Kopf, d. h. das hintere schlankere Ende desselben, Bewegungen ausführen. Von den Zuckungen dieses Kopfabschnitts, die zur Befreiung vom Cytoplasma führen, habe ich früher schon gesprochen; sie sind sehr häufig zu beobachten und außerordentlich charakteristisch.

Außerdem ist der Spermakopf in seinem hintern Abschnitt, vom Verbindungsstück ab, spiraliger Drehungen fähig, die eine gewandte Fortbewegung zur Folge haben. Der Schwanz wird dabei gewissermaßen als Steuer nachgezogen, derart, daß die Vorwärtsbewegung nahezu in Richtung einer Geraden erfolgen kann. Ich möchte keineswegs behaupten, daß diese Art der Ortsbewegung die normale sei, glaube vielmehr, daß das Peitschen des Schwanzes in gewöhnlichen Verhältnissen die bewegende Kraft darstellt. Andererseits lassen sich die bohrenden Bewegungen des hintern Kopfabschnitts auch nicht allein durch äußere Einwirkung, wie Druck des Deckglases etc., erklären.

Bei sorgfältiger Vermeidung des Austrocknens konnte ich alle diese Bewegungsarten im Durchschnitt eine Viertelstunde etwa unterhalten. Dann nahmen sie bis zum völligen Erlöschen an Intensität rasch ab.

Einrollung.

Das vom Plasma befreite Spermatozoon, das inzwischen auch die bekannte Kondensierung seines Kopfs erfahren hat und mit dem geschilderten Spitzenstück ausgestattet ist, stellt keineswegs

die Endphase der Araneinenspermatogenese dar, sondern muß noch einen Einrollungsprozeß durchmachen.

Die Ergebnisse dieser Einrollung sind von den verschiedensten Forschern wohl beobachtet, aber in ihrer Bedeutung entweder gar nicht erkannt oder meist unrichtig beurteilt worden. WAGNER hat als Erster die Einrollung als den Abschluß der Spinnenspermatogenese beschrieben, während VON SIEBOLD und LEUCKART die eingerollten Spermatozoen für „kuglige oder nierenförmige“ Samenkörper ansahen.

WAGNER äußert sich über das Wesen der Einrollung folgendermaßen: „Der Schwanz wickelt sich um, indem er sich gewöhnlich zum Vorderende des Kopfs krümmt. Der Kopf selbst bekommt eine Biegung, die nach und nach bedeutender wird; sein vorderes Ende kommt mit dem hintern in Berührung, der Schwanz aber wird unsichtbar. Dann nähern sich die beiden Hälften des aus dem Kern gebildeten Bogens einander, und legen sich endlich zusammen. Auf diese Weise entstehen die stäbchenförmigen Körperchen: bei *Epeira* scheinen die Körperchen die Form eines Rings zu behalten. Eine der zwischen dem Kerne befindlichen Granulationen scheint sich dem Kerne selbst zu vereinigen, und nimmt seinen Platz gerade an der Einbringungsstelle des Kerns.“

Wie WAGNER in seiner Erklärung der Abbildungen angibt, hat er fast ausschließlich an Totalpräparaten Beobachtungen angestellt. Das vermag auch allein mir die Tatsache zu erklären, daß es ihm nie mit Sicherheit gelang, Centrankörper in den Spermatischen zu sehen. Infolgedessen mußte ihm auch die Bildung des Verbindungsstückes unbekannt bleiben. Das Körnchen, das gerade an der Einbiegungsstelle bei der Kopfeinrollung sich dem Kopfe anfügt, ist doch offenbar das Verbindungsstück. Immerhin erscheint es verwunderlich, daß WAGNER nicht auf diese Möglichkeit kam, da er doch früher von einem „dunkeln Fleckchen“ in der Nähe des Kopfsprößchens sprach, von welchem er glaubte, „daß es dem Centrosom entspreche“.

Das Studium der Einrollung bereitete mir insofern Schwierigkeiten, als es sich darum handelte, festzustellen, wie der Schwanz sich verhält. Von vornherein erschien es mir unwahrscheinlich, um nicht zu sagen ausgeschlossen, daß der Schwanz, wie WAGNER es für möglich hält, in Granulationen umgewandelt werden könnte. Die Umhüllung ließe ja eine derartige Metamorphose zu, eine Rückbildung des Achsenfadens in Granulationen aber wäre geradezu

widersinnig. Inbezug auf die Zusammenlagerung der Kopfsenden erwecken WAGNER's Abbildungen den Anschein, als ob das Chromatin des Kopfs direkt zu einem soliden Körper verschmilzt, denn Grenzen sind in seinen „stäbchenförmigen Körperchen“ nicht mehr angegeben.

Bei Lycosoiden und Agalenoiden — ich habe die andern Familien nicht so gründlich studiert, daß ich die folgenden Beobachtungen auch auf sie anwenden kann; immerhin kommen Unterschiede grundsätzlicher Natur nach meinen Erfahrungen nicht vor — verläuft der Prozeß zunächst so, wie WAGNER es angibt. Die beiden Enden des Kopfs legen sich derartig zusammen, daß ein geschlossener Ring entsteht. Das Lumen dieses Rings wird in demselben Maße verkleinert, wie die Krümmung des Kopfs zunimmt (Taf. 32, Fig. 51—53). Schließlich erscheint der innere freie Raum gänzlich geschwunden, die beiden Abschnitte des Kopfs sind jedoch stets deutlich erkennbar. Man kann vom Spitzenstück die zylindrische Idiozomblase, weiter vorderes und hinteres Kernende und Verbindungsstück genau unterscheiden. Das Spitzenstück kommt fest auf das schlankere hintere Kernende zu liegen und ist so in vielen Fällen ganz verdeckt; bisweilen konnte ich den centralen Faden mit dem Spitzenkorn, undeutlich allerdings, erkennen.

Der Schwanz legt sich, wie ich bei einiger Übung fast stets beobachten konnte, rund um das Äußere des Kopfs herum, demselben fest an (Taf. 32, Fig. 51 u. 54).

Die kreisrunde, im Verhältnis zu den übrigen Spermatozoen wenig umfangreiche Scheibe stellt nunmehr das Endergebnis der gesamten Spermatogenese dar. Statt der runden sind auch länglich ovale Formen der eingerollten Spermatozoen, z. B. bei *Histopona*, charakteristisch. Die von WAGNER beobachteten Stäbchen möchte ich so deuten, daß es lediglich Scheiben waren, die sich von der Seite her präsentierten.

Die Gründe für diese Einrollung sind wohl rein biologischer Natur und leicht zu verstehen, wenn man sich vergegenwärtigt, wie die Befruchtung bei den Spinnen vollzogen wird. Bekanntlich müssen die Spermatozoen aus den Geschlechtsdrüsen erst in die häutigen Behälter der Palpen gelangen, ehe sie in die weiblichen Geschlechtsorgane übertragen werden können. Wenn man die Umständlichkeit und Langwierigkeit dieser Vorgänge berücksichtigt, dann aber auch die dadurch erhöhte Möglichkeit, daß die zarten Gebilde beschädigt werden können, so erscheint die Einrollung als eine ebenso zweckmäßige wie einfache Einrichtung.

WAGNER erwähnte schon die Möglichkeit, daß im weiblichen Genitalapparat „eine umgekehrte Metamorphose“ eintreten möchte. Ich bin von einer Abrollung, etwa im Receptaculum seminis, völlig überzeugt, obwohl meine dahin zielenden Beobachtungsversuche leider ergebnislos geblieben sind. Es bedarf sicherlich nur eines ganz bestimmten Reizes, den vielleicht gewisse flüssige Substanzen im weiblichen Geschlechtsapparat auszuüben vermögen, damit die Spermatozoen aus dem eingerollten Zustand heraus zur aktiven Bewegung zurückkehren und dadurch instand gesetzt werden, die Eizelle zur Befruchtung aufzusuchen.

Meine gesamten bisherigen Ausführungen, die sich, wie ich schon früher bemerkte, lediglich auf Lycosoiden und Agalenoiden bezogen, lassen sich wohl ebenso auf die übrigen Spinnenfamilien anwenden, wenigstens fand ich niemals genetische Differenzen grundsätzlicher Natur. Die reifen Spermatozoen der verschiedenen Spinnengattungen weisen allerdings in ihrem äußern Bau Unterschiede auf. Die auf Taf. 32 wiedergegebene Gestalt des ausgebildeten Spermatozoons findet sich im wesentlichen auch bei vielen andern Gattungen wieder. Anders geformt sind namentlich die Spermatozoen von *Micrommata*, *Epeira*, *Tetragnatha* u. a., nämlich länger und mehr fadenförmig. Dadurch, daß die Unterschiede in der Dicke mehr verwischt sind und daß der am Verbindungsstück gelegene Vorsprung des vordern Kopfabschnitts fehlt, lassen sich die beiden Teile des Spermakopfs nicht mehr so scharf trennen. Die von WAGNER abgebildeten Spermatozoen der Drassiden sind umgekehrt orientiert, denn sie weisen tatsächlich einen völlig normalen Bau auf.

Ernährung.

Mit den Ernährungsverhältnissen der Araneinenspermatozoen haben sich verschiedene Autoren beschäftigt. BALBIANI erörterte die Frage, ob bei den Spinnen die Epithelzellen der männlichen Geschlechtsorgane nicht dieselben Secretionserscheinungen zeigen wie diejenigen der weiblichen. Aus Mangel an Material konnte er keine eignen Beobachtungen anstellen, sondern beschränkte sich darauf, die Ergebnisse anderer Forscher zusammenzustellen. Er kommt dabei zu dem Schluß, daß es in den männlichen Geschlechtsorganen der Spinnen Drüsenzellen gibt, die, von den Samenbildungszellen deutlich unterschieden, secretieren; die Produkte dieser Secretion sind kleine runde Körnchen. Die Angaben früherer Autoren, auf die er sich bei seinen Behauptungen stützt, sind in Kürze folgende.

BERTKAU fand bei *Tegenaria* das Hodenlumen, das Innere der Palpen und auch die Receptacula seminis der Weibchen außer mit Spermatozoen noch mit kleinen kugligen oder eiförmigen Körnchen angefüllt. Diesen schrieb er ernährende Funktion zu. Er läßt sie aus kleinen Zellen mit körnigem Inhalt entstehen, welche das Hodeninnere auskleiden, ebenso wie auch das der Ausführungskanäle.

SCHIMKEWITCH unterscheidet bei *Epeira* Samenbildungszellen, welche die hintere Partie des Hodens einnehmen, und Drüsenzellen, welche im vordern Teil und in den Ausführungsgängen liegen. In diesen letztern Zellen bilden sich die runden oder eiförmigen, von BERTKAU beschriebenen Körnchen.

BIRULA beobachtete bei *Lycosa*, daß diese Körnchenmassen sich in besondern Zellen, den „Follikelzellen“, bilden, die sich von den Samenbildungszellen durch ihren blassen und relativ umfangreichen Kern unterscheiden. Durch andauernden Zerfall in immer kleinere Teilstücke lassen Plasma und Kern dieser Zellen die bewußten Körnchenmassen entstehen.

Diese Beobachtungen wurden von P. SCHMIDT bestätigt.

Alle diese Angaben treffen hinsichtlich ihrer Deutung meiner Ansicht nach nur zum Teil das Richtige.

Nährzellen im eigentlichen Sinne gibt es im Spinnhoden nicht. Ihre Funktion übernehmen die von sämtlichen Forschern übereinstimmend beschriebenen Massen kleiner kugliger oder eiförmiger Körnchen, deren Natur ich außer dem Bereich meiner Betrachtungen lassen möchte. Hinsichtlich ihrer Bildung kommen meiner Ansicht nach drei Faktoren in Betracht, die allerdings sämtlich Degenerationsprozesse sind. Secernierende Zellen irgend welcher Art kommen nach meinen Beobachtungen im Hoden nicht vor; ob das auch für die Ausführungsgänge zutrifft, will ich nicht entscheiden.

Unter Umständen kann der ganze Inhalt eines Follikels degenerieren und schließlich zerfallen, und zwar betrifft dieser Zerfall sowohl Plasma wie auch den Kern. Diese Degenerationserscheinungen habe ich nur bei den ältern Bildungsstadien, also Spermatogonien und Spermatoocyten 1. Ordnung, beobachtet, später scheinen sie nicht mehr vorzukommen.

In den letzten Phasen der Umformung der Spermatiden in das Spermatozoon wies ich nach, daß der Kopf des Spermatozoons mit dem Schwanz das Cytoplasma verläßt, welches dann in Form von großen runden Ballen im Follikel zurückbleibt. Diese Plasmakugeln degenerieren und zerfallen in kleine runde Körnchen.

Während der jugendliche Spinnenhoden ein völlig solider Schlauch ist, tritt mit zunehmender Reife im Innern eine lange, central gelegene Höhle auf, die sich durch den fortwährenden Wegfall einzelner Follikel stetig vergrößert. Die reif gewordenen Spermatozoen zerreißen die Wandung ihres Follikels und gelangen so in das Hodenlumen. Im weitem Verlauf degenerieren die Follikelwände mit den Kernen völlig und vermischen ihre Zerfallsprodukte denen des abgestoßenen Cytoplasmas. Dieser regelmäßig auftretende Vorgang veranlaßte SCHIMKEWITCH offenbar zu der Annahme, es gäbe im Spinnenhoden secernierende Drüsenzellen.

Alle diese drei Degenerationsvorgänge tragen zur Produktion der in ungeheuern Massen vorhandenen Körner oder Schollen bei. Diese betten die eingerollten Spermatozoen völlig ein und ermöglichen so eine Ernährung derselben, bis die Möglichkeit der Befruchtung eintritt.

II. Teil.

Phalangiden.

Von der Genese der Phalangidenspermatozoen vermag ich leider nicht ein in allen Teilen vollständiges Bild zu geben. Das liegt vor allen Dingen an der außerordentlichen Kleinheit der Elemente im Phalangidenhoden. Wie schwer diese Verhältnisse zu beobachten sind, lehrt übrigens schon ein Blick in die allerdings recht spärliche Literatur. Denn nur durch die Schwierigkeit der Beobachtung vermag ich die Widersprüche zu erklären, die sich in den Angaben älterer Autoren finden.

In der äußern Form wurden die Spermatozoen als kleine scheiben- oder eiförmige Körper beschrieben, die in der Mitte eine leichte Konvexität zeigen. LEYDIG vermutete nach Art der Bewegung der runden Körperchen, daß sie einen kurzen Schwanz besäßen.

KROHN beobachtete in den „runden Zellen“ einen scheibenförmigen Kern.

DE GRAAF beschreibt die Spermatozoen als platte, konkav-konvexe Körper mit ovalem Kern.

Nach LOMAN sind die Spermatozoen platt-ovale Körperchen ohne Kern.

RÖSSLER erkannte in den Spermatozoen einen Kern von mehr kahnförmiger als bikonvexer Gestalt.

BLANC hat meines Wissens als einziger die Genese der Phalangidensamenkörper genauer studiert. Seine Resultate stimmen mit den meinigen, soweit er überhaupt die letzten Phasen der Genese, die Umwandlung der Spermatide in das Spermatozoon, beobachtet hat, nicht immer überein. Nach seiner Darstellung haben die Spermatozoen die Form von kleinen, doppelt konvexen Linsen; auch der Kern ist von ausgesprochener Linsenform. Die Entwicklung soll nach BLANC zur Evidenz beweisen, daß die Spermatozoen richtige Zellen mit Kernen sind.

Aus den folgenden Darstellungen geht zur Genüge hervor, wie ich mich zu den Beobachtungen der genannten Autoren für meine Objekte stelle. Hier an dieser Stelle möchte ich jedoch schon konstatieren, daß alle Autoren insofern irren, als sie von einem „Kern“ im Körper des Spermatozoons sprachen. Nach meinen Untersuchungen besteht eben das Phalangidenspermatozoon nur aus dem „Kern“ und ist höchstens von einer zarten Plasmahülle umgeben.

Ich schicke meinen Ausführungen zunächst einige Bemerkungen über das verwandte Material und die Technik der Untersuchungen voraus. Wie ich schon in der vorstehenden Behandlung der Spermatogenese der Araneinen bemerkte, versagte auch hier die Konservierung mit Sublimat-Alkohol-Eisessig. Ich konnte an dem so gewonnenen Material keine befriedigenden Studien vornehmen. Gut bewährte sich auch hier die HERMANN'sche Lösung und dann vor allem das Gemisch, das BENDA für seine Mitochondrienuntersuchungen verwandte. Zur Färbung verwandte ich ausschließlich die Eisenhämatoxylin-Methode nach HEIDENHAIN; alle andern Versuche ergaben ungünstige Resultate. Das verwandte Material umfaßt folgende Arten:

- Acantolophus tridens* und *ephippiatus*
- Liobonum rotundum*
- Mitopus morio*
- Phalangium cornutum* und *parietinum*
- Platylophus corniger* und *triangularis*
- Opilio canescens*.

Mit Ausnahme von *Liobonum* habe ich sämtliche genannte Arten zu meinen Untersuchungen herangezogen.

Die Dicke der Schnitte betrug ausschließlich 3 μ .

Auch bei den Phalangiden ist der innere Bau des Hodens von ausgesprochen folliculärem Charakter. Überhaupt zeigen hier die Hodenschnitte bisweilen eine überraschende Ähnlichkeit mit denen von Spinnen, zumal im jugendlichen Alter. Der ursprünglich solide Hoden weist im Verlauf der Samenzellenentwicklung in demselben Maße eine Zunahme des Lumens auf, als die Zellen im Reifungsprozeß fortschreiten. Im Gegensatz zu den Verhältnissen bei den Spinnen finden sich in den Follikeln des Phalangidenhodens stets größere Zahlen von Samenzellen, mindestens ca. 30. Übereinstimmend kann man wie bei Spinnen so auch bei Phalangiden beobachten, daß die frühesten Bildungsstadien in der Nähe der Oberfläche, die reifern in der des Lumens des Hodens liegen.

Wenn, wie ich einleitend bemerkte, der folgende Teil meiner Arbeit lückenhaft ausfiel, so lag das vor allem an der Kleinheit der Objekte. Die Figuren, die ich auf Taf. 33 gegeben habe und die mit den stärksten mir zur Verfügung stehenden Systemen gewonnen und auf den Tisch projiziert wurden, beweisen ohne weiteres, wie unendlich klein die Bestandteile der Samenzellen sind. Auch das in Anbetracht der örtlichen Fauna ziemlich umfangreiche Material ließ mich bald erkennen, daß Größenunterschiede ziemlich unbedeutend unter den einzelnen Formen sind und daß daher die Wahl der zu untersuchenden Arten kaum von maßgebender Bedeutung sein kann. Trotz sorgfältiger Konservierung und Färbung ist es meist unmöglich, die feinsten Einzelheiten der Samenzellen gut erkennbar darzustellen. Die Centrakörper sind so klein und so häufig durch die Umgebung verdeckt, daß ich nur durch anstrengendstes Suchen und eine relativ große Zahl von Schnitten Beobachtungen ermöglichte. Viel mehr gilt das noch für die außerordentlich zarten Schwänze, an deren Vorhandensein allerdings nicht mehr der geringste Zweifel bestehen kann. Nach allen diesen Erfahrungen glaube ich kaum, daß mit den heutigen Hilfsmitteln in der Kenntnis der Phalangiden-Spermatogenese wesentliche Fortschritte gemacht werden können.

Analog dem Untersuchungsgang bei den Spinnen begann ich auch hier meine Studien mit der Teilung der Spermatocyten 2. Ordnung. Der Kleinheit wegen konnte ich hier die feinen Teilungsvorgänge nicht beobachten, sondern nur die geringe Größe der Centrakörper konstatieren. Als bald nach dem Auseinanderweichen der Tochterplatten beginnt das Plasma sich durchzuschneiden. Die

Trennung der Tochterzellen ist zunächst keine völlige, denn auch nach einem ziemlich bedeutendem Auseinanderweichen bleiben die beiden Schwesterspermatiden noch durch zarte Plasmafäden miteinander verbunden. Die für die Spinnenspermatiden so charakteristischen Zwischenkörper fehlen bei Phalangiden vollständig. In bezug auf die Reorganisation des Kerns konnte ich im allgemeinen Ähnliches wie in den Spermatiden der Araneinen beobachten. Gegen die Zwischenplatte bildet sich um die zusammengeballten Chromosome ein scharf umschriebener, unfärbbarer Hof, der offenbar die beginnende Bildung der Kernmembran anzeigt. Centrankörper und Chromosome bleiben zunächst noch im Zusammenhang mit dem Faserverbande. Bald darauf verschwinden sowohl die Pol- wie auch die Centralspindelfasern; ich konnte wenigstens in keinem Falle ein länger dauerndes Bestehen irgend eines Faserkomplexes konstatieren.

Das Schwinden der Faserzüge ist meiner Ansicht nach ein völliges und vollzieht sich, ohne die geringste Spur zu hinterlassen. Ein Idiozom war trotz peinlichsten Studiums niemals zu beobachten. Da auch an den reifen Spermatozoen Bildungen, die man als Spitzenstücke ansprechen könnte, nicht zu finden sind — abgesehen von Körnchen, die wahrscheinlich centrosomalen Ursprungs sind —, so kann ich mich der Ansicht nicht verschließen, daß innerhalb der Spermatiden von den Spindelfasern überhaupt nichts übrig bleibt. Immerhin wäre es doch denkbar, daß nur die geringe Größe der Objekte ein Erkennen dieser feinsten Vorgänge unmöglich macht.

Der Kern der jungen Spermatide interessiert zunächst am meisten. Er erscheint anfangs ziemlich groß, im Innern hell und enthält das Chromatin peripher in einzelnen regelmäßigen Stückchen (Taf. 33, Fig. 1). Einen Nucleolus hatte ich nie zu beobachten Gelegenheit. Der Kern ist meist so groß, daß er den weitaus größten Teil des Zelleibs erfüllt. Allmählich erfährt sein Umfang eine deutlich erkennbare Reduzierung in demselben Maße, wie das Chromatin feiner wird. Auf Schnitten stellt sich der Kern fast stets kreisrund dar; das Chromatin umgibt als ein ziemlich gleichmäßig dicker und intensiv gefärbter Ring das helle Kerninnere (Taf. 33, Fig. 12 u. 13).

Schon sehr bald zeigt sich an einem Pole der Kernkugel eine stärkere Ansammlung von Chromatin, die fast bei allen Formen zu beobachten ist. Die Reaktion gegen Färbemittel und der innige Zusammenhang mit dem übrigen Kern läßt es als ausgeschlossen

erscheinen, daß es sich hier um etwas anderes als chromatische Substanz handeln könnte. Von wesentlicher Bedeutung scheint diese Verdickung, wie sie Fig. 1—10 (Taf. 33) zeigen, nicht zu sein; von Interesse ist sie nur dadurch, daß sie schon frühzeitig die Unterseite der zukünftigen Spermatozoenscheibe an dem kugligen Kern bezeichnet. Diese knopfartige Verdickung läßt sich bisweilen relativ lange weiter verfolgen (Taf. 33, Fig. 15).

Dieser eben besprochenen Verdickung gegenüber, am entgegengesetzten Pole des kugligen Kerns, findet eine weitere Chromatinhäufung statt, die sich aber mehr flächenartig ausbreitet und demgemäß auf Kernschnitten als periphere Leiste erscheint. Diese scheint von weitaus größerer Bedeutung zu sein als die oben erwähnte, denn aus ihr geht der Teil des Spermatozoons hervor, der später die Hauptmasse der chromatischen Substanz enthält. Der Kern flacht sich an der Stelle der letzterwähnten Verdickung völlig ab und bietet nun das typische Bild der Figg. 3 und 4 (Taf. 33). Während dieser Veränderungen liegt der Kern allseitig vom Plasma umgeben, bald central, bald mehr randständig. Ehe ich sein weiteres Verhalten verfolge, wende ich mich dem Centrankörper zu, der durch die Teilung der Spermatoocyten 2. Ordnung in die Spermotide gelangte.

Der Centrankörper ist, solange er im Verbande der Polspindelfasern liegt, als kleines Korn fast stets deutlich zu beobachten. Im weitem Verlaufe ist mir die Beobachtung äußerst schwierig, oft ganz unmöglich geworden. Immerhin möchte ich die Resultate, soweit ich sie mit Sicherheit gewinnen konnte, hier niederlegen. Den entsprechenden Verhältnissen bei den Spinnen sehr ähnlich, wandert der Centrankörper an die Peripherie der Spermotide (Fig. 12, Taf. 33). Hier findet die Teilung statt.

Der Centrankörper wird zunächst länglich, zeigt in der Mitte eine Einschnürung und stellt sich in seiner Längsrichtung senkrecht zur Zellperipherie (Taf. 33, Fig. 13). Es erfolgt alsdann die Durchschnürung in 2 annähernd gleich große Teilstücke. Unmittelbar darauf scheint der dem Kern näher liegende, also der proximale Centrankörper, seine Wanderung gegen den Kern hin anzutreten, indem er mit dem an der Zellperipherie liegen gebliebenen distalen Centrankörper durch einen äußerst zarten Faden verbunden bleibt. Gleichzeitig muß wohl vom distalen Centrankörper nach außen der nur sehr schwer zu beobachtende extracelluläre Achsenfaden auswachsen, der auch nur bei ziemlich stark überfärbten Objekten er-

kennbar darzustellen ist. Der extracelluläre Achsenfaden erreicht nur eine unbedeutende Länge, die höchstens die Durchmesserlänge des Spermatidenkerns beträgt. An seinem Ende trägt er eine kleine Verdickung, die, regelmäßig auftretend, an die Plasmainsel des extracellulären Achsenfadens der Araneïmenspermatiden erinnert. Eine Spermatide dieses Stadiums gibt die Fig. 14 (Taf. 33) wieder.

Das weitere Verhalten der beiden Centrankörper ist mir z. T. leider unklar geblieben. Ich habe wohl, wie es auch die nachfolgenden Figuren zeigen, zeitweilig Centrankörper in Verbindung mit dem Achsenfaden gesehen, aber den Zusammenhang der nun folgenden Veränderungen, wie ich ihn z. B. an den Samenelementen der Spinnen studieren konnte, Schritt für Schritt zu verfolgen, gelang mir nicht. Es scheint mir, als ob die beiden Centrankörper, von einer Größenzunahme abgesehen, keine wesentlichen Gestaltsveränderungen mehr durchmachen. Nur die Lagerung zum Kern muß aus leicht erklärlichen Gründen eine andere werden.

Zunächst möchte ich die Veränderungen, die der Kern im weitem Verlaufe erleidet, verfolgen. Wie ich schon im vorstehenden andeutete, lassen sich am Kern der Spermatide zwei gegenüberliegende Partien deutlich unterscheiden, die der spätern Ober- und Unterseite des Spermatozoons entsprechen. Um diese beiden Chromatinanhäufungen handelt es sich nunmehr hauptsächlich. Die obere, die sich auf Schnitten leistenförmig darstellt, macht interessante Umwandlungen durch, die sich am besten mit Bildern vergleichen lassen, wie sie die Gastrulation durch Invagination darbietet. Der abgeflachte Teil des Kerns, also die Chromatinplatte, stülpt sich ein, wobei der Kern selbst naturgemäß flacher wird. Einzelne Momente dieses Einstülpungs- resp. Abflachungsprozesses geben die Figg. 5—10 wieder, die verschiedenen Formen entnommen sind. Zunächst läßt sich eine deutliche Schüsselform erkennen, die an Tiefe in demselben Maße abnimmt, als die Abflachung ausgesprochen wird (Taf. 33, Fig. 6 u. 7). Dabei gelangt die obere Chromatinplatte auf den Boden der Mulde, derart, daß sie von einer ringförmigen, annähernd chromatinfreien Partie allseitig umgeben wird. Bei fortgesetzter Abflachung muß schließlich der Fall eintreten, daß sich die obere Chromatinplatte und die untere knopfartige Chromatinpartie berühren. Ist dies erfolgt, so scheint die untere Verdickung sich flächenartig auszugleichen, denn nach beendigter Abflachung sah ich von ihr nie mehr etwas.

Der Kern der Spermatide ist nun von ausgesprochener Scheibengestalt, die aber nicht etwa auf beiden Seiten gleich geformt ist. Von oben oder unten gesehen ist die Form ausgesprochen kreisrund; die einzige mir bekannte Ausnahme ist bei *Liobonum* zu beobachten, deren Samenkörper sich stets annähernd eiförmig zeigten. Im Schnitt sah ich stets, wie es Fig. 19a (Taf. 33) wiedergibt, eine leichte Konvexität auf der Unterseite und, durch die vertiefte Lagerung der Chromatinplatte hervorgerufen, eine deutliche Konkavität auf der Oberseite. Die chromatinarme Randpartie erhebt sich als ein ringförmiger Wulst über die kreisrunde, centrale Chromatinplatte. Der Hauptsache nach stimmen meine Beobachtungen also mit denen von DE GRAAF überein, der die Spermatozoen als platte, konkav-konvexe Körper beschrieb.

Zu der Zeit, in welcher sich diese Veränderungen abspielen, befreit sich der Kern von der Masse des Cytoplasma, und zwar ist der Zeitpunkt bei den verschiedenen Formen ein recht verschiedener. So zeigt Fig. 6 (Taf. 33) ein noch frühes Stadium der Einstülpung ohne Plasma, während in Fig. 16 (Taf. 33) ein nahezu fertig gebildetes Spermatozoon das Plasma zu verlassen im Begriffe steht. Das Abstoßen des Cytoplasmas ist in der Spermatogenese eine außerordentlich häufige und charakteristische Erscheinung; so ist es auch nicht weiter auffallend, daß die Spermatiden von Spinnen und Phalangiden diesen Prozeß durchmachen. Mir kam es hierbei vor allem darauf an, zu erfahren, wie sich die Centrankörper und der intracelluläre Achsenfaden, die doch, wie ich oben ausführte, z. T. frei im Cytoplasma liegen, vor und während der Plasmaabstoßung verhalten. Aus Mangel an absolut sichern Beobachtungen bin ich in der Hauptsache hierbei auf Vermutungen angewiesen. Allerdings ist der Raum für solche ein recht begrenzter, da ich nach erfolgter Abstoßung die beiden Centrankörper stets an ganz bestimmten Stellen wiederfand. Auf Grund dieser Gewißheit halte ich eine andere als die folgende Möglichkeit für nahezu ausgeschlossen.

Ich verließ die Centrankörper auf dem Stadium, bei welchem der proximale dem Kern und der distale der Zellperipherie anlag (Taf. 33, Fig. 14). Zwischen beiden ist die Verbindung durch den intracellulären Achsenfaden hergestellt. Nach meiner Ansicht bewegt sich nun zur Zeit der Einstülpung der proximale Centrankörper auf der Kernoberfläche nach dem Rande der eingestülpten Chromatinplatte. Gleichzeitig zieht er durch den intracellulären Achsenfaden den distalen Centrankörper nach sich, der schließlich so auf

den obern äußern Rand der Kernmulde zu liegen kommt. Über den wulstförmig erhabenen hellen Rand zieht dann der intracelluläre Achsenfaden hinweg, wie es in spätern Stadien meist auch zu sehen ist (Taf. 33, Fig. 16—19, 22). Eine weitere notwendige Folge dieses Vorgangs ist die Erscheinung, daß der extracelluläre Achsenfaden in das Cytoplasma hineingezogen wird. In Fig. 16 (Taf. 33) scheint er auch tatsächlich im Cytoplasma zu liegen.

Nunmehr kann der Kern sich ohne weitere Schwierigkeiten vom Cytoplasma befreien. Was die eigentliche Ursache des Heraustretens aus dem Plasma ist, kann ich mit Bestimmtheit nicht sagen. Entweder fließt das Plasma allmählich vom Kern weg, am kurzen Schwanzfaden entlang nach hinten, wobei also der letztere untätig bliebe, oder aber es liegt in den Bewegungen des kurzen Schwanzfadens die Kraft, die den Kern zum Verlassen des Cytoplasmas befähigt. Nach dem erfolgten Heraustreten liegen, genau wie im Spinnenhoden die Plasmahaufen in ihrer alten Form innerhalb der Follikel. Sehr bald zerfallen sie, um, wie ich annehmen möchte, der Ernährung der Samenzellen im Hoden zu dienen.

Wenn man für die Spermatozoen der Phalangiden die Bezeichnung „Zellen“ anwenden will, wie das früher häufiger geschah, so VON KROHN, DE GRAAF, LOMAN und BLANC, so muß heute diese Bezeichnung wesentlich modifiziert werden. Das Plasma dieser „Zellen“ ist auf einen außerordentlich zarten, unter gewöhnlichen Verhältnissen überhaupt gar nicht zu beobachtenden Mantel reduziert; die Hauptmasse des Cytoplasmas wird unter allen Umständen abgeworfen. Die genannten Autoren sprachen wohl auch nur deshalb von „Zellen“ und den in ihnen liegenden Kernen, weil ihnen der Vorgang der Plasmaabstoßung unbekannt war. Sie sahen offenbar die stets dunkel gefärbte Chromatinplatte als Kern und den umgebenden chromatinarmen hellen Ring als Plasma an.

An dieser Stelle möchte ich bemerken, daß meine Macerationsversuche nicht gerade bedeutende Erfolge aufzuweisen hatten. Starke Quellungen, wie z. B. bei den Spinnen es teilweise der Fall war, beobachtete ich nie; die Spermatozoen nahmen relativ wenig nach mehrstündigem Macerieren an Umfang zu und zeigten dann bald undeutliche Konturen. Die Figg. 17 u. 18 (Taf. 33) rühren allerdings, wie es die auffallende Größe zeigt, von macerierten Objekten her; ich möchte aber dabei betonen, daß sie einer Form entnommen sind, die sich überhaupt durch große Samenelemente auszeichnet.

Der helle chromatinarme Rand, der sich als ringförmiger Wulst

um die Chromatinplatte erstreckt, zeigt nicht dauernd ein homogenes Aussehen. Es treten vom Centrum der Spermatozoenscheibe her radial angeordnete feine Linien auf, die den ganzen Rand in mehrere annähernd gleich große Partien zerlegen. Meist sind diese Bildungen auf die Oberseite beschränkt, also auf diejenige, an der sich die beiden Centrankörper befinden. Diese letztern liegen stets auf einer dieser feinen Linien (Taf. 33, Fig. 17, 18 u. 22). Die Bedeutung dieser radialen Streifen ist mir nicht klar geworden; unter dem Mikroskop erwecken sie zunächst den Anschein von gewöhnlichen Faltungen. Anders scheinen dagegen die Verhältnisse bei der Gattung *Mitopus* zu liegen, die ich in ähnlicher Weise nie wieder fand. Schon die Einstülpung der Kernkugel konnte ich bei *Mitopus* nicht in der sonst gewohnten Deutlichkeit beobachten. Sie scheint hier wesentlich modifiziert zu sein, obwohl durch den Abflachungsprozeß das Ergebnis, die Spermatozoenscheibe, vollkommen an andere Formen erinnert. Die Hauptmasse des Chromatins sammelt sich in den Spermatidenkernen von *Mitopus* in Form eines ansehnlichen Ballens an einer beliebigen Stelle der Kernperipherie (Taf. 33, Fig. 24). Um diesen Chromatinbezirk ordnen sich nach und nach einzelne Bläschen, die durch ihr helles Aussehen stark auffallen. In der Fig. 23 (Taf. 33) ist der Chromatinballen von oben, in Fig. 24 von der Seite gesehen zu denken.

Diese Bläschen umsäumen allmählich vollkommen den intensiv dunkel gefärbten Ballen; sie sind zunächst an Größe recht verschieden (Taf. 33, Fig. 24 u. 25), zeigen aber schließlich ein ganz regelmäßiges Aussehen (Fig. 26). Aus Mangel an einer andern befriedigenden Erklärung möchte ich annehmen, daß es sich bei dieser Blasenbildung um ein Auspressen des Kernsafts in die peripheren Bezirke handelt. Schwer zu entscheiden ist es jedenfalls, ob diese Bildungen den radialen Streifungen an den Spermatozoen der übrigen Gattungen gleich zu setzen sind. Auch in diesem Punkte scheiterten alle weitem Untersuchungen an der Kleinheit der Objekte.

Der proximale Centrankörper scheint nicht unverändert an der Grenze von heller Randzone und Chromatinplatte liegen zu bleiben, wie es Fig. 16 u. 17 (Taf. 33) zeigen. In vielen Fällen beobachtete ich dem Insertionspunkt des Schwanzfadens gegenüber an dem entgegengesetzten Pole der Scheibe ein äußerst zartes Körnchen, das sich ganz nach Art der Centrankörper färbte (Taf. 33, Fig. 19—22). Ich glaube es hier mit einem Teil des proximalen Centrankörpers zu tun zu haben, wenigstens konnte ich bisweilen eine Verbindung

mit diesem durch einen zarten Faden, der über die ganze Scheibe hinwegzog, konstatieren (Taf. 33, Fig. 20 u. 21). Das Bild der Fig. 18 möchte ich so deuten, daß das vom proximalen Centrankörper stammende Körnchen mit dem Verbindungsfaden nach dem entgegengesetzten Pol der Scheibe wandert.

Leider hatte ich gerade diese Vorgänge so selten zu beobachten Gelegenheit, daß ich nicht in der Lage bin, darüber positives auszusagen zu können. Ob in diesem Körnchen ein Analogon des Spitzenstücks im allgemeinen, des Spitzenkorns des Spinnenspermatozoons im besondern zu sehen ist, ist deshalb auch nicht zu entscheiden.

Ein für den Gang der Genese offenbar unwichtiges Zellgebilde möchte ich an dieser Stelle doch noch kurz erwähnen. Im Plasma der Spermatiden vieler Arten finden sich mehr oder weniger große runde Körper, die sich der Färbung gegenüber ganz wie Chromatin verhalten. Ich möchte diese Gebilde, die stets nur einzeln vorkommen, dem Verfahren älterer Autoren gemäß als chromatoiden Nebenkörper bezeichnen. Sicher ist, daß sie sich am Aufbau des Spermatozoons nicht beteiligen (Taf. 33, Fig. 11). Sie scheinen im abgestoßenen Plasma zu degenerieren. Vielleicht sind die unregelmäßig geformten, dunklen Massen im Cytoplasma der Spermatide, die ich in Fig. 16 (Taf. 33) wiedergebe, Reste dieses chromatoiden Nebenkörpers.

Weiter vermochte ich die Genese der Phalangidenspermatozoen nicht zu verfolgen. Ich glaube aber, daß dieselben keine bedeutendern Veränderungen mehr durchzumachen haben. Ein den Verhältnissen bei den Araneinen entsprechender Vorgang scheint auch bei den Samenelementen der Phalangiden nach Erlangung der Reife einzutreten. Der Umfang ist deutlich reduziert, und die Reaktion gegen Färbemittel wird eine andere. Auch hier fand ich die schon bei den Spinnen beobachtete eigentümlich graue Färbung bei Anwendung der Eisenhämatoxylin-Methode nach HEIDENHAIN. Unmittelbar neben diesen lichtgrau gefärbten Spermatozoen lagen dann die intensiv blauschwarz gefärbten Spermatiden. Der Schwanzfaden, der in dieser Zeit ganz besonders schwer zu beobachten ist, zeigt eine Länge annähernd gleich dem Durchmesser des Spermatozoons.

Wenn ich nun das Stadium der Fig. 22 als das Endstadium der Genese ansehe, so bietet das Phalangidenspermatozoon auf den ersten Blick allerdings mancherlei Besonderes, um nicht zu sagen

Abweichendes. Immerhin dürften sich doch manche Beziehungen zu den gewöhnlichen, typisch gebauten Spermatozoen, somit auch zu denen der Spinnen herausfinden lassen. Recht sonderbar erscheint vor allem die Form des Spermakopfes, die ein Eindringen in die Eizelle, zumal eine als Perforatorium wirkende Einrichtung völlig fehlt, nicht gerade zu erleichtern scheint. Dabei darf aber nicht vergessen werden, daß durch die Abflachung und die damit verbundene mäßige Zuschärfung der Kanten die Schwierigkeit des Eindringens teilweise gehoben werden kann. Da auch das Spinnenspermatozoon einen recht eigenartig gestalteten Kopf besitzt, dürfte das Absonderliche der Kopfform weniger auffallend erscheinen. Die Faltungen resp. Bläschenbildungen am hellen Rande des Spermatozoons, deren Bedeutung mir unklar geblieben ist, machen Beziehungen zu ähnlichen Erscheinungen an den Samenelementen anderer Tierformen sehr wünschenswert. Leider konnte ich solche Beziehungen nicht finden, obwohl in dieser wie vielleicht auch noch in anderer Hinsicht äußere Ähnlichkeiten mit den Samenelementen von Crustaceen zu bestehen scheinen. Die auf Taf. 33 wiedergegebenen Stadien der Phalangidenspermatogenese, besonders die Figg. 5—11 und 15—26, fordern zu Vergleichen mit denjenigen Bildern heraus, die von GILSON und SABATIER für die Spermatogenese der Decapoden gegeben wurden. In morphologischer und genetischer Beziehung sind jedenfalls Übereinstimmungen nicht vorhanden, und so dürfte ein Versuch, Berührungspunkte hinsichtlich der Spermatozoen von Phalangiden und Decapoden herauszufinden, aussichtslos sein.

Zwei Punkte sind geeignet, das Phalangidenspermatozoon in die Reihe der typisch gebauten Samenelemente zu stellen: das Abwerfen des Cytoplasmas und die daraus resultierende Isolierung des Spermatischenkerns und das unzweifelhafte Vorhandensein eines Schwanzfadens. Da die Entstehung des letztern eine völlig normale ist, nämlich vom distalen Centralkörper ausgeht, so kann der Schwanzfaden nur durch seine Kürze auffallen, die, ebenso wie die außerordentliche Zartheit, im Verhältnis zur Kleinheit der Spermatozoen überhaupt verständlich erscheint. Ist meine Vermutung betreffs der Herkunft des Körnchens am Rande des Kopfs, der Insertion des Schwanzfadens gegenüber, richtig, so wären in dieser Hinsicht deutliche Beziehungen zu den Samenelementen der Spinnen vorhanden. Das Körnchen wäre ein Analogon des Spitzenkorns bei den Spinnen, das sich später an der Bildung des Spitzenstücks beteiligt. Fasse ich alle diese Überlegungen zusammen, so möchte ich

das Spermatozoon der Phalangiden als ein modifiziertes, aber mit den wesentlichsten Bestandteilen eines normalen Spermatozoons ausgestattetes Gebilde bezeichnen.

Bewegungserscheinungen.

In Hinsicht auf die Gestaltung der Samenelemente dürften einige Bemerkungen über die Bewegungen derselben nicht ohne Interesse sein.

LEYDIG glaubte den Spermatozoen Bewegungsfähigkeit zuschreiben zu müssen, während sie KROHN und BLANC leugnen. Mir war es klar, daß Samenkörper, die mit einem, wenn auch noch so kurzen Schwanzfaden ausgerüstet sind, Eigenbewegungen auszuführen imstande sein müssen. Tatsächlich habe ich auch, allerdings recht selten, Bewegungen beobachtet. Der Kopf der Spermatozoen erschien dabei bald rund, bald oval und bald stabförmig, ein Zeichen dafür, das Spermatozoon sich um seine Längsachse dreht. Der kurze Schwanzfaden, offenbar die Ursache der Fortbewegung, war leider nie zu beobachten. Der Spermakopf erschien stets vollkommen unverändert; ich halte ihn für starr und überhaupt nicht einer Formveränderung fähig, wie es z. B. beim Spermakopf der Spinnen der Fall ist.

Die Ortsbewegung muß als eine ziemlich rasche und energische bezeichnet werden, wenn man den kurzen Schwanzfaden berücksichtigt. Sie ging immer in einer ganz bestimmten Richtung von statten, zeigte also im Gegensatz zu den Bewegungen der Spinnenspermatozoen vollkommen regelmäßige Bahnen.

Meistens fand ich auch bei Phalangiden völlig unbewegliche Spermatozoen, an denen ich später durch Fixierung und Färbung einen wohlentwickelten Schwanzfaden konstatieren konnte. Es scheinen hier also ähnliche Verhältnisse mitzuspielen, wie ich sie schon bei den Spinnen beschrieb.

Ernährung.

Das abgestoßene Zellplasma scheint für die Ernährung der Samenzellen im Hoden hauptsächlich in Betracht zu kommen. Besondere Nährzellen gibt es im Phalangidenhoden ebensowenig wie bei den Spinnen. Größere Ansammlungen des feinkörnig-degenerierten Zellplasmas, die eine für reife Spinnenhoden so charakteristische Erscheinung bilden, beobachtete ich für die vorliegenden Objekte eigentlich nie. Das mag damit zusammenhängen, daß es zur Er-

nahrung schnell aufgebraucht wird und daß weiterhin die ausgebildeten Spermatozoen bald in die Ausführungskanäle übertreten. Ganz anders liegen aber die Ernährungsverhältnisse in den Vasa deferentia.

Über die Ernährung der Arachnoidenspermatozoen herrscht noch keineswegs völlige Klarheit. Ziemlich übereinstimmend beobachteten alle Forscher große Mengen von kleinen Körnchen in Hoden und Ausführungskanälen, über deren Herkunft die Meinungen wesentlich auseinandergingen. Ich verweise für die Spinnen auch an dieser Stelle auf den betr. Abschnitt des ersten Teils der vorliegenden Arbeit. Für die Phalangiden treten nach meinen Befunden neue Momente in die Erscheinung, die ich bisher in der Literatur nicht erwähnt fand.

BLANC spricht von einem Secernieren der Epithelzellen in den Ausführungskanälen. Die secernierte Flüssigkeit transportiert die Spermatozoen zum Penis.

DE GRAAF äußert sich nur über glänzende Körperchen im Hoden, die, fettiger Natur, aus Epithelzellen entstehen.

RÖSSLER sagt über diese Verhältnisse Folgendes:

„Das Lumen der Vasa efferentia im Knäuel und des Vas deferens ist bei geschlechtsreifen Tieren von einer großen Anzahl runder Zellen erfüllt, die den Samenelementen beigemischt sind und deren Größe zwischen 0,015 und 0,03 mm schwankt. Sie sind mit hellen runden Tropfen angefüllt, die in den kleinern Zellen am größten, in den großen Zellen dagegen am zahlreichsten, aber kleinsten erscheinen. Ob und wie diese Zellen mit dem Cylinderepithel in Verbindung zu bringen sind, wage ich nicht zu entscheiden. Wahrscheinlich dienen die in ihnen enthaltenen Tropfen, die nach dem Bersten der Zellmembran sich dem Sperma beimischen, als Ernährungsflüssigkeit desselben.“

BRULA ist zur Überzeugung gelangt, daß bei den Phalangiden die Follicularzellen sich teilen, woraus dann die kleinen Körnchen entstehen.

Ich habe in den Ausführungsgängen von verschiedenen Formen beobachtet, daß Spermatozoen offenbar zum Zweck der Ernährung in die Epithelzellen der Wandungen eindringen und sich oft in größerer Anzahl dort aufhalten. Während zunächst nur das Zellplasma verbraucht wird — man kann das deutlich daran erkennen, daß sich um jedes Spermatozoon herum ein charakteristischer heller Hof im Plasma gebildet hat — tritt später auch eine Degeneration

der Kerne ein. So finden sich oft auf Schnitten Epithelzellen, die ihren gesamten feinkörnigen Inhalt in das Lumen der Ausführungsgänge heraustreten lassen. Es kann somit keinem Zweifel unterliegen, daß bisweilen auch die Degeneration des Epithelgewebes zur Produktion der ernährenden Körnermassen beizutragen vermag.

Ob diese Art der Ernährung für die ganzen Vasa deferentia oder nur für gewisse Abschnitte derselben in Betracht kommt, kann ich nicht entscheiden. Auf Schnitten durch die vielfach gewundenen Ausführungsgänge läßt sich kaum bestimmen, welche Teile den untern und welche den obern Abschnitten der Vasa deferentia angehören. So ist es auch nur zu erklären, daß man einerseits Querschnitte findet, die eine völlig normale Epithelauskleidung besitzen und in denen die Spermatozoen in den bekannten gelblichen Schollen völlig eingebettet liegen, und unmittelbar daneben solche, die alle Stadien der Auflösung des Epithelgewebes erkennen lassen. Ich habe in der Fig. 27 (Taf. 33) ein Stadium wiedergegeben, in dem von dem Epithelgewebe nur noch einzelne Zellgrenzen zu sehen sind. Cytoplasma und Kerne sind völlig verschwunden; die Spermatozoen liegen zum Teil noch innerhalb der zerstörten Epithelzellen. Ich halte derartige Bilder für so überaus beweisend, daß ich an der gegebenen Ernährungsweise nicht im geringsten zweifeln kann. Interessant wäre es zu erfahren, ob der Zerfall des Epithelgewebes in den Ausführungskanälen eine regelmäßige Erscheinung darstellt.

In den Ausführungskanälen zeigen die Spermatozoen ein sonderbares Aussehen. Der helle Rand ist ungemein stark lichtbrechend geworden, während die innere Chromatinplatte auffallend dunkel erscheint. Ich möchte annehmen, daß diese Veränderungen mit den Ernährungsverhältnissen zusammenhängen. Den Schwanzfaden konnte ich innerhalb der Vasa deferentia überhaupt nicht mehr beobachten. Er hat sich der gedrängten Lage wegen jedenfalls der Kernscheibe fest angelegt.

Hermaphroditismus.

Im Anhang füge ich noch einige kurze Bemerkungen über Hermaphroditismus bei, soweit sie den Phalangidenhoden betreffen.

Hinsichtlich des äußerst interessanten gleichzeitigen Vorkommens von Ei- und Samenzellen innerhalb desselben Geschlechtsorgans habe ich in der Literatur im wesentlichen zwei verschiedene Theorien gefunden, die zur Erklärung aufgestellt wurden.

BLANC bezeichnet das Vorkommen von Eiern auf dem Hoden als „hermaphroditisme rudimentaire“, also gewissermaßen als die letzten Überreste einer früher wohl regulären Zwitterigkeit der Geschlechtsdrüsen.

LOMAN und RÖSSLER sprechen von „pathologischen“ Erscheinungen und leugnen damit überhaupt die Möglichkeit, daß früher eine echte Zwitterigkeit bestanden hat.

Ich halte die Entscheidung dieser Fragen für sehr schwierig und will sie, zumal ich nur über ein geringes Material verfüge, überhaupt nicht diskutieren.

Nach BLANC kommen Eizellen am Phalangidenhoden ziemlich oft vor. Meine Erfahrungen bestätigen dies nicht, sondern mit RÖSSLER bin ich der Ansicht, daß das gleichzeitige Vorkommen von Ei- und Samenzellen eine relativ seltene Erscheinung ist. Unter ca. 200 untersuchten männlichen Phalangiden fand ich nur 3 Hoden, auf resp. in denen sich Eizellen zeigten. Diese Zahlen möchte ich jedoch nicht als absolut beweisend hinsichtlich des Vorkommens des Hermaphroditismus hinstellen, denn es wäre nicht unmöglich, daß ich Fälle von Zwitterigkeit übersehen haben könnte.

Fig. 28 (Taf. 33) zeigt einen ziemlich charakteristischen Schnitt durch einen zwitterigen Hoden von *Acantolophus*. Im untern Abschnitt liegen junge Eizellen noch im Hodengewebe eingebettet, an einer Stelle so, daß unmittelbar daneben ein Follikel mit reifen Spermatozoen liegt. Im Verlaufe der fortschreitenden Reifung treten die an Größe bedeutend zunehmenden Eizellen über die Hodenoberfläche hervor, so daß sie dann bei äußerer Betrachtung schon dem unbewaffneten Auge sofort auffallen müssen. Die charakteristischen zelligen Stiele, an denen die reifen Eizellen, wie bei Spinnen, sitzen, waren an dem betr. Objekt nicht zu erkennen. Ich habe in Fig. 28a (Taf. 33) aus demselben Hoden ein Spezialbild dieser bereits bekannten Verhältnisse wiedergegeben.

Zum Schluß meiner Arbeit ist es mir eine angenehme Pflicht, meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. E. KORSCHULT meinen verbindlichsten Dank zu sagen für die Anregung zur vorliegenden Arbeit, für das dauernde Interesse, mit welchem er das Zustandekommen derselben verfolgte, und für die zahlreichen, wertvollen Ratschläge, deren Nutzen ich jederzeit angenehm empfand. Auch Herrn Dr. TÖNNIGES bin ich für seine ausgezeichnete, mir in allen Lagen gewährte Unterstützung zu ganz besonderm Dank verpflichtet.

Literaturverzeichnis.

- AUERBACH, L., Bemerkungen über das Sperma von *Dytiscus* etc., in: *Anat. Anz.*, V. 8, 1893.
- BALBIANI, E. G., Contribution à l'étude des sécrétions épithéliales dans l'appareil femelle des Arachnides, in: *Arch. Anat. microsc.*, V. 1, fasc. 1.
- BALLOWITZ, E., Untersuchungen über die Structur der Spermatozoen. in: *Arch. mikrosk. Anat.*, V. 32, 1888, V. 36, 1890; *Z. wiss. Zool.*, V. 50, 1890.
- , Zur Kenntniss der Samenkörper der Arthropoden, in: *Intern. Monatschr. Anat. Physiol.*, V. 11, 1894.
- V. BARDELEBEN, K., Ueber die Entstehung der Achsenfäden bei menschlichen und Säugetier-Spermatozoen, in: *Anat. Anz.*, V. 14.
- BENDA, C., Neuere Mitteilungen über die Histogenese der Säugetier-spermatozoen, in: *Arch. Anat. Physiol., Physiol. Abt.*, 1897.
- , Ueber die Spermatogenese der Vertebraten und Evertebraten, *ibid.*, 1898.
- , Ueber neue Darstellungsmethoden der Centrankörperchen etc., *ibid.*, 1900.
- , Die Mitochondria, in: *Erg. Anat. Entw.-Gesch.*, V. 12, 1902.
- BERTKAU, PH., Ueber den Generationsapparat der Araneiden, in: *Arch. Naturgesch.*, Jg. 41, V. 1. 1875.
- , Erneute Beobachtungen über das Einbringen des Samens in den männlichen Palpus, in: *Verh. naturh. Ver. preuss. Rheinlande Westfalen* 1876.
- , Ueber die Uebertragungsorgane und die Spermatozoen der Spinnen, *ibid.*, 1877.
- BIRULA, A., Untersuchungen über den Bau der Geschlechtsorgane bei den Galeodiden, in: *Horae Soc. entomol. Ross.*, V. 28, 1894.
- BLANC, H., Anatomie et Physiologie de l'appareil sexuel mâle des Phalangides etc., *Dissertat. Freiburg* 1880.

- BÖSEBERG, W., Die Spinnen Deutschlands, in: *Zoologica*, V. 14, Heft 35, 1901.
- BOVERI, TH., Zellenstudien, IV. Ueber die Natur der Centrosomen, Jena 1901.
- BROMAN, J., Ueber Riesenspermatiden bei *Bombinator igneus*, in: *Anat. Anz.*, V. 17, 1900.
- , Ueber Bau und Entwicklung der Spermien von *Bombinator igneus*, *ibid.*, V. 17, 1900.
- , Ueber gesetzmäßige Bewegungs- und Wachstumserscheinungen der Spermatiden etc., in: *Arch. mikrosk. Anat.*, V. 59.
- BÜTSCHLI, O., Ueber Bau und Entwicklung der Samenfäden bei Insecten und Crustaceen, I u. II, in: *Z. wiss. Zool.*, V. 21, 1871.
- DE GRAAF, H. W., Beiträge zur Kenntnis des anatom. Baues der Geschlechtsorgane der Phalangiden, in: *Zool. Anz.*, V. 3, 1880.
- EISEN, G., The spermatogenesis of *Batrachoseps*, in: *Journ. Morphol.*, V. 17.
- GILSON, Etude comparée de la spermatogénèse chez les Arthropodes, in: *La Cellule*, V. 1, 2, 4, 1884—1887.
- GUYER, Spermatogenesis of normal and hybrid pigeons, *Dissert. Chicago* 1900.
- HEIDENHAIN, M., Neuere Untersuchungen über die Centralkörper und ihre Beziehungen zum Kern und Zellprotoplasma, in: *Arch. mikrosk. Anat.*, V. 43, 1894.
- HENKING, Ueber Spermatogenese bei *Pyrrhocoris apt.*, in: *Z. wiss. Zool.*, V. 51, 1891.
- , Untersuchungen über die Entwicklung der Phalangiden, Teil 1, *ibid.*
- HERMANN, Structur und Histogenese der Spermatozoen, in: *Ergebn. Anat. Entw.-Gesch.*, V. 2 u. 6, 1893 u. 1897.
- , Beiträge zur Kenntnis der Spermatogenese, in: *Arch. mikrosk. Anat.*, V. 50, 1897.
- , Bemerkungen über den chromatoïden Körper der Samenzellen, in: *Anat. Anz.*, V. 14.
- KORSCHULT, E. und K. HEIDER, Lehrbuch der vergleich. Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere, Allgem. Teil, Jena 1902.
- V. KORFF, K., Zur Histogenese der Spermien von *Helix pomatia*, in: *Arch. mikrosk. Anat.*, V. 54, 1899.
- , Zur Histogenese der Spermien von *Phalangista vulpina*, *ibid.*, V. 60, 1902.
- V. LENHOSSÉK, M., Untersuchungen über Spermatogenese, *ibid.*, V. 51, 1898.
- LEYDIG, FRZ., Zum feinern Bau der Arthropoden, in: *Arch. Anat., Physiol.*, 1855.
- LOMAN, J. C. C., Beiträge zur Kenntnis des anatom. Baues der Geschlechtsorgane bei den Phalangiden, in: *Zool. Anz.*, Jg. 3, 1880.

- LOMAN, J. C. C., Bijdrage tot de Anatomie der Phalangiden, Dissert. Amsterdam 1881.
- McGREGOR, J. H., The spermatogenesis of Amphiuma, in: Journ. Morphol., V. 15, Suppl. 1899.
- MEVES, FR., Ueber die Entwicklung der männlichen Geschlechtszellen von Salamandra maculosa, in: Arch. mikrosk. Anat., V. 48, 1896.
- , Ueber Structur und Histogenese der Samenfäden von Salamandra, in: Mitteil. Ver. Aerzte Schleswig-Holstein, V. 5, 1897.
- , Ueber Centrankörper in den männl. Geschlechtszellen von Schmetterlingen, in: Anat. Anz., V. 14, 1897.
- , Zur Entstehung der Achsenfäden menschl. Spermatozoen, *ibid.*, V. 14, 1897.
- , Ueber Structur und Histogenese der Samenfäden von Salamandra maculosa, in: Arch. mikrosk. Anat., V. 48 u. 50, 1897 u. 1898.
- , Ueber das Verhalten der Centrankörper bei der Histogenese von Samenfäden bei Mensch und Ratte, in: Anat. Anz., V. 14, Erg.-Heft.
- , Ueber den von LA VALETTE ST.-GEORGE entdeckten Nebenkern (Mitochondrienkörper) der Samenzellen, in: Arch. mikrosk. Anat., V. 56, 1900.
- , Structur und Histogenese der Spermien, in: Ergebn. Anat. Entw.-Gesch., V. 11, 1901.
- , Ueber oligopyrene und apyrene Spermien und über ihre Entstehung etc., in: Arch. mikrosk. Anat., V. 61, 1903.
- MOORE, J. E. S., Some points in the spermatogenesis of Mammalia, in: Intern. Monatsschr. Anat. Physiol., V. 11, 1894.
- , On the structural changes in the reproductive cells etc., in: Quart. J. microsc. Sc. (N. S.), V. 38, 1896.
- NIESSING, C., Die Beteiligung von Centrankörper und Sphäre am Aufbau des Samenfadens bei Säugetieren, in: Arch. mikrosk. Anat., V. 48, 1897.
- PAULMER, F. C., The spermatogenesis of Anasa tristis, in: Journ. Morphol., V. 15, Suppl. 1899.
- PLATNER, G., Zellteilung und Samenbildung in der Zwitterdrüse von Limax agrestis, in: Arch. mikrosk. Anat., V. 33, 1889.
- , Samenbildung und Zellteilung im Hoden der Schmetterlinge, *ibid.*, V. 33, 1889.
- RÖSSLER, R., Beiträge zur Anatomie der Phalangiden, in: Z. wiss. Zool., V. 36, 1882.
- SABATIER, A., Spermatogénèse chez les Crustacés Décapodes, in: Mém. sect. Sc. Montpellier 1893.
- SCHIMKEWITCH, Anatomie de l'Epeire, in: Ann. Sc. nat. Zool., V. 17, 1884.

- SCHMIDT, P., Beiträge zur Kenntnis der niederen Myriopoden, in: Z. wiss. Zool., V. 59, 1895.
- SCHNEIDER, A., Ueber die Auflösung der Eier und Spermatozoen in den Geschlechtsorganen, in: Zool. Anz., Jg. 3, 1880.
- SUZUKI, B., Ueber die Entstehung des Mittelstückes der Samenfäden von Selachiern, in: Anat. Anz., V. 15, 1899.
- THESING, C., Beiträge zur Spermatogenese der Cephalopoden, in: Z. wiss. Zool., V. 76, 1904.
- TÖNNIGES, C., Zur Spermatogenese von *Lithobius forficatus*, in: Lehrb. der vergl. Entwickl.-Gesch. von KORSCHULT-HEIDER, Allgem. Teil, Anhang z. 5. Cap., 1902.
- V. LA VALETTE ST. GEORGE, A., Ueber die Genese der Samenkörper, in: Arch. mikrosk. Anat., V. 1, 3, 10, 12, 15, 1865—1878.
- , Zur Samen- und Eibildung beim Seidenspinner, *ibid.*, V. 50, 1897.
- VERSON, E., Zur Spermatogenese der Seidenraupe, in: Z. wiss. Zool., V. 58, 1894.
- VOM RATH, O., Beiträge zur Kenntnis der Spermatogenese von *Salamandra maculosa*, in: Z. wiss. Zool., V. 57, 1893.
- , Zur Kenntnis der Spermatogenese von *Grylotalpa vulgaris*, in: Arch. mikrosk. Anat., V. 40, 1892.
- WAGNER, JUL., Einige Beobachtungen über die Spermatogenese bei den Spinnen, in: Zool. Anz., Jg. 1896.
- , Zur Kenntnis der Spermatogenese bei den Spinnen, in: Arb. Naturf. Ges. St. Petersburg, V. 26, 1896.
- WALDEYER, W., Ueber Bau und Entwicklung der Samenfäden, in: Anat. Anz., V. 2, 1887.
- , Die Geschlechtszellen, in: Handb. d. vergl. u. exper. Entw.-Lehre der Wirbeltiere v. O. HERTWIG, Liefg. 1. 1901, Liefg. 9, 1902, Liefg. 10 u. 11, 1903.
- WALLACE, LOUISE B., The accessory chromosome in the spider, in: Anat. Anz., V. 18.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel 31.

Sämtliche Figuren außer den besonders bezeichneten beziehen sich auf *Lycosa*.

Die Figuren wurden entworfen mit ZEISS'schem Zeichenprisma und auf den Tisch projiziert, auf welchem das Instrument stand. Gebraucht wurde LEITZ' Mikr. $\frac{1}{12}$ Imm., für die Figg. 1—43 und 49a u. b Comp. Oc. 12, für die Figg. 44—48 und 50—54 Comp. Oc. 18.

Fig. 1—11. Teilung der Spermatocyten 2. Ordnung.

Fig. 1. Gesamte karyokinetische Figur. Telophase.

Fig. 2. Verbindungsfasern geschwunden. Nur noch die beiderseitigen Bündel der Centralspindelfasern und Polspindelfasern erhalten.

Fig. 3. Differenzierung der beiden Faserbezirke; in der untern Spermatide hat die Verlagerung des Polspindelfaserabschnitts stattgefunden. In der obern Wanderung des Doppelcentralkörpers.

Fig. 4. Weitgehende Verlagerung (Umklappung?) um 180° des Polspindelfaserkegels im Zusammenhang mit Centralkörper.

Fig. 5. Verschwinden der Polspindelfasern. Anfang der Kernmembranbildung. Centralspindelfasern und beginnende Achsenfadenbildung.

Fig. 6. Polspindelfasern gänzlich geschwunden. Centralspindelfasern fangen an sich zurückzubilden. Kernmembran und extracellulärer Achsenfaden in Bildung.

Fig. 7. (*Agalena*.) Die beiderseitigen Züge der Centralspindelfasern.

Fig. 8 u. 9. (*Agalena*.) Rückbildung der Centralspindelfasern, gleichzeitig Entstehung des Idiozoms. Centralkörper bilden extracellulären Achsenfaden.

Fig. 10. Die beiderseitigen Reste der rückgebildeten Centralspindelfasern hängen noch durch eine schmale Brücke zusammen.

Fig. 11. Späteres Stadium. Die beiderseitigen Idiozome und der im „Verbindungskörper“ liegende Spindelrest lassen durch Lage und Aussehen ihre homologe Entstehung deutlich erkennen.

Fig. 12. Spermatisden nach der Trennung. Wanderung des proximalen Centrankörpers. Idiozome.

Fig. 13. Ruhende Spermatisde. Doppelcentrankörper.

Fig. 14. Beginn der Achsenfadenbildung.

Fig. 15. Der proximale Centrankörper tritt seine Wanderung an.

Fig. 16. (*Agalena*.) Der proximale Centrankörper hat den Kern erreicht.

Fig. 17 u. 18. Wanderung des proximalen Centrankörpers auf der Kernoberfläche.

Fig. 19. Vergrößerung des proximalen Centrankörpers nach beendigter Wanderung.

Fig. 20—26. Aus dem Idiozom differenziert sich ein helles Bläschen, das sich dem obern Kernpol anlegt. Gleichzeitig Feinerwerden des Chromatins.

Fig. 25. Am Idiozombläschen schon Spitzenkorn. Zwischen Kern und Bläschen eine Platte mit Zapfen.

Fig. 26. Das feinkörnige Chromatin wandert auf die linke Kernhälfte.

Fig. 27. Auf der linken Seite ist eine Chromatinplatte entstanden. Dieser gegenüber das Verbindungsstück.

Fig. 28—33. (*Agalena*.) Entstehung der definitiven Kopfform des Spermatozoons durch beiderseitige seitliche Einbuchtungen.

Fig. 34. Das Endstadium dieses Prozesses bei *Lycosa*.

Tafel 32.

Fig. 35. Ein Faden wächst vom Verbindungsstück nach der Idiozomblase hin.

Fig. 36 u. 37. Faden und Spitzenkorn in verschiedener Ansicht.

Fig. 38 u. 39. Der über das Idiozombläschen wegziehende Teil des Fadens ist reduziert. Spitzenkorn isoliert.

Fig. 40. Querschnitt durch den Spermatozoenkopf in Höhe des Verbindungsstücks.

Fig. 41 u. 42. Idiozombläschen zeigt einen Faden im Innern. Beginn der Plasmaabstoßung.

Fig. 43. Distaler Centrankörper bewegt sich nach dem Verbindungsstück zu.

Fig. 44. Längerwerden der Idiozomblase.

Fig. 45. Sehr lang gestreckte Idiozomblase.

Fig. 46. Die Idiozomblase hat sich am Mittelfaden entlang zurückgezogen.

Fig. 47. Der Kopf verläßt das Cytoplasma.

Fig. 48. (Maceriert.) Vorderende des Kopfes mit Spitzenstück. Zwischen diesem und dem Kern eine dunkle Platte.

Fig. 49a u. b. Spermatozoen aus demselben Hoden bei gleicher Vergrößerung gezeichnet, um zu zeigen, wie die Größe und Färbbarkeit am Abschluß der Genese reduziert werden.

Fig. 50. Ausgebildetes Spermatozoon.

Fig. 51—54. Verschiedene Momente des Einrollungsprozesses. Der Schwanz legt sich an der Außenseite an.

Tafel 33.

Auf *Phalangium* beziehen sich die Figg. 2, 3, 6—8 und 10.

Auf *Liobonum* beziehen sich die Figg. 1 und 4.

Auf *Acantolophus* beziehen sich die Figg. 5, 9, 11, 12, 15—18, 20—22 und 28, 28a.

Auf *Platylophus* beziehen sich die Figg. 13, 14, 19, 19a und 27.

Auf *Mitopus* beziehen sich die Figg. 23—26.

Fig. 1—26 entworfen mit ZEISS' hom. Öl-Imm. 2,0 mm, Apert. 130 und Comp. Oc. 18.

Sämtliche Figuren wurden mittels ZEISS' Zeichenprisma auf den Tisch projiziert, auf dem das Instrument stand.

Fig. 27. Projiziert auf Objektischhöhe. Hom. Imm. 2,0 mm. Apert. 130. Comp. Oc. 4.

Fig. 28 u. 28a. Projiziert auf Objektischhöhe. ZEISS' Obj. D. Comp. Oc. 4.

Fig. 1—10 zeigen nur Kernverhältnisse.

Fig. 1. Junge Spermatische. Kern mit einzelnen großen Chromatinballen. Am untern Pol die knopfförmige Chromatinanhäufung. Das runde Gebilde rechts ist ein oberhalb des Kerns im Plasma liegendes „accessorisches Chromosom“.

Fig. 2. Chromatin peripher gedichtet.

Fig. 3 u. 4. Abflachung am obern Pol des Kerns.

Fig. 5. Bildung der Chromatinplatte (oben).

Fig. 6—10. Einstülpungsprozeß in verschiedenen Stadien. Unten stets die knopfförmige Chromatinanhäufung.

Fig. 11. Spermatische mit distalem (?) Centrankörper und „accessorischem Chromosom“.

Fig. 12—22. Zeigen besonders das Verhalten der Centrankörper.

Fig. 12. Der längliche Centrankörper beginnt sich in der Mitte einzuznüren; er liegt parallel der Zellmembran.

Fig. 13. Der Centrankörper hat sich senkrecht zur Zellmembran gestellt. Der Kern zeigt wie in Fig. 12 die periphere Lagerung des Chromatins.

Fig. 14. Der proximale Centrankörper hat den Kern erreicht. Zwischen diesem und dem distalen Centrankörper ist der intracelluläre Achsenfaden, von letzterm nach außen der extracelluläre Achsenfaden zu sehen.

Fig. 15. Schnitt durch ein schon fast ganz abgeflachtes Spermatozoon. Chromatinplatte oben; rechts distaler Centrankörper und Schwanzfaden.

Fig. 16. Der Kern (Kopf) verläßt mit Schwanzfaden das Plasma.

Fig. 17. (Maceriert.) Spermatozoon von oben gesehen, vom Plasma befreit.

Fig. 18. (Maceriert.) Auswachsen eines Kornes und Fadens vom proximalen Centrankörper.

Fig. 19. Spermatozoon; oben am innern Rande des hellen Rings ein Körnchen.

Fig. 19a. Spermatozoon nach vollendeter Kopfausbildung im Querschnitt.

Fig. 20. Der vom proximalen Centrankörper ausgewachsene Faden mit dem Körnchen in seitlicher Ansicht.

Fig. 21. Dasselbe mehr von oben gesehen.

Fig. 22. Ein vermutlich reifes Spermatozoon.

Fig. 23—25. Bildung der randlichen Blasen bei *Mitopus*. Die dunkle Partie am Kerne entspricht offenbar der Chromatinplatte.

Fig. 26. Spermatozoon von *Mitopus* mit regulär angeordneten Bläschen im hellen Rande. Centrankörper und Achsenfaden.

Fig. 27. Schnitt durch einen Teil der Wandung des Vas deferens. Das gesamte Epithelgewebe (Plasma und Kerne) ist degeneriert in feine Granulationen. Zellgrenzen sind z. T. noch erkennbar. Spermatozoen innerhalb der Epithelzellen.

Fig. 28. Schnitt durch einen zwittrigen Hoden. Oben rechts über die Oberfläche hervorragende reifere Eizellen. Unten jüngere im Hodengewebe liegende Eizellen; unmittelbar daneben Follikel mit Spermatozoen.

Fig. 28a. Eizelle mit zelligem Stiel an der Hodenoberfläche aufsitzend.

Über die Eibildung und Embryonalentwicklung von *Fasciola hepatica* L. (*Distomum hepaticum* Retz.).

Von

Wilhelm Schubmann aus Hildesheim.

(Aus dem Zoologischen Institut in Marburg.)

Mit Tafel 34–35.

Die hier niedergelegten Untersuchungen wurden zunächst zu dem Zweck unternommen, die Entstehung der Eizellen bei den Distomeen genau festzustellen und ihren Unterschied von den Dotterzellen klarzulegen, bzw. die Vereinigung von Eizelle und Dotterzellen, d. h. also die gesamte Ausbildung des Eies, zu verfolgen. Sie erstreckten sich schließlich weiter als anfangs beabsichtigt war, indem auch die Reifung und Befruchtung sowie die Embryonalentwicklung in den Kreis der Beobachtungen gezogen wurden. In letzter Hinsicht wandte ich mein Hauptaugenmerk vor allen Dingen auf die Entstehung der Embryonalhüllen, da dieser Punkt nach den neuern Untersuchungen über die Entwicklung der Turbellarien und Trematoden einer weitem Aufklärung bedürftig erschien.

Inwiefern meine Befunde diejenigen früherer Autoren bestätigen oder von ihnen abweichen, ergibt sich aus den einzelnen Abschnitten, in denen die Angaben der frühern Autoren berücksichtigt werden, so daß ich hier nicht auf diese eingehen möchte, sondern mich sogleich zur Behandlung meines Gegenstandes wende, nachdem die angewandten Methoden mitgeteilt worden sind.

Methode.

Die aus den noch lebenswarmen Lebern von Schafen und Rindern, in einzelnen Fällen auch von Schweinen entnommenen Leberegel wurden in ein Compressorium gebracht und teils in Sublimat-Alkohol-Eisessig, teils in FLEMMING'scher oder auch in HERMANN'scher Lösung konserviert. Das brauchbarste Material war dasjenige, welches in Sublimat-Alkohol-Eisessig ca. 4 Stunden lang gehärtet und darauf allmählich in 96 proz. Alkohol überführt worden war, nachdem es vorher durch Zusatz von Iod-Alkohol ausgewaschen wurde. Schwierigkeiten stellten sich beim Schneiden ein. Es wurden meist Schnitte (4—5 μ) parallel der Frontalebene angelegt. Da die Schale der ältern Uteruseier dem Messer bedeutenden Widerstand bot, so gelang es nicht leicht, vollständige Schnittserien zu bekommen. Meist wurden die Schnitte durch derartige harte Schalenstücke beim Schneiden zerrissen, denn auch das Überstreichen mit Collodium-Mastixlösung hatte nicht immer den erhofften Erfolg. Die meisten Schnitte wurden nach HEIDENHAIN gefärbt und ergaben die schärfsten und deutlichsten Bilder, auch Doppelfärbungen von nach HEIDENHAIN behandelten Schnitten wurden vorgenommen mit Bordeauxrot und Lichtgrün. Ferner wurde Hämatoxylin, Bismarckbraun, Alaunkarmin u. a. zum Färben angewandt.

Bildung der Oocyten im Ovarium.

Über die Bildung der Oocyten im Ovarium von *Distomum hepaticum* ist nur sehr wenig bekannt. Die Untersuchungen der Oocyten setzen bei den Autoren, die sich mit der frühen Entwicklungsgeschichte der Trematoden beschäftigt haben, erst bei den ausgewachsenen Oocyten ein, die, im Begriff das Ovarium zu verlassen, sich im Oviduct vorfinden. Auch die neuesten Arbeiten GOLDSCHMIDT's und HALKIN's über *Polystomum integerrimum*, KATHARINER's und v. JANICKI's über *Gyrodactylus elegans* und besonders die Arbeit HENNEGUY's über *Distomum hepaticum* bringen inbezug auf die Bildung der Oocyte nichts. Bei meinen Untersuchungen der ersten Vorgänge an der Keimzelle, die mit dem Wachstum und der Ernährung der jungen Oocyte in Verbindung stehen, habe ich Tatsachen festgestellt, die nicht ohne Interesse sind.

In den Blindschläuchen des Ovariums von *Distomum hepaticum*, besonders an ihrem blinden Ende, bilden sehr kleine Zellen, deren Protoplasma im Verhältnis zum Kern sehr gering ist und deren

Abgrenzung gegeneinander nicht festzustellen ist, einen kontinuierlichen Wandbelag der glashellen Tunica propria des Ovars. Wir haben die in der Keimzone des Ovars befindlichen Keimzellen, Oogonien, vor uns. Meist ist dieses Keimepithel einschichtig, doch finden sich, und wiederum besonders am Grunde der Blindschläuche, oft mehrere Schichten übereinander. Das Auffallende an diesen jüngsten Oocyten bildet der umfangreiche Kern, der in der Ruhe von einer deutlichen Kernmembran begrenzt wird und von runder oder ovaler Form ist. Der ruhende Kern enthält ein stark färbbares, derbes Chromatingerüst und läßt einen deutlichen, runden Nucleolus erkennen (Fig. 1, 2). Im Keimepithel findet man immer mitotische Teilungsstadien. Bereitet sich der Kern zur Teilung vor, so ordnet sich sein Chromatin in Fäden an, die sich aus Körnchen zusammensetzen. Jedoch läßt der zum Knäuelstadium aufgewickelte Chromatinfaden nicht mehr die einzelnen Chromatinkörnchen erkennen, aus denen er gebildet wurde; er erscheint homogen ebenso wie die Chromosome, die aus ihm entstehen. Es muß also eine Verschmelzung dieser Körnchen stattgefunden haben. Bei diesen Vorgängen bleibt der Nucleolus deutlich sichtbar, nimmt aber an Volumen zu.

Mit dem allmählichen Wachstum der aus den Oogonien durch mitotische Teilung hervorgegangenen Oocyten geht einher eine Sonderung des Protoplasmas um jeden einzelnen Kern sowie ein Abrücken von der Ovarialwand. Die wachsende Oocyte rückt zwar immer mehr in das Lumen des Ovariums hinein, bleibt jedoch durch einen Protoplastastiel noch mit der Wand verbunden. Der anfangs nur kurze und plumpe Stiel, wie er häufig bei Oocyten beobachtet wird, die im Begriff sind sich von der Wand zu lösen, würde kaum ein besonderes Interesse haben, wenn nicht sein ferneres Verhalten auffallend wäre und merkwürdig erinnerte an ähnliche Bildungen bei andern Tieren.

Durch das in lebhafter Teilung befindliche Keimepithel, das fortgesetzt junge Oocyten entstehen läßt, werden die darüber liegenden ältern Oocyten, die, wie erwähnt, aber noch mit der Wand durch einen kurzen Stiel in Verbindung stehen, in das Ovariallumen hineingedrängt. Da der Stiel aber mit einem plattenförmigen Fußteil (Fig. 1, 2, 3) fest mit der Wand verbunden bleibt und der Druck der nachdrängenden Zellen nur ein allmählicher ist, so ist die Folge die Streckung des nachgiebigen Protoplastastiels. Der von einer anfangs nur dünnen Protoplastaschicht umgebene Kern einer solchen Oocyte rückt also in das Lumen des Ovariums, während das

übrige Plasma den Stiel bildet und die Aufgabe hat, eine Verbindung des Eies mit der Wand zu erhalten. Man findet so Oocyten fast von der Größe der Oviducteier, die noch durch einen Stiel, der oft die doppelte bis dreifache Länge der Oocyte hat, mit der Ovarialwand verbunden sind. Auf diese Weise ist für die nachwachsenden Zellen bedeutend an Platz gewonnen, ohne daß die ältern Oocyten völlig von der Wand getrennt werden.

Welche Aufgabe hat aber der Stiel? Die Bilder, die ich von gestielten Eizellen fand (Fig. 3, 4), erinnern stark an ähnliche von gewissen Lamellibranchiaten (*Cyclas*, *Scrobicularia*), besonders aber an die Bildung des Eistiels bei Ascariden.

Ähnlich wie bei *Ascaris megalcephala*, glaube ich, daß auch bei *Distomum hepaticum* der Eistiel die Hauptaufgabe hat, dem wachsenden Ei Nahrung zuzuführen. Diese Vermutung glaube ich stützen zu können durch die Tatsache, daß ich im Eistiel stets dunkle, körnige, unregelmäßige Partikel sah, die sich dort, wo der Stiel in die Oocyte übergeht, besonders zahlreich finden. Die Partikel sind der Eizelle durch den Stiel zugeführte Nahrungsmassen. In den Figg. 2, 3, 4 sieht man deutlich, wie diese dunkler gefärbten Körperchen in die Zelle hineinrücken, um von dieser als Nahrung aufgebraucht zu werden. Ähnliche Beobachtungen in bezug auf den Eistiel machte übrigens KERBERT bei *Distomum westermanni*. Allerdings faßt KERBERT diese „Ausläufer“ anders auf, nämlich als Ausdruck amöboider Bewegung der Oocyte. Aus der fig. 15 e, tab. 27 läßt sich eine unverkennbare Ähnlichkeit feststellen mit den von mir in Fig. 4 und besonders in Fig. 5 gegebenen Abbildungen.

Bei den gestielten Oocyten hat der Kern bereits mehr das Aussehen des Keimbläschens angenommen, das verhältnismäßig groß ist und meist excentrisch im Eiplasma liegt (Fig. 2, 3, 4).

Während das Chromatin bei den jüngsten Oocyten im Kern ziemlich gleichmäßig verteilt war, sieht man in dem bläschenartigen Kern nur wenige Chromatinstränge, die aus aneinander gereihten Körnchen bestehen, das sonst völlig hell erscheinende Keimbläschen durchziehen (Fig. 4, 5, 6).

Der bedeutend herangewachsene Nucleolus liegt meist der Kernmembran an, wie dies an den Figg. 3—6 incl. ersichtlich ist. Von ihm gehen die Chromatinstränge strahlenförmig nach der gegenüberliegenden Kernwand. Ob das Wachstum des Nucleolus, dessen Entstehung ich nicht verfolgen konnte, da schon in den jüngsten Oocyten und selbst in den Oogonien ein deutlicher Nucleolus vor-

handen ist, auf ein „Einwandern“ von Chromatin zurückzuführen ist, wie GUENTHER es in seiner Arbeit: „Über den Nucleolus im reifenden Echinodermenei und seine Bedeutung“ annimmt, wage ich nicht zu entscheiden. Übrigens scheint auch LOOSS eine ähnliche wie die von GUENTHER vertretene Anschauung zu haben. Auf jeden Fall ist die Chromatinmenge im Keimbläschen geringer geworden, während der Nucleolus auffällig an Größe zugenommen hat. Die wenigen Chromatinstränge, die noch im Keimbläschen enthalten sind, können wohl kaum das früher weit umfangreichere Chromatingerüst enthalten, denn oft genug treten diese Stränge sehr stark zurück (Fig. 6). Andererseits kann ich freilich nicht wie GUENTHER annehmen, daß die Stränge solches Chromatin vorstellen, das im Begriff steht, in den Nucleolus einzuwandern, denn ich fand die Stränge noch kurz vor dem Auftreten der Reifungserscheinungen im Keimbläschen vor.

Sehr oft finden sich Vacuolen als helle tröpfchenartige Gebilde im Nucleolus, Fig. 6. Jedoch konnte ich in jedem Stadium derartige Vacuolen feststellen. Eine sog. „Verdunklung“ des Nucleolus, wie sie G. bei Echiniden fand, scheint beim Leberegel zu fehlen. HENNEGUY hat in der Nähe des Keimflecks „une granulation très colorable“ gesehen, „dépourvue de radiations, qui est probablement un centrosome“. Ähnliche „granulations“ habe auch ich gefunden, kann dieselben jedoch nicht als Centrosomen ansprechen, denn bei näherem Zusehen fand ich, daß diese Körnchen (granulations) lediglich einen Teil eines angeschnittenen Chromatinstranges darstellten, dessen Fortsetzung meist im vorherigen oder nächstfolgenden Schnitt zu finden war. Auch färberisch verhielten sich diese Körnchen wie das übrige Chromatin.

Hat die Oocyte eine gewisse Größe erlangt, so löst sich der Stiel von der Wand ab, er ist jetzt unnötig geworden und wird von der Oocyte eingezogen (Fig. 5). Ebensowenig wie VAN BENEDEN, STIEDA und GOLDSCHMIDT bei *Polystomum integerrimum*, KATHARINER bei *Gyrodactylus elegans*, habe ich eine Dotterhaut weder vor noch nach der Befruchtung wahrnehmen können. Die Oocyte ist also nackt.

Von der Wachstumszone des Ovars rückt die Oocyte dem Oviduct zu, allmählich eine runde Gestalt annehmend. Das Keimbläschen liegt jetzt central und nimmt fast die Hälfte der ganzen Zelle ein (Fig. 6). Auch auf diesem Wege bis zum Uterus findet die Oocyte Nahrungsstoffe vor. Überall liegen im Ovar zwischen den einzelnen Zellen, zwischen den Oocytan, dunkle, körnige Häufchen, die offen-

bar von zerfallenen Oocyten herkommen müssen, regellos verstreut umher.

Den Zerfall von Eizellen kann man übrigens tatsächlich verfolgen. Zunächst sieht man bei den Oocyten, die für die Auflösung bestimmt sind, wie sich im Plasma Körnchenhaufen zusammenballen (Fig. 7 u. 8), während die Kontur des Keimbläschens unregelmäßig wird und schließlich ganz verschwindet. Zuletzt sieht man nur noch den Umriß der Zelle erhalten. Endlich wird durch nachdrängende Zellen das so entstandene Nahrungsmaterial verteilt und von den Oocyten aufgenommen (vgl. Fig. 7, 8, 9). Man findet dann die Oocyten beladen mit den Zerfallsprodukten (Fig. 6).

Es spielen also bei der Ernährung der heranwachsenden Oocyte im Ovarium zwei Umstände eine Rolle. Einmal werden den jüngeren Oocyten durch den Plasmastiel Nahrungsmassen zugeführt, sodann aber dienen der sich entwickelnden Oocyte völlig gleichwertige Zellen, die durch irgend welche mir unbekannt gebliebene Einflüsse degenerieren und zerfallen, als Nahrung. Es findet also, trotzdem beim Leberegel ein gut entwickelter Dotterstock vorhanden ist, außerdem eine Ernährung der Oocyten durch gleichwertige, aber abortive Eizellen im Ovarium statt. Dieser Modus der Ernährung erinnert an die von KATHARINER bei *Gyrodactylus* festgestellten Vorgänge. Während bei *Gyrodactylus* die abortiven Eizellen als erhaltene Zellen der Oocyte zugefügt werden, zerfallen sie bei unserm Objekt vorher. Berücksichtigt man, daß dem *Gyrodactylus* ein Dotterstock fehlt, so kann es scheinen, als sei das Zerfallen von Oocyten im Ovarium zwecks Bildung von Nahrungsmassen ein Überbleibsel von einem Stadium, in dem auch den Distomeen bzw. ihren Vorfahren ein Dotterstock fehlte. Bis zum Eintritt in die Schalendrüse und den Anfangsteil des Uterus verändert sich die Oocyte dann nicht mehr. Dies geschieht erst im Uterus. Bevor ich jedoch zu den im Uterus stattfindenden Reifungs- und Befruchtungsvorgängen übergehe, habe ich einige Angaben über die Bildung und Entwicklung der Dotterzellen sowie über deren Schicksal im Uterus zu machen.

Die Bildung etc. der Dotterzellen.

Die Bildung der Dotterzellen erfolgt in den sehr zahlreichen Endbläschen des umfangreichen Dotterstockes. Das Aussehen der jüngsten Dotterzellen, die den Wandbelag der Endbläschen bilden, erinnert sehr an das der jüngsten Oocyten. Auch hier ist das nur spärlich vorhandene Cytoplasma noch nicht zu einzelnen Zellen ge-

sondert, es bildet eine zusammenhängende Masse, in der die großen runden, scharf konturierten Kerne liegen (Fig. 10).

Dies würde dem Begriff des Syncytiums also entsprechen, wie man es im Keimlager vieler Ovarien findet. Ich will übrigens nicht sagen, daß eine Abgrenzung der Zellen gegeneinander nicht vorhanden sein könne, aber jedenfalls war eine solche bei den von mir angewandten Methoden nicht festzustellen, obwohl die Präparate im übrigen einen ausgezeichneten Erhaltungszustand der Zellen und Gewebe zeigten, auch sonst die Zellgrenzen, z. B. der Spermato gonien etc. und der Parenchymzellen, zu erkennen waren.

In dem dichten, gut färbbaren Kerngerüst der jungen Dotterzellen liegen meist 2 oder 3 Nucleolen von ungleicher Größe und unregelmäßiger Gestalt (Fig. 10). Durch das Auftreten von mehreren Kernkörperchen im Kern der Dotterzellen unterscheiden sich diese von den jüngsten Oocyten, bei denen ich stets nur einen Nucleolus wahrnehmen konnte.

Nach Looss ist der Dotterstock mit einem Ovarium zu vergleichen, das nur abortive Eier zu bilden imstande ist. Zum Beweise dieser seiner Ansicht weist Looss auf die Verhältnisse hin, die sich bei gewissen Insecten und Phyllopoden finden. Es liegt meines Erachtens näher, an die Entwicklung des Dotterstockes zu denken bei Turbellarien, bei denen man das Entstehen und die allmähliche Differenzierung dieses Organs vom Ovarium gut verfolgen kann. Während bei *Aphanostoma* ein Dotterstock noch völlig fehlt und die Dotterzellen oder abortiven Eizellen mit den Oocyten im Ovarium zusammen gebildet werden, findet sich bei *Cylindrostoma* die erste Dotterstocksanlage in Form von blindsackartigen Ausstülpungen jederseits am Ovar, in denen nur abortive Eizellen gebildet werden. Bei *Vortex* sind diese Dotterblindsäcke zu schlauchförmigen Organen ausgewachsen, die nur noch mit den Einmündungsstellen in das Ovar mit diesem zusammenhängen. Bei den genannten rhabdocölen Turbellarien haben wir offenbar ursprüngliche Formen vor uns. KATHARINER glaubt auch in *Gyrodactylus*, dem, wie erwähnt, der Dotterstock fehlt, eine Urform gefunden zu haben, jedoch könnte man bei dem parasitisch lebenden Trematoden an eine sekundäre Rückbildung des Dotterstockes denken.

Außer den Nucleolen finden sich im Kern, da wo die Chromatinbälkchen sich kreuzen, runde Verdickungen, die sich an der Kernperipherie wiederfinden. Auf einem vorgeschrittnerm Stadium (Fig. 11), auf welchem die jetzt runde, mit Membran versehene Dotter-

zelle von der Wand abgelöst im Lumen des Dotterbläschens liegt, sieht man, wie dichteres Cytoplasma sich der Zellmembran angelegt hat. Durch feine Plasmastränge, die granuliert erscheinen, ist eine Verbindung dieses randständigen Cytoplasmas mit dem Kern aufrecht erhalten (Fig. 11). Zwischen Zellmembran und Kern ist somit ein weitmaschiges Wabenwerk geschaffen. In den Lücken, die fast farblos und hell erscheinen, liegt ein sehr spärliches, ebenfalls körniges Plasma.

Auf diesem Stadium verharnt die Dotterzelle nicht lange. Die nächste Veränderung betrifft die verdichtete, körnige Randzone des Plasmas. Durch Zusammenziehen grenzen sich Teile dieser Plasmamasse scharf gegen die Umgebung ab. Dadurch entstehen dunkle, unregelmäßige, meist aber rundliche Körnerhaufen, die sich ihrerseits wieder aneinander legen können und so oft eine beträchtliche Größe erreichen (Fig. 12).

Von diesem Stadium an hat die Dotterzelle ihr charakteristisches Aussehen erlangt. Während im Innern außer dem großen, runden Kern nur noch ein schwach färbbares Plasma in geringer Menge enthalten ist, liegt an der Peripherie ein Kranz dieser dunklen Körper, welche die ihre Entstehung aus Körnchen verratende granuliert Struktur besitzen.

Inzwischen hat die Dotterzelle das Endbläschen verlassen und ist, nachdem sie ihre definitive Größe (ca. $\frac{3}{4}$ der Größe der Oocyte) erlangt hat, in die Leitungswege des Dotterstocks eingetreten. Die Gestaltsveränderungen, die die Dotterzellen auf ihrem Wege bis zum Dotterreservoir durchmachen, halte ich für unwichtig. Sie sind lediglich auf Druckwirkung der sehr enge gelagerten Zellen zurückzuführen. Dagegen ist mir eine andere Veränderung, die die dunklen, an der Zellperipherie liegenden Körnchenhaufen betrifft, als wichtig aufgefallen.

Während noch im Dotterreservoir diese Gebilde deutlich ihren körnigen Charakter erkennen lassen und stark färbbar sind, ändert sich dieses Verhalten, sobald die Dotterzellen mit dem Secret der Schalendrüse in Berührung kommen. Die Körnchenhaufen erscheinen jetzt völlig homogen und nehmen die Farbe nicht mehr so gut an wie vorher (Fig. 13). Sie haben jetzt eine gewisse Ähnlichkeit mit Dotterkörnern, und ich möchte sie auch als Dotterkugeln bezeichnen. In nach HEIDENHAIN behandelten, gut ausgezogenen Präparaten erscheint nur der Rand der Dotterkugel gefärbt, während das Centrum glasig und von hell gelblicher Farbe ist. Im Centrum nimmt man

ferner sehr häufig helle, stark lichtbrechende, tropfenartige Stellen wahr (Fig. 13). Es ist eine Verschmelzung der Grundelemente der Dotterkugeln, der Protoplasmakörnchen, eingetreten, wie mir scheint durch Einwirkung des Schalendrüsensecrets. Entgegen den Befunden von LEUCKART und HENNEGUY, welche letzterer Forscher von den Dotterzellen und den in ihnen enthaltenen Dotterkugeln Folgendes sagt: „Les cellules vitellines changent complètement d'aspect en traversant la région de la glande coquillière. A leur arrivée dans l'uterus, elles ne renferment plus de corpuscules jaunes granuleux. Il est probable que ces corpuscules sont expulsés des cellules vitellines et servent, comme le pense LEUCKART, avec le liquide sécrété par les glandes de MEHLIS, à donner la substance de la coque des œufs“, habe ich in meinen Präparaten den Beweis, daß im Anfangsteil des Uterus, wo bekanntlich die Eischale gebildet wird, die Dotterzellen innerhalb der fertigen Eischale die Dotterkugeln noch besitzen. Mit dem allmählich einsetzenden Zerfall der Dotterzellen im Ei werden natürlich auch die Dotterelemente frei. Einzelne erhaltene Zellen, die das typische Aussehen der Dotterzellen bewahrt haben, findet man sogar noch in recht alten Uteruseiern. Fig. 17 zeigt einen Teil eines ältern Uteruseies, dessen Eizelle die Reifung bereits durchgemacht hat. Man sieht in dem durch die Auflösung der meisten Dotterzellen entstandenen Nahrungsmassen noch eine typische, wohl erhaltene Dotterzelle liegen. Ich gebe zu, daß einzelne Dotterzellen, die in die Eihülle, bei deren Bildung, nicht mit eingeschlossen wurden, vielmehr im Anfangsteil des Uterus, umgeben von dem Schalendrüsensecret, liegen blieben, bei der bald stattfindenden Auflösung ihre Dotterkugeln dem Secret beimischen werden, aber nach meinen Befunden spielt jedenfalls die Dottermasse bei der Bildung der Eischale nicht die Rolle, die ihr von LEUCKART und besonders von HENNEGUY zugeschrieben wird. Es ist meines Erachtens auch wenig wahrscheinlich, daß Dotterzellen bzw. Dotterkugeln, die doch überall, wo sie vorkommen, lediglich ernährende Funktion haben, in unserm Falle zum Aufbau der Schale dienen sollen. Nach VAN BENEDEN dienen Dotterzellen und -kugeln einzig der Ernährung der Eizelle, bzw. des Embryos. Genannter Forscher hält die Dottersubstanz der Trematoden sogar für gleichwertig, wenigstens in funktioneller Hinsicht, mit den Dotterkörnern oder Dotterplättchen, die im Protoplasma der Eizellen anderer Tiere auftreten. Zur Bildung der Schale scheint das Secret der Schalendrüse völlig auszureichen.

Wie schon erwähnt, bleiben die Zellgrenzen der im Ei enthaltenen Dotterzellen meist nicht mehr lange erhalten. In der Zeit etwa, in welcher der 1. Richtungskörper gebildet wird, sind die Zellgrenzen meist nicht mehr erhalten. Zuletzt enthält das Ei ein Gemenge von Protoplasma, Dotterkugeln und Kernen ehemaliger Dotterzellen und selbstverständlich die Eizelle. In den Kernen der Dotterzellen hat sich das Chromatin zusammengezogen und tritt in Form kleiner, schwarzer Körnchen aus. Die Gestalt des Kerns wird dadurch unregelmäßig.

In den noch erhaltenen Dotterzellen ganz junger Uteruseier sieht man nicht selten Spermatozoen spiralförmig aufgerollt liegen, eine Beobachtung, die auch HENNEGUY machte. Es finden sich nämlich im Anfangsteile des Uterus, wo bekanntlich die Eischale gebildet wird, zwischen den Ei- und Dotterzellen in reichlicher Menge Spermatozoen. Es ist daher sehr leicht möglich, daß mit der Oocyte und den Dotterzellen zugleich auch Spermatozoen von dem die Schale bildenden Drüsensecret mit in das Ei eingeschlossen werden. Die Spermatozoen gelangen in die Dotterzellen und werden als Nahrung dort aufgebraucht. Aus diesem Vorkommen von Samenelementen in den Dotterzellen glaubt HENNEGUY auf den Charakter der Dotterzellen als Abortiveier schließen zu dürfen. Es haben somit nach HENNEGUY die Dotterzellen dieselbe Fähigkeit wie unreife Holothurieneier, für welche IWANZOFF nachwies, daß sie sehr stark Spermatozoen anzuziehen vermögen, um dieselben, sobald sie in das Ei eingedrungen sind, zu verdauen. Soweit ich nach meinen Beobachtungen ein Urteil über diese Erscheinung bei Dotterzellen abgeben kann, halte ich das Vorkommen von Spermatozoen innerhalb der Eischale für etwas Zufälliges. In der Gegend des Uterus, wo die Schale sich um die Oocyte und die Dotterzellen legt, sind Spermatozoen in so großer Menge auch zwischen den Zellen vorhanden, daß immer einige von ihnen in das Eiinnere hineingelangen müssen. Ferner habe ich immer nur einzelne Spermatozoen und nur in den eben mit Schale versehenen Eiern gefunden, während man in älteren Eiern keine Spermatozoen mehr wahrnimmt. HENNEGUY spricht dagegen von einer „grande quantité de spermatozoides englobés dans l'œuf“. Daß die Dotterzellen abortive Eizellen sind, die allerdings stark spezialisiert sind, dafür spricht besonders die Entstehung des Dotterstockes. Auch die Befunde KATHARINER's können dafür sprechen, jedoch kann ich nicht, wie HENNEGUY, den Dotterzellen die Fähigkeit unreifer Holothurieneier zuschreiben. Ich habe außerdem in

den noch ohne Eischale in der Spermamasse liegenden Dotterzellen nie Spermatozoen gefunden, trotzdem diese Zellen den Spermatozoen doch leichter zugänglich sind als die in einer Eischale befindlichen.

Bildung der Eischale.

Distomum hepaticum gehört zu denjenigen Trematoden, denen ein eigentliches Ootyp fehlt. Der Anfangsteil des Uterus, in den die Schalendrüse ihr Secret secerniert und der mit einer verstärkten Muscularis versehen ist, scheint zugleich die Funktion des Ootyps zu haben. Die aus dem Oviduct, bzw. aus dem Dotterreservoir entlassenen Ei- und Dotterzellen gelangen in den anfangs nur sehr engen Uterus. Jede Zelle kommt mit dem hier vorhandenen Schalendrüsensecret in Berührung, einer zähen, gelblich-grauen, homogenen Masse, von der sie eingehüllt wird. Die so vorbereiteten Zellen legen sich sodann in dem allmählich weiter gewordenen Uterus aneinander und zwar derart, daß einer Eizelle sich etwa 28—30 Dotterzellen anlagern (Fig. 14). In dem in Fig. 14 abgebildeten Schnitte sind Eizellen nicht mit getroffen. Auffallend und schwer erklärlich hierbei ist die Tatsache, daß die Dotterzellen sich nicht etwa um die Eizelle herum gruppieren, sondern daß die Oocyte von Anfang an eine polare Lage einnimmt. Ferner liegt die Eizelle regelmäßig an dem Pole des Eies, an dem sich später der Deckel abhebt. HENNEGUY hält die exakte Erklärung dieses Vorgangs direkt für unmöglich. Um wenigstens den Versuch einer Erklärung gemacht zu haben, nimmt er eine von der Oocyte ausgehende chemotaktische Wirkung auf die Dotterzellen an. Über die Art dieser Chemotaxis spricht er sich jedoch nicht aus. Die Tatsache, daß zu jeder Keimzelle sich etwa 30 Dotterzellen hinzugesellen, wie schon LEUCKART feststellte, glaube ich noch am besten durch die Annahme einer Reflexerscheinung erklären zu können. Sobald eine Oocyte vom Eileiter aus in den Uterus gelangt, würden hiernach durch Kontraktion des Dotterreservoirs eine bestimmte Anzahl Zellen — hier etwa 28—30 — in den Uterus hineingetrieben, und die Eizelle würde durch die von ihr ausgehende chemotaktische Wirkung ihre Lage am künftigen Deckelpole des Eies annehmen. Eine befriedigendere Erklärung zu geben bin ich leider ebenso wenig imstande wie HENNEGUY. Soviel über die Gruppierung der Zellen kurz vor der eigentlichen Schalenbildung.

Nach meinen Beobachtungen kommt die Schalenbildung folgendermaßen zustande. Wie schon erwähnt, umgibt sich jede einzelne

Zelle mit dem Secret der Schalendrüse, erst nach diesem Vorgange legen sich die Zellen zum Ei zusammen (Fig. 14, 15, 16). Wie man aus den Figg. 14, 15, 16 ersieht, setzt sich die Schalendrüsensubstanz zwischen die einzelnen Zellen fort, sie liefert also die Kittsubstanz, die eine feste Verbindung der Zellen untereinander herstellt. Während die so hergestellten Zellenverbände anfangs noch völlig in dem Schalensecret liegen, von diesem also dicht umgeben, bemerkt man schon nach kurzer Zeit, wie die Eihülle beginnt, sich von dem umgebenden Secret zu differenzieren. Rings um das junge Ei sieht man helle Vacuolen in der Drüsensubstanz auftreten von verschiedener Gestalt und Größe (Fig. 15). Durch Vergrößerung dieser Vacuolen oder Lücken, die durch allmähliches Zurückziehen der Schalensubstanz von der festen Eihülle entstanden sind, und durch Schwinden der letzten Brücken, die die Eihülle noch mit dem umgebenden Schalendrüsensecret verbinden, wird schließlich das junge Ei frei und liegt wie ein Sequester in der Schalensubstanz. Durch Kontraktionen der Muscularis uteri wird der Inhalt in lebhaft kreisende Bewegung versetzt und gleichzeitig weiter befördert, der Vagina zu. Daß eine derartige Bewegung, die sich noch am besten mit der peristaltischen Darmbewegung vergleichen läßt, wirklich stattfindet, sieht man an der Anordnung der im Secret so reichlich vorkommenden Spermatozoen in Wirbeln. Die jungen Eier, die schwerer und fester sind als das umgebende Secret, werden durch diese kreisende Bewegung aus dem Secret heraus an die Peripherie des Uterusinhalts gebracht. Ich habe in meinen Präparaten viele Bilder, die den beschriebenen Vorgang veranschaulichen.

Das Ei liegt also jetzt schon frei im Uterus. Während das Secret eine gelblich-graue Farbe hat, tritt die Eihülle hell gelb hervor, erscheint fester und läßt eine feine konzentrische Längsstreifung erkennen (Fig. 15, 16). Im Innern des Eies bildet die Schalensubstanz, die, wie wir sahen, vor der Schalenbildung zum festen Verbinden der Zellen diente, ein Wabenwerk, in dessen Maschen die Zellen liegen (Fig. 15, 16). Dieses Wabenwerk verschwindet mit der fortschreitenden Erhärtung und Festigung der Eischale. Durch ein Größerwerden der Dotterzellen, das LEUCKART auf ein Aufquellen derselben zurückführt, wird die Schale gedehnt und fester. Während anfangs die Eischale hell erscheint und so weich ist, daß sie sich beim Schneiden nicht selten faltet, nimmt sie in den vordern Uterusabschnitten eine so feste und spröde Beschaffenheit an, daß sie dem Schneiden erheblichen Widerstand entgegensetzt, oft zerbricht oder

dem Messer ausweicht und das Gewebe zerreit, gleichzeitig ist die Farbe eine dunklere geworden.

Bei den Eiern, bei denen das innere Balkenwerk nicht mehr erhalten ist, findet man gewhnlich einen unregelmigen, drusenartigen, gelben Krper, der sich frberisch verhlt wie die Schale. Vermutlich hat sich das Balkenwerk zu diesem Krper zusammengezogen.

Eine Anlage des Eideckels bei Uteruseiern habe ich nicht feststellen knnen. In vielen Schnitten sind besonders ltere Eier beim Schneiden zerbrochen, doch habe ich nie das kreisrunde Scheibchen des Eideckels sich abheben sehen. Auch durch Druck auf das Deckglas ist es mir nicht gelungen, wie BRAUN angibt, „das hintere Polsegment als einen kreisrunden und wenig gewlbten Schild von dem brigen Teile des Eies abzusprengen“.

Die Eireifung.

Whrend der Schalenbildung und der an den Dotterzellen im gebildeten Ei abgelaufenen Prozesse gehen in der Oocyte die Erscheinungen der Reifung vor sich. Sobald das Ovarialei durch den Oviduct in den Anfangsteil des Uterus eingetreten ist, beginnt es Vernderungen einzugehen, die mit der Reifung in Verbindung stehen. Ich will zunchst die Reifungserscheinungen beschreiben, ohne die gleichzeitig stattfindende Befruchtung der Oocyte zu bercksichtigen, um die bersichtlichkeit der Vorgnge nicht zu beeintrchtigen.

Die anfangs runde Gestalt des Keimblschens beginnt unregelmig zu werden. Besonders 2 Arten der Vernderung der Kerngestalt sind mir aufgefallen. In den meisten Fllen wird das Keimblschchen flach eingebuchtet, und das Ooplasma dringt gleichzeitig in die Einbuchtung nach. Dieser Teil des Plasmas verdichtet sich und nimmt eine dunklere Frbung an. Bei sehr starken Vergrerungen nimmt man bei dem in die Bucht hinein getretenen Plasma eine deutliche radire Strahlung wahr (Fig. 18). Die andere Form der Gestaltvernderung des Kerns kommt durch Vorwlbung des Keimblschens an dieser oder jener Seite zustande. An dem Scheitel der Vorwlbung ist alsdann das verdichtete Plasma zu finden, das ebenso wie das in der Einbuchtung des Keimblschens befindliche eine radire Strahlung aufweist (Fig. 19, 20). Untersucht man die Strahlung genauer, so findet man in beiden Fllen, da sie ausgeht

von einer centralen verdichteten Masse, in deren Centrum 2 sehr feine dunkle Körnchen liegen. Es tritt also am Keimbläschen das Centrosoma auf (Fig. 18, 19, 20).

Die Entstehung des Centrosoms verlege ich, wie auch GOLDSCHMIDT es bei *Polystomum* tut, in das Ooplasma. HENNEGUY scheint dem Centrosom einen nuclearen Ursprung zuzuschreiben, denn er glaubt, wie schon erwähnt, in einem Körnchenhaufen (granulation) in der Nachbarschaft des Nucleolus im Ovarialei das Centrosom vor sich zu haben, er vermag jedoch seine Vermutung nicht genügend zu stützen. Die Natur des vermeintlichen Centrosoms als Chromatinkörnchen ist von mir bereits festgestellt. Die Gestalt des Keimbläschens ist inzwischen sehr unregelmäßig geworden. Immer noch von einer Membran umgeben, erscheint es gelappt oder amöboid (Fig. 20, 24).

Bevor ich den weitem Verlauf der Reifung schildere, möchte ich einige Bemerkungen über die bisherige Kenntnis der Reifungsvorgänge bei den Trematoden machen. Die Eireifung bei Trematoden überhaupt wurde besonders von GOLDSCHMIDT und HALKIN bei *Polystomum integerrimum*, ferner von KATHARINER bei *Gyrodactylus elegans* verfolgt. Genannte Forscher haben sehr viel zur Kenntnis der Maturationserscheinung beigetragen.

In der neuesten Arbeit, einer Mitteilung HENNEGUY's über die Eireifung bei *Distomum hepaticum*, konnte nur wenig Neues über die Eireifung mitgeteilt werden. Auch meine Untersuchungen, in denen ich vor allem der Reduktionsfrage näher treten wollte, haben nicht das erwünschte Resultat gehabt, da *Dist. hepat.* sich zum Studium dieser Vorgänge sehr wenig eignet.

Der Nucleolus, der zwar seine Größe nicht verändert hat, besitzt nicht mehr die starke Färbbarkeit, er erscheint verblaßt (Fig. 19, 20, 23, 24). Dafür sehen wir aber im Keimbläschen dunkle, chromatophile Körnchen auftreten, die einzeln oder zu zweien oder mehreren von einem schwach färbbaren Hofe umgeben sind. In Fig. 18, 19, 20, 23, 24 sieht man im Keimbläschen derartige chromatophile, von einem Hofe umgebene Körnchen. Auch im Nucleolus sind noch einige solcher Chromatinkörnchen vorhanden, wie mir scheinen will, im Begriff den Nucleolus zu verlassen. Es stammen also die Chromatinkörnchen mit den umgebenden Plastinhöfen möglicherweise aus dem Nucleolus. Es würde sich dadurch auch das färberische Verhalten des Nucleolus erklären lassen. Solange der Keimfleck neben dem Plastin auch das Chromatin enthält, tritt er durch

starke Färbung hervor. Sobald er jedoch das Chromatin abgegeben hat, an dessen Stelle nach GUENTHER farbloser Kernsaft in den Nucleolus tritt, erscheint er verblaßt. Fasse ich meine Beobachtungen über den Nucleolus sowohl des wachsenden Ovarialeies wie auch die über sein Verhalten beim Auftreten der ersten Reifungserscheinungen zusammen, so muß ich im wesentlichen der Ansicht GUENTHER'S zustimmen, der dem Keimfleck folgende Deutung gibt: „Der Nucleolus stellt einen vom Kerngerüst ausgeschiedenen Tropfen dar, in den das Chromatin hineindringt, um sich in ihm zu sondern und für seine Teilung zu ordnen etc.“ Nach Abgabe des Chromatins würde der erhaltenbleibende, verblaßte Nucleolus der Restkörper — Metanucleolus — HÄCKER'S sein. Dieser Restkörper verschwindet, wenn die Kernmembran beginnt sich aufzulösen und das Cytoplasma seine auflösende Wirkung auf den Metanucleolus ausüben kann (GUENTHER).

Die Zahl der aus dem Nucleolus ausgetretenen, mit Hof versehenen Chromatinkörnchen, aus denen die Chromosome entstehen, fand ich verschieden. Meist habe ich 8 oder 16 zählen können, doch fand ich auch 9, 14 usw. (Fig. 18, 19, 20, 23, 24). Mit dem Wachsen der Chromatinkörnchen zu den Chromosomen der 1. Richtungsspindel verschwinden die Höfe (Fig. 21, 22, 25).

Nach GOLDSCHMIDT entstehen die Gebilde, aus denen die Chromosome herauswachsen, die Karyomerite, bei *Polystomum* durch Zerfall des Nucleolus und des Keimbläschens. Auch hier wird eine konstante Zahl nicht gefunden, doch glaubt GOLDSCHMIDT als Grundzahl der Karyomerite die Zahl 16 annehmen zu dürfen, da er bei der Furchung 8 Chromosome findet.

Während dieser Vorgänge im Keimbläschen tritt das Centrosom deutlicher hervor. Im Innern eines hellen Hofes, der Sphäre, erkennt man 2 halbkugelförmige Centriolen, die ihre plane Seite einander zugekehrt haben (Fig. 19, 21). Die Strahlung tritt scharf hervor und hat an Ausdehnung bedeutend zugenommen (Fig. 19, 21). Das Centrosom schreitet alsdann zur Teilung, in Fig. 22 sind bereits die beiden Tochtercentrosome vorhanden. In einem folgenden Stadium, etwa Fig. 23, 24, haben die Centrosome eine polare Lage angenommen an den Enden des spindelförmig gewordenen Keimbläschens.

Die Auflösung der Membran des Kerns erfolgt nicht immer zu einer gleichen, bestimmten Zeit. Während wir in Fig. 23, 24 das Keimbläschen noch erhalten sehen, trotzdem das Centrosom sich schon geteilt und seine Tochtercentrosome schon die Pollage der künftigen 1. Richtungsspindel eingenommen haben, finden wir in

Fig. 21 die Kernmembran bereits aufgelöst zu einer Zeit, in der sich das Centrosom noch nicht geteilt hat. Das Auffallende dabei ist, daß im ersten Falle (Fig. 23, 24) weder Centrosome noch Chromosome ihre definitive Größe erreicht haben, während in den Fällen, wo die Kernmembran schon früh geschwunden ist, Centrosome und Chromosome ihre endgültige Größe bereits erlangten. Das Resultat der Vorgänge ist in beiden Fällen das gleiche; es kommt zur Bildung der ersten Richtungsspindel. Die meist etwas ellipsoidische Eizelle wird von einem Pol bis zum andern von dieser Spindel eingenommen (Fig. 25, 26, 27). Man bekommt so Bilder zu sehen, die an die von GOLDSCHMIDT gegebenen Figuren derselben Vorgänge von *Polyst. integerr.* erinnern. Eine Grundform der Chromosome konnte ich nicht feststellen, bald scheinen es kurze Stäbchen (Fig. 25), bald kuglige Körper, meist aber völlig unregelmäßige Chromatinstücke zu sein, die die Äquatorialplatte zusammensetzen (Fig. 26, 27). Auch die Zahl der Chromosome kann ich mit absoluter Genauigkeit nicht angeben, denn oft sind die Chromosome in der Äquatorialregion so dicht gelagert, daß man sie trotz sorgfältigster Behandlung nicht voneinander zu trennen vermag, oder die Gestalt und Größe der einzelnen Chromatinteile ist eine so verschiedene (Fig. 26, 27, 28), daß man die Teile nicht für gleichwertige Chromosome halten kann.

HENNEGUY gibt am Schlusse seiner Untersuchung inbezug auf die Chromosome an, daß sie wenig zahlreich, von ungleicher Größe und Gestalt, unregelmäßig in der Äquatorialregion verteilt seien. Die Figg. 21, 22, 25, 26, 27 zeigen Eizellen auf dem Stadium der 1. Richtungsspindel bzw. auf einem kurz vorhergehenden Stadium. Sehr deutlich sind immer die Centrosome zu erkennen, deren außerordentliche Größe mir aufgefallen ist.

Damit sind meine Angaben über dieses Reifungsstadium erschöpft, ich denke jedoch über Gestalt und Zahl der Chromosomen Näheres bei Besprechung der Furchung anzugeben. Ähnlich verfuhr GOLDSCHMIDT, der viele seiner Beobachtungen an den Chromosomen an den Furchungszellen machte.

Trotz der bedeutenden Größe der 1. Richtungsspindel ist das abgeschnürte Richtungskörperchen im Vergleich zur Oocyte wie gewöhnlich (d. h. nicht als Richtungskörper, sondern als Zelle) relativ klein (Fig. 30). Die Abschnürung des 1. Richtungskörpers selbst habe ich nicht beobachten können, in Fig. 30 liegt er schon fertig als rundliches Gebilde, in dem das abgegebene Chromatin enthalten ist, der Eizelle an. HENNEGUY konnte Richtungskörper sowie deren

Austritt überhaupt nicht auffinden; er vermutet lediglich, daß 2 kleine Zellchen, die im Kontakt mit der Eizelle waren, die Richtungskörper darstellten.

Es liegt auf der Hand, daß ich nach meinen Befunden mich über den Reduktionsvorgang nicht äußern kann, doch scheint, wie aus den Figg. 26, 27, 28 hervorgeht, zunächst eine Reduktionsteilung stattzufinden.

Nach der Abschnürung des 1. Richtungskörpers bildet sich sofort die 2. Richtungsspindel, deren Ausdehnung der der 1. gleichkommt. Durch die verminderte Chromatinmasse allein nur läßt sich entscheiden, ob man die 1. oder 2. Richtungsspindel vor sich hat, denn die Richtungskörper finden sich selten, sie scheinen sehr bald zu zerfallen. Bei der Bildung des 2. Richtungskörpers wölbt sich das Eiplasma vor (Fig. 30). In Fig. 31 sehen wir die 3 ausgebildeten Richtungszellen der Eizelle anliegen. Wie ich schon erwähnte, bekommt man Richtungskörper nur selten zu sehen. So gibt auch GOLDSCHMIDT an, daß er nur 4mal bei *Polystomum integerrimum* Richtungskörper gefunden habe. Die nach der Abschnürung der Richtungskörper in der Oocyte verbleibenden Chromosome, die ebenfalls von verschiedener Größe sind, vereinigen sich und bilden, nachdem sich das Chromatin fein verteilt hat, den bläschenförmigen weiblichen Vorkern (Fig. 32, 33).

Die Befruchtung.

Über die Befruchtung beobachtete ich Folgendes. Bei der die ersten Reifungserscheinungen zeigenden Oocyte bemerkt man ein dunkles, fadenförmiges Gebilde, das eingedrungene Spermatozoon (Fig. 20, 23). Dieser dunkle Faden zieht sich zusammen zu einem mehr oder weniger runden Gebilde, das nahe der Peripherie der Oocyte liegt (Fig. 21, 25, 30). Von einer Spermastrahlung habe ich zu dieser Zeit nichts wahrgenommen, übrigens sahen auch GOLDSCHMIDT und KATHARINER keine bei *Polystomum* bzw. *Gyrodactylus*. Dagegen nimmt man in einem etwas spätern Stadium in der Nähe des Spermakerns 2 dunkle Kügelchen wahr, die ich auf Grund ihres fernern Verhaltens für Centrosome halte. Umgeben sind diese Kügelchen von einem hellen Hof; sie bleiben, während der Spermakern von der Peripherie der Eizelle dem weiblichen Vorkern entgegenrückt, stets in seiner Nähe (Fig. 28, 29). Hat sich endlich auch der Spermakern zu dem männlichen, bläschenförmigen Vorkern umgewandelt, so nimmt man von

den Kügelchen ausgehend eine schwache Strahlung wahr (Fig. 32). Es kann somit wohl kaum gezweifelt werden daran, daß die beschriebenen Kügelchen als Centrosome zu betrachten sind, die von dem eingedrungenen Spermatozoon abstammen. Wir haben in der Oocyte somit den ruhenden weiblichen und männlichen Vorkern, letzterer kenntlich durch das anliegende Centrosomenpaar. In diesem Stadium verharren die beiden Kerne bis zur Eiablage, jedenfalls habe ich im Uterus ältere Stadien nicht vorgefunden.

Furchung.

Wie wir sahen, beharrt die befruchtete Eizelle auf dem Stadium des ruhenden männlichen und weiblichen Vorkerns, solange sich das Ei im Uterus von *Distomum hepaticum* befindet. Bringt man die von Galle und Verunreinigungen durch häufigeres Auswaschen befreiten Eier in den Brutofen in eine Temperatur von 26° C, so nimmt man nach ca. 18 Stunden die ersten Veränderungen innerhalb der Eizelle wahr. Das Chromatin der Vorkerne hat sich zu je einem langen Faden zusammengelegt, der bei der Auflösung der Kernmembran in je 4 Chromosome zerfällt, die aus einzelnen Chromatinkörnchen bestehen. Zu gleicher Zeit erkennt man seitlich in der Mitte von den beiden Vorkernen das Centrosom mit deutlicher Strahlung (Fig. 34). Auf diesem Stadium verharret die Keimzelle nur sehr kurze Zeit, denn man findet bei gleichaltrigen Eiern, d. h. bei solchen, die sich ebenfalls 18 Stunden im Brutschrank befanden, nachdem sie der Gallenblase entnommen waren, schon die 1. Furchungsspindel ausgebildet.

Zur Bildung der 1. Furchungsspindel ordnen sich die 4 männlichen und die 4 weiblichen Chromosome, die jetzt ihren Aufbau aus kleinsten Chromatinkugeln nicht mehr erkennen lassen, zur Äquatorialplatte an. Die Chromosome erscheinen in der Achtezahl, hufeisenförmig und weniger plump als die der Richtungsspindeln. Das Centrosom hat sich inzwischen geteilt in zwei ungleiche Teile, wie es Fig. 35 zeigt. Die Tochtercentrosome, die anfangs in einer gemeinsamen Sphäre dicht nebeneinander liegen, rücken im weiteren Verlaufe, solange die Kernmembranen noch erhalten sind, an diesen entlang an die Spindelpole, und wir erhalten ein Bild, wie es Fig. 35 zeigt und wie es ähnlich auch GOLDSCHMIDT bei *Polystomum integerrimum* fand. Dieses Vorkommen von ungleich großen Centrosomen bei derselben Spindel hat in einer neuen Untersuchung BRESSLAU auch

für verschiedene Turbellarien nachgewiesen, z. B. bei *Mesostomum ehrenbergi*. MATTLESEN sagt in seiner soeben erschienenen Arbeit „Ein Beitrag zur Embryologie der Süßwasserendrocölen“ dagegen, obwohl er Abbildungen von inäqualer Furchung gibt, nichts über Größenunterschiede der Centrosome bei dieser Art der Furchung.

Die von den Centrosomen ausgehende, sehr deutliche Strahlung fand ich ebenso wie GOLDSCHMIDT hervorgerufen durch die eigenartige Anordnung des aus Waben sich zusammensetzenden Cytoplasmas. Die Waben ordnen sich in radiär vom Centrosom ausgehende Reihen an, es erscheinen alsdann die seitlichen Wandungen der Wabenreihen als dunkle Linien, die sich scharf abheben von den breitem, hellen und farblosen Streifen, die der Inhalt der Waben bildet.

Vergleichen wir die Centrosome der Richtungsspindeln mit denen der Furchungsspindeln, so fällt vor allem der Unterschied auf, der in der Größe der Centrosome bei den letztern vorhanden ist. Ferner erscheint bei den Furchungsspindeln das Centrosom als einheitlicher Körper, während es bei den Richtungsspindeln aus zwei Partien besteht. In Fig. 36 hat sich die Eizelle in der Richtung der Spindelachse in die Länge gestreckt, die beiden Tochterplatten sind auseinander gerückt, und am Scheitel der 4 hufeisenförmigen Chromosome, die die Tochterplatten bilden, liegt das Centrosom.

Das folgende Stadium Fig. 37 zeigt sodann die vollzogene Teilung der Eizelle in Makro- und Mikromer. Ich habe bei meinen Untersuchungen den Satz GOLDSCHMIDT's, den er auf Grund seiner Befunde bei *Polystomum integerrimum* aufstellte, daß nämlich „die Größe des Centrosoms der Größe der durch die Teilung entstehenden Tochterzellen proportional ist“, auch für *Distomum hepaticum* bestätigt gefunden. Jedoch kann ich diesen Satz nicht auch auf die Richtungsspindeln bzw. Richtungskörper anwenden, denn obwohl die Richtungskörper nur sehr klein im Verhältnis zur Eizelle sind, ist ein Größenunterschied zwischen den Centrosomen nicht vorhanden (vgl. Fig. 24, 25, 26). In einigen Fällen fand ich übrigens die durch die 1. Furchung entstandenen Tochterzellen von gleicher Größe (Fig. 38). Wie sich in diesem Falle die Centrosome der Spindel verhalten, vermag ich nicht zu sagen, nach GOLDSCHMIDT würden die Centrosome gleich groß sein müssen. Interessant sind die Vorgänge, die bei den Furchungszellen zur Bildung des Ruhkerns führen. Vor allem ist die Ähnlichkeit auffallend, die mit denselben Vorgängen

nach GOLDSCHMIDT und HALKIN bei *Polystomum integerrimum* vorhanden ist. Bei *Gyrodactylus elegans* fand KATHARINER, und bei verschiedenen Süßwasserendocölen (*Planaria torva*, *Dendrocoelum lacteum* u. a.) MATTIESEN eine ganz ähnliche Bildung des Ruhekerns wie bei *Distomum hepaticum*. Nach GOLDSCHMIDT zieht sich das Chromatin der Chromosome in feine Kügelchen zusammen, die sich durch mächtiges Anwachsen zu den Karyomeriten umbilden. Die Karyomeriten sind immer noch eingelagert in die „blaß und homogen erscheinenden Plastinzüge“. Die Zahl dieser Gebilde beträgt etwa 16 bei *Polystomum*, die zum Teil verschmelzen und so ihre Zahl reduzieren. Im weiteren Verlaufe wachsen die Karyomerite zu beträchtlicher Größe heran und nehmen einen großen Teil der Zelle ein. Jedes der Karyomerite wird umgeben von einem hellen Bläschen, die sich zur Bildung des Ruhekerns aneinander legen zu einer „traubigen Masse“. Endlich verschmelzen die einzelnen Bläschen und liefern den definitiven Ruhekern. Bei *Distomum hepaticum* fand ich, daß sich die Chromosome nach vollzogener Abschnürung der Tochterzelle mit den umgebogenen Scheitelenden, in deren Nähe zunächst noch das Centrosom liegt, aneinander legen und verschmelzen zu einem oder zwei größeren und unregelmäßigen Chromatinstücken (Fig. 41). Darauf tritt ein körniger Zerfall dieser Chromatinmassen in etwa 6—8 von einem hellen Hofe umgebene Teilstücke ein, die ich mit den Karyomeriten GOLDSCHMIDT's vergleiche, wenngleich ich die Plastinzüge, in die die Chromatinkugeln bei *Polystomum integerrimum* eingelagert sind, nicht beobachtet habe (Fig. 39 u. 42). Ebenso ist die Zahl der Karyomerite eine nicht so große wie bei *Polystomum*. Ein weiterer Schritt zur Bildung des Ruhekerns ist sodann das Aneinanderlegen der hellen Bläschen zu einem unregelmäßigen, traubigen Kern (Fig. 40), der endlich durch Verschmelzen der Einzelbläschen zu dem meist rundlichen Ruhekern wird (Fig. 41). Innerhalb dieses Kerns verteilt sich sodann das Chromatin in feinste Körnchen, die sich meist der Kernmembran anlegen und nur ein feines, weitmaschiges Netz im Kern bilden. In den Mikromeren verbleibt das Chromatin in derbern Körnchen, legt sich aber ebenfalls in seiner Hauptmasse der Kernmembran an, während das Kernlumen 1—3 große und gut färbare Nucleolen aufweist (Fig. 42, 43).

Das Makromer kommt bei lebhafter Teilung meist nicht bis zur völligen Ausbildung des Ruhekerns, da die Abschnürung des 2. und 3. Mikromers sehr schnell auf die des 1. folgt. Fig. 41 zeigt das in die Länge gestreckte Makromer, in dem die Chromosome der

Tochterplatten sich bereits zusammengelegt haben. In Fig. 42 sind die 3 ersten Mikromeren gebildet, die das Makromer kappenförmig an einem Pol umlagern. Erst jetzt tritt meist auf diesem Stadium eine Ruhezeit für das Makromer ein, während die Mikromeren, die bislang untätig verblieben, eine mehrmalige Teilung durchmachen. Die Teilung erfolgt ziemlich schnell, denn in einem 24 Stunden ältern Ei finden sich, wie Fig. 44 zeigen soll, die beiden Makromeren — das Makromer hat sich inzwischen nur 1mal geteilt — umwuchert und eingeschlossen von den Mikromeren, von denen sich jedes 3—4mal geteilt hat, so daß ein Zellenhaufen von etwa 12—16 Blastomeren gebildet ist. Fig. 43 zeigt ein zwischen Fig. 42 und Fig. 44 liegendes Stadium. Die Bilder, die ich von der Embryonalanlage auf dem Stadium der Fig. 44 fand, erinnern stark an das von GOLDSCHMIDT bei *Polystomum integerrimum* gefundene und in fig. 9 und 10 von ihm wiedergegebene Bild. GOLDSCHMIDT hält diesen Vorgang für eine „wenn auch eigentümlich verlaufende Epibolie“.

Vom 20Zellenstadium ab ist es sehr schwer, wenn nicht unmöglich, das Verhalten der einzelnen Blastomeren bei der Furchung zu verfolgen. Die im Innern des Zellenhaufens liegenden Makromeren teilen sich jetzt wieder fortgesetzt und schnüren kleinere Zellen nach der Peripherie zu ab. Auch die Mikromeren vergrößern durch lebhaftige Teilung ihre Zahl beträchtlich, wie aus der Fig. 46, die einen ca. 5 Tage alten Embryo wiedergibt, hervorgeht.

Wenigstens erwähnen möchte ich eine, wenn ich sagen darf, unregelmäßig verlaufende Art der Furchung. Im Anfang der Furchung legen sich die Mikromeren nicht kappenförmig um das Makromer, sondern in einer Richtung des Raumes, die meist mit der Längsachse des Eies zusammenfällt, aneinander und bilden so einen Zellenstrang (Fig. 43). Bei dieser Art der Furchung kommt es erst auf einem spätern Stadium (Fig. 45) zu dem von GOLDSCHMIDT mit der Epibolie verglichenen Vorgang. Der Grund für das abweichende Verhalten der ersten Furchungszellen ist mir nicht völlig klar geworden, vielleicht ist die bessere Ernährung der einzelnen Zellen der Grund, die bei strangförmig angeordneten Zellen leichter möglich ist als bei Zellen, die in einem dichten Haufen liegen.

Besonders unter ältern Eiern findet man stets solche, die auf einem frühern Stadium der Entwicklung stehen geblieben zu sein scheinen. Auch THOMAS machte diese Beobachtung und sagt darüber Folgendes: „All the eggs under the same conditions, however, do not

produce embryos in the same time, a certain number are hatched out on every successive day for some weeks or even months, and at the end of this time some of the eggs may remain in the same condition as when just taken from the liver. No explanation can be discovered in the eggs themselves of the very variable time required for the development of the embryo, but the fact is of much practical importance, for eggs scattered over any damp ground may render it dangerous for a long period.“ Eier, bei denen die Entwicklung völlig ausgeblieben war, deren Eizelle also auf dem Stadium des ruhenden männlichen und weiblichen Vorkerns stehen geblieben war, habe ich in meinen zahlreichen Präparaten allerdings nicht gefunden.

Etwa vom 20Zellenstadium ab findet man die Embryonalanlage stets als einen rundlichen, soliden Zellenhaufen, in dessen Innern mehrere plasmareiche Zellen liegen, die, soweit sie in Ruhe sich befinden, einen großen bläschenförmigen Kern besitzen (Fig. 46). An der Peripherie liegen kleinere, plasmaarme Zellen mit meist ovalem Kern, in dem grobe Chromatinmassen der Kernmembran angelagert sind, während das Kernlumen einen oder mehrere Nucleolen enthält.

Das Resultat der fortgesetzten Teilung innerhalb des Zellenhaufens ist schließlich eine große Anzahl von fast gleich großen, gleichartigen Blastomeren, die meist kreisrund sind, oft aber auch durch gegenseitigen Druck eine polyedrische Form angenommen haben. Die Zellkerne dieses Zellenhaufens (Fig. 47, 48) lassen Unterschiede, wie wir sie früher zwischen den Kernen der Makro- und Mikromeren fanden, nicht mehr erkennen. Mit der Zunahme der Zahl hat natürlich die Größe der einzelnen Zellen abgenommen. Die Zellgrenzen, die in jüngern Stadien mit einiger Deutlichkeit zu erkennen waren, sind völlig verwischt. Runde, unregelmäßig zwischen den Blastomeren verteilt liegende, nach HEIDENHAIN sich tief schwarz färbende Körner oder Tropfen sind als Stoffwechselprodukte nach KATHARINER aufzufassen (Fig. 47, 48, 50), der dieselben Gebilde bei *Gyrodactylus elegans* fand. Die Embryonalanlage ist nach ca. 8 Tagen auf einem Stadium angekommen, auf dem eine bestimmte Zellenart, das Ectoderm, sich zu differenzieren beginnt.

Bevor ich jedoch auf den weitem Verlauf der Entwicklung des Embryos eingehe, möchte ich meine Beobachtungen über das weitere Verhalten der Dottermasse angeben. Die Dottermasse stammt, wie wir schon sahen, von den zerfallenen Dotterzellen her. Ich werde bei

der Besprechung der Bildung der Hüllmembran nochmals kurz auf die Vorgänge, soweit sie den Zerfall der Dotterzellen angehen, zurückkommen. Hier möchte ich nur bemerken, daß mit dem Heranwachsen des Embryos der Dotter immer mehr schwindet und als Nahrung aufgebraucht wird. Jede Spur von Dotterzellen fehlt, und es ist daher wohl nicht zutreffend ausgedrückt, wenn THOMAS auf diesem Stadium der Entwicklung von *Distomum hepaticum* noch von „yolk-cells“ spricht. Es sind lediglich noch einige Dotterkerne vorhanden.

Die Dottermasse ist entweder an eine Seite des Eies verdrängt, wie dies auch von LEUCKART auf spätern Stadien beobachtet wurde, oder sie umgibt den Embryo, ohne sich jedoch ihm völlig anzulegen. Ähnlich wie BRESSLAU bei *Mesostomum ehrenbergi* allerdings bei den erhaltenen Dotterzellen der Sommereier, „Vacuolenzellen“ fand, habe auch ich ein Auftreten von Vacuolen in der Dottersubstanz beobachtet (Fig. 47). Zum Unterschied von BRESSLAU's Befund an Turbellarien fand ich bei *F. hepatica* Vacuolen erst in spätern Stadien, wenn ein großer Teil des Dotters bereits verbraucht war. BRESSLAU dagegen gibt „Vacuolenzellen“ schon bei der ersten Furchung der Keimzelle an. Ich vermute, daß die Vacuolen von Wasser ausgefüllt werden, das von außen her eingedrungen ist, dies ist um so mehr anzunehmen, als die Eier sich bekanntlich nur im Wasser bzw. in feuchter Erde zu entwickeln vermögen. Das aufgenommene Wasser hat die Aufgabe, die aufgebrauchte Dottersubstanz zu ersetzen, um den Embryo in seiner Lage zu erhalten und ihm zugleich Bewegungen zu ermöglichen, die für ihn nötig sind, um aus dem Ei auszuschlüpfen.

Bildung der Hüllmembran.

Was die Bildung der Hüllmembran (SCHAUINSLAND) betrifft, die für die Trematoden und, wie die neuesten Untersuchungen von BRESSLAU annehmen lassen, auch für verschiedene Turbellarien: *Mesostomum ehrenbergi*, *Mesost. lingua* und *productum*, *Plagiostomum girardi*, ein sehr charakteristisches Gebilde ist, so gehen jetzt die Ansichten über die Abstammung der diese Hüllmembran bildenden Hüllzellen weit auseinander. Während SCHAUINSLAND die Hüllzellen als abgelöste Embryonalzellen anspricht, glaubt BRESSLAU auf Grund seiner Befunde bei den genannten Turbellarien den Beweis erbracht zu haben, daß, wo bei Turbellarien, Trematoden und Cestoden eine Hüllmembran vorkommt, diese immer von Dotterzellen abstamme.

Bevor ich meine eignen Befunde angebe, führe ich kurz SCHAUINSLAND an, der die Entwicklung dieser merkwürdigen Membran zum ersten Male bei Trematoden und Bothriocephalen eingehend studierte und von dem die Bezeichnung Hüllmembran stammt. SCHAUINSLAND sagt bei *Distomum tereticolle* Folgendes: „In all den späteren Furchungsstadien unterscheidet sich eine Zelle immer deutlich von allen übrigen dadurch, daß sie am Scheitel des länglichen Embryonalzellhaufens gelagert bleibt und sich etwas mehr von den andern abhebt. Je kleiner die Furchungskugeln werden, desto mehr verliert sie ihre kugelförmige Gestalt und beginnt die obersten Zellen wie eine Art Kapuze zu bedecken. In einem noch ziemlich frühen Stadium teilt sie sich in zwei, welche dem übrigen Zellhaufen kalottenförmig aufsitzen und ihn allmählich umwachsen, wobei sich ihre Ränder zu einer äußerst dünnen Membran ausziehen. . . . Anfangs wird diese Membran, die übrigens weiter keinen Anteil an der Bildung des Embryo nimmt, und die ich „Hüllmembran“ nennen möchte, von den beiden „kalottenförmigen“ Zellen allein zusammengesetzt. Zunächst umhüllt sie nur die Embryonalzellen und reicht bis zur Grenze des Nahrungsdotters. Wird letzterer immer mehr und mehr absorbiert, und vergrößert sich dabei der Haufen der Bildungszellen, so reichen die zwei Zellen nicht mehr aus. Es erscheinen dann noch mehrere andere platte Zellen, die nicht selten ebenfalls paarweise zusammengelagert sind wie die beiden ersten, aus deren Teilung sie offenbar hervorgegangen sind. Jetzt wird auch allmählich der Nahrungsdotter umwachsen; doch steckt ein Teil desselben anfangs noch wie ein Pfropf aus der Hüllmembran heraus, die erst später den Umwachsungsproceß vollendet und den ganzen Einhalt einschließt.“

Demgegenüber stellt GOLDSCHMIDT bei einem andern Trematoden, *Zoogonus mirus*, der sich dadurch auszeichnet, daß sich die Embryonen ohne Eischale frei im Uterus entwickeln, die Herkunft der „Hüllmembran“ von 2 Dotterzellen, übrigens den einzigen Dotterzellen, die sich der noch unreifen Keimzelle anlegen und durch deren Plasma die Oocyte umhüllt wird, fest. Diese Hülle würde somit keineswegs der Hüllmembran vergleichbar sein, welche wir durch SCHAUINSLAND von einer Anzahl Distomeen kennen lernten, unter der Voraussetzung, daß die Herkunft der Hüllmembran von Embryonalzellen, so wie sie SCHAUINSLAND darstellt, sich tatsächlich so verhält. Daran konnte bislang nicht gezweifelt werden. Die Beobachtungen von GOLDSCHMIDT an *Zoogonus mirus* wie diejenigen von BRESSLAU an Tur-

bellarien s. o., die sofort noch zu erwähnen sind, ließen allerdings Zweifel nach dieser Richtung aufkommen.

Wie schon erwähnt, besitzen die Eier von *Zoogonus* keine Schale, vielleicht können daher die beiden die Keimzelle umgebenden Dotterzellen gewissermaßen als Schalenersatz betrachtet werden. GOLDSCHMIDT selbst sagt Folgendes: „Da keine Dotterzellen (s. u.) vorhanden sind, so muß die Ernährung direkt aus dem Inhalt des Uterus und zwar durch Vermittelung des Follikels (Hüllmembran) vor sich gehen.“ Die Unterschiede zwischen den Eiern von *Zoogonus* und den Eiern von den von SCHAUINSLAND untersuchten Trematoden und von *Distomum hepaticum* sind somit recht große. Während bei *Zoogonus mirus* also der Keimzelle nur 2 Zellen beigefügt werden, deren Charakter als Dotterzellen, die als solche der Ernährung des Embryos im Ei zu dienen haben, recht zweifelhaft ist, finden wie z. B. bei *Distomum hepaticum* im frisch gebildeten Ei außer der Keimzelle noch etwa 28—30 typische Dotterzellen, wie ich dieselben vorher genau beschrieben habe. Auch GOLDSCHMIDT spricht den „Pseudodotterzellen“ bei *Zoogonus* den Charakter als Dotterzellen selbst ab, wenn er sagt: „Die Bezeichnung „Dotterstock“ paßt allerdings für dieses Organ garnicht und ist nur insofern berechtigt, als es sich um ein dem Dotterstock anderer Trematoden homologes Gebilde handelt. LOOSS u. ODHNER haben schon darauf hingewiesen, daß die kleinen polygonalen Zellen mit den chromatinreichen Kernen, die dieses Organ zusammensetzen, keine Spur von Dottersubstanz enthalten.“

Das verschiedene Verhalten der Dotterzellen aber bei *Zoogonus* und bei *Distomum hepaticum* sind nicht die einzigen Unterschiede, die am Ei und in der Entwicklung des Embryos festzustellen sind. Dem, wie schon erwähnt, entwickelt sich der Embryo von *Zoogonus* in einem schalenlosen Ei frei im Uterus des Muttertieres, indem es sich durch Vermittlung des Follikels von der Uterusflüssigkeit ernährt. Die Eier von *Distomum hepaticum* dagegen sind mit einer gedeckelten und sehr widerstandsfähigen Schale versehen, haben echte Dotterzellen, die bald zu einer Dottermasse zerfallen, die dem sich außerhalb des Muttertieres im Wasser im Eiinnern entwickelnden Embryo zur Nahrung dient. Ebenso verhalten sich die von SCHAUINSLAND untersuchten Trematoden.

Beobachtungen über eine andere Art der Bildung einer Membran, die der von SCHAUINSLAND zuerst eingehend beschriebenen Hüllmembran bei Trematoden ähnlich ist, machte BRESSLAU bei seinen

neuesten Untersuchungen an verschiedenen Turbellarien. Aus den Befunden BRESSLAU'S geht hervor, daß hier eine der Hüllmembran von SCHAUINSLAND ähnliche Membran tatsächlich von echten Dotterzellen gebildet wird.

Die in der Nähe der Keimzelle im Sommerei liegenden Dotterzellen wandeln sich um zu „Vacuolenzellen“, die, peripher an der Eihaut innen anliegend, eine das ganze Ei umgebende, zusammenhängende Membran bilden. Bei *Bothrosomostomum personatum* scheint diese Membran zu fehlen, wenigstens erwähnt BRESSLAU nichts davon, auch geht aus den Abbildungen nicht hervor, daß die Membran dennoch existiert. Ein von dieser Art der Bildung der „Hüllmembran“ nicht unwesentlich abweichendes Zustandekommen einer ähnlichen Membran fand derselbe Forscher bei Sommereiern von *Mesostomum lingua* und *personatum*. Hier bleiben nämlich „eine Anzahl Kerne jeweils mitsamt einem Teil des Plasmas erhalten“. „Diese derart rekonstruierten Zellen“ sammeln sich dann an der Peripherie des Eies an dicht unter der Eischale. Alle andern Dotterzellen mitsamt den Kernen werden verflüssigt. Wie die Zellen sich „rekonstruieren“, gibt BRESSLAU nicht an. Ebenso wird die Hüllmembran bei *Plagiosomum girardi* gebildet.

Auf Grund dieser eignen Befunde, die eine doppelte Art der Bildung der „Hüllmembran“ bei Turbellarien beweisen: bei *Mesostomum ehrenbergi* durch Dotterzellen, die als Zellen immer erhalten bleiben, bei *Mesostomum lingua* und *productum* sowie bei *Plagiosomum girardi* durch erhalten bleibende Kerne, die Zellen „rekonstruieren“, glaubt BRESSLAU die Frage nach der Entstehung der Hüllmembranen entschieden zu haben. BRESSLAU sagt: „sie [die Hüllmembranen] haben, wo sie auftreten, bei den Rhabdocöliiden, wie bei den Trematoden und Cestoden, nichts mit dem Embryo zu thun, sondern stellen Bildungen der Dotterzellen dar.“ Zu diesem Resultat, das in dieser Fassung natürlich im schärfsten Widerspruch steht zu der von SCHAUINSLAND festgestellten Tatsachen bezüglich der Bildung der Hüllmembran, kommt BRESSLAU ganz besonders auch auf Grund der GOLDSCHMIDT'Schen Befunde bei *Zoogonus mirus*.

Soweit die heutigen Ansichten über die Auffassung der Hüllmembran. An sie möchte ich jetzt meine eignen Beobachtungen über die Bildung dieser merkwürdigen Membran anschließen. LEUCKART hat bei seinen eingehenden Untersuchungen über *Distomum hepaticum* die Bildung der „Umhüllungshaut“ nicht beobachtet, weil, wie er sagt, „die Ungunst des Objectes daran die Schuld trägt“.

Ebensowenig finden sich bei THOMAS Angaben über die Bildung einer Hüllmembran der Embryonen von *D. hepaticum*.

Von vornherein kann ich gleich bemerken, daß es sich bei meinen Untersuchungen bezüglich dieser Hüllmembran um eine solche embryonaler Herkunft (SCHAUINSLAND) und nicht um eine Umbildung von Dotterzellen handelt. Im Prinzip stimmen die von mir beobachteten Vorgänge mit der Bildung der Hüllmembran SCHAUINSLAND's überein; im einzelnen bestehen jedoch Differenzen, wie man sogleich erkennen wird.

Zu Anfang meiner Untersuchung war ich zunächst selbst eingenommen für die Herkunft der Hüllzellen von Dotterzellen, denn ich war bis zu einem gewissen Grade durch die Befunde BRESSLAU's und GOLDSCHMIDT's beeinflusst. Ich lenkte also meine Aufmerksamkeit ganz besonders auf die Vorgänge an den Dotterzellen, bzw. an der Dottermasse. Ich kann aber bezüglich der Dotterzellen nur wiederholen, was ich schon früher erwähnte: Im neugebildeten Ei behalten die Dotterzellen nur noch ganz kurze Zeit ihr typisches Aussehen (Fig. 12, 13, 17). Der beginnende Zerfall wird eingeleitet durch das Austreten der Dotterkugeln, die Zellgrenzen werden undeutlich und verschwinden schließlich vollständig. Man findet alsdann im Ei außer der Keimzelle oder, bei abgelegten Eiern, außer den Blastomeren, ein regelloses Gemenge von Plasma der aufgelösten Dotterzellen, Dotterkugeln und mehr oder weniger gut erhaltenen, aber noch deutlich erkennbaren Zellkernen. Mit dem zunehmenden Alter des Eies verschwinden diese Kerne, sie werden aufgelöst. Je mehr Dottersubstanz von dem wachsenden Embryo aufgebraucht wird, um so mehr Vacuolen treten in der übrig bleibenden Dottermasse auf. Von einem zelligen Dotterinhalt des Eies kann jedenfalls bei den Eiern, bei denen die Hüllmembran sich zu bilden beginnt, nicht mehr gesprochen werden. An eine „Rekonstruktion“ von zerfallenen Dotterzellen ist schon deshalb nicht zu denken, weil auch die Kerne zerfallen sind. Die Hüllzellen können mithin nur von Embryonalzellen abstammen. Für diese letztere Auffassung sprechen denn auch mit voller Entschiedenheit die in meinen Präparaten enthaltenen Bilder.

An den 5 Tage lang bei einer Temperatur von 26° C im Brutschrank verbliebenen Eiern beginnen sich einzelne der peripher gelegenen Zellen des Embryos in der Weise zu differenzieren, daß man zunächst eine oder auch zwei, mehr oder weniger aus dem Zellenhaufen hervorgewölbte Zellen mit hellem, bläschenförmigem Kern, der nur

wenig Chromatin enthält in Form kleiner Körnchen, die in Strängen angeordnet sein können oder auch der Kernmembran anliegen, wahrnimmt. Ferner findet sich im Kernlumen stets ein ansehnlicher, rundlicher Nucleolus, der sich nach HEIDENHAIN tief schwarz färbt (Fig. 47 *hz*). Die Lage dieser Zellen ist wechselnd, doch traf ich sie besonders häufig an den beiden Polen des sich in die Länge streckenden Embryos (Fig. 47 *hz*). Anfangs glaubte ich in diesen Zellen die „kalottenförmigen Zellen“ SCHAUINSLAND'S vor mir zu haben, besonders da auf diesem Stadium im Ei eine Hüllmembran noch fehlt. Ich erwartete also eine von diesen Zellen ausgehende Umwachsung des gesamten Eiinhalts aufzufinden, wie sie SCHAUINSLAND angibt. Im Laufe meiner Untersuchungen wurde ich jedoch eines andern belehrt. Bei etwas ältern Eiern fand ich Zellen, die sich genau so verhielten wie die beschriebenen, jedoch von meist rundlicher Gestalt waren und entweder dem Zellenhaufen anlagen oder in einiger Entfernung zwischen der Dottermasse sich vorfanden oder aber endlich der Eischale sich schon direkt angelegt hatten (Fig. 48, 49, 50). Ich verfolgte diese Zellen zurück, wobei die dem Embryo anliegenden Zellen mir den Weg zeigten, den diese genommen haben mußten, und fand, daß die Zellen, die später die Hüllmembran bilden, nichts weiter sind als vom Embryo abgelöste Ectodermzellen. Fig. 48 und 49 zeigen, wie die in Fig. 47 dem Embryo noch fest anliegende Ectodermzelle mit dem hellen Bläschenkern, in dem das wenige Chromatin der Kernmembran anliegt, während im Kernlumen der runde Nucleolus liegt, in Fig. 48 im Begriff ist, sich von der Peripherie des Embryos abzulösen. In Fig. 49 endlich sehen wir eine solche Zelle bereits ziemlich frei neben dem Embryo. Später finden sich diese auffallenden Zellen zwischen der Dottersubstanz (Fig. 49 *hz*), um endlich sich von innen her der Eischale anzulegen. Es beginnt sodann das Cytoplasma sich flächenhaft auszubreiten (Fig. 50). Durch Verbindung dieser Zellen, deren Anzahl ich mit Bestimmtheit nicht angeben kann, die aber nur eine beschränkte ist, da man auf Schnitten kaum mehr als 2—3 antrifft, wird sodann die Hüllmembran gebildet (Fig. 50, 51 *hm*).

Durch diese Befunde ist somit die Herkunft der die Hüllmembran bildenden Hüllzellen für *Distomum hepaticum* nachgewiesen. Die Hüllmembran ist also ein Gebilde, das von Ectodermzellen, die sich vom Embryo ablösen, gebildet wird. In diesem Befunde haben wir eine Bestätigung der SCHAUINSLAND'Schen Beobachtung. Während jedoch SCHAUINSLAND die Hüllzellen von einer sich teilen-

den „kalottenförmigen Zelle“ ausgehen läßt, die sich an dem dem Deckelpol des Eies entsprechenden Ende des Embryos vorfindet, läßt sich der Ausgang der Hüllzellen von einer Ectodermzelle nicht nachweisen. Es lösen sich, wie aus Fig. 49 hervorgeht, mehrere Ectodermzellen vom Embryo ab und zwar meistens an den beiden Polen des Embryos. Einen prinzipiellen Unterschied wird man hierin nicht erblicken, und ich möchte annehmen, daß bei genauerer Kenntnis der Embryonalentwicklung einer größeren Zahl von Distomeen Übergänge zwischen dem von SCHAUINSLAND beobachteten Modus der Bildung der Hüllmembran und der von mir bei *D. hepaticum* festgestellten Bildungsweise sich finden werden.

Das Gefüge der Hüllmembran ist bei der geringen Zahl der sie aufbauenden Zellen offenbar ein recht lockeres. Bei den ältesten Eiern, die schon einen völlig ausgebildeten Embryo enthalten, bildet die Hüllmembran eine zarte, durchsichtige, glashelle, zusammenhängende Membran, die kurze Zeit nach dem Ausschlüpfen schon völlig zerfallen ist.

Mit dem Auftreten der Hüllzellen findet die erste deutlich wahrnehmbare Differenzierung an dem bislang aus fast gleichartigen Zellen gebildeten Embryo statt. Während eine Anzahl dieser jungen Ectodermzellen, wie wir sahen, sich ablöste, um die Hüllmembran zu bilden, bleibt die Mehrzahl am Embryo liegen. Wir finden sie dort an der Peripherie als kubische oder rundliche Zellen, die durch den großen hellen Bläschenkern, in dem ein ansehnlicher Nucleolus liegt, leicht zu erkennen sind. Eine kontinuierliche, sich über den Embryo fortsetzende Bedeckung wird auf diesem Stadium von den Ectodermzellen allerdings noch nicht gebildet, die Zellen finden sich vielmehr vereinzelt. Auf Schnitten zählte ich meist 6—8 solcher Zellen.

Im weiteren Verlaufe der Entwicklung verändern die Ectodermzellen ihr Aussehen wesentlich. An den nach der HEIDENHAIN'schen Methode gefärbten Präparaten findet man, daß das Cytoplasma der peripheren Zellen eine dunklere Färbung annimmt als das der innenwärts von ihnen gelagerten Zellen. Die großen kubischen Zellen haben sich stark abgeplattet, während sich gleichzeitig das auf diese Weise verdichtete Plasma in dünner Lage flächenhaft ausbreitete (Fig. 50). Durch diese Ausbreitung des Plasmas wird erreicht, daß die einzelnen Ectodermzellen miteinander in innigere Berührung treten. Das Auftreten einer kontinuierlichen, dunkler gefärbten Randzone, die den Embryo vollständig umgibt, ist der Effekt des

Verhaltens der Ectodermzellen. Damit ist das Körperepithel gebildet. Infolge des weitem Wachstums werden die Zellen mehr und mehr abgeplattet, bis sie endlich eine gleichmäßige Epithelschicht bilden, deren Aufbau aus einzelnen Zellen die oftmals sehr unregelmäßig gestalteten Kerne erkennen lassen (Fig. 51). Diese Ectoderm-schicht zeigt auf ältern Stadien, auf denen der Embryo fast vollständig ausgebildet ist, lange hell und durchscheinende Wimpern. Die Wimpern, die oft zu Büscheln verklebt sind, endigen innerhalb der Ectodermzelle mit einem sehr feinen, aber immerhin deutlichen Basalkorn. Von den beschriebenen Veränderungen der Ectodermzellen bleibt eine Zelle ausgeschlossen, nämlich die, welche an dem dem Deckelpole des Eies entsprechenden Pole des Embryos liegt (Fig. 50, 51). Während alle andern Ectodermzellen sich abplatteten, behält diese Zelle ihr Aussehen, wölbt sich sogar stärker nach außen vor und liefert das wimperlose Rostellum des Miracidiums.

Erwähnen möchte ich zum Vergleich meiner eignen Befunde betreffs der Herkunft der Hüllzellen Beobachtungen, die MATTIESEN bei Turbellarien machte in einer Arbeit, die nach Vollendung meiner Untersuchungen erschien. Es sind Beobachtungen über Wanderungen von Blastomeren im Embryo. MATTIESEN sagt bezüglich der Bildung des Ectoderms Folgendes: „Während der Blastomereuhaufen an der Peripherie anlangt, beginnt an mehreren Stellen der Oberfläche gleichzeitig ... die Bildung des Ectoderms aus einigen der zerstreut umherirrenden Blastomeren. Ich will für letztere Zellen die von HALLEZ herstammende, sehr zutreffende Benennung „Wanderzellen“ (Cellules migratrices) annehmen. Einige wenige dieser Wanderzellen rücken an die Oberfläche, wo sie sich zum außerordentlich dünnen Ectodermhäutchen abplatteten.“ Es ist hier eine ganz entschiedene Übereinstimmung in der Bildungsweise des Körperepithels der Turbellarien und der Hüllmembran vorhanden, wie ich sie bei *Distomum hepaticum* beobachtete, und ich möchte diesen Befund MATTIESEN'S als Stütze meiner Anschauung über die Ablösung der Hüllzellen von der Peripherie des Embryos und ihre Wiedervereinigung zur Hüllmembran in dessen Umgebung heranziehen.

An dieser Stelle möchte ich übrigens noch bemerken, daß es mir leider nicht möglich war, in den von mir gegebenen Abbildungen den Vorgang der Ablösung der Ectodermzellen zwecks Bildung der Hüllmembran so deutlich und überzeugend wiederzugeben, wie er tatsächlich in den Präparaten zu verfolgen ist. Jedenfalls sind Herr Prof. KORSCHOLT und Herr Dr. TÖNNIGES, welche Herren die ein-

zelen Stadien mit mir genau verfolgten, ebenfalls auf Grund meiner Präparate zu der Überzeugung gelangt, daß die Hüllzellen und somit auch die Hüllmembran nur von Ectodermzellen des Embryos herzu-leiten sind.

Ist die Ectodermsschicht gebildet, so tritt auch im Innern des Embryos eine Differenzierung der übrigen Embryonalzellen ein. Am Vorderende rücken die Zellen zur Bildung eines umfangreichen rundlichen Zellenkörpers zusammen, der fast die ganze vordere Hälfte des Embryos einnimmt (Fig. 51). Im Innern dieses Zellenkörpers nimmt man einen körnigen Inhalt wahr, in dem stets noch einzelne wenige Zellen nachzuweisen sind (Fig. 51). Durch das Auftreten des Xförmigen Augenfleckes innerhalb über diesem Zellenkomplex, sowie durch Vergleich mit den von COE und THOMAS gemachten Beobachtungen gibt sich die betreffende Zellenmasse als Gehirnanlage zu erkennen.

Die hintere Hälfte des Embryos enthält in der Hauptsache große, meist rundliche bis ovale Zellen mit Bläschenkern, welch letzterer einen deutlichen Nucleolus aufweist und ein weitmaschiges Chromatin-netz (Fig. 51). Es sind die Keimzellen, die oft zu mehreren an-einander gelagert die Keimballen bilden.

Etwa in der Mitte des Körpers, hinter der Gehirnanlage, liegt dicht unter dem Ectoderm rechts und links je 1 große, helle Zelle von birnförmiger Gestalt, die sich an ihrem hintern Ende in einen äußerst feinen Kanal verlängert, der dicht unter dem Ectoderm ver-läuft (Fig. 51). Bei geeignet gefärbten Präparaten kann man im Innern der Zelle, dem Ausführungskanal gegenüber, eine Wimper-flamme nachweisen. Es ist keine Frage, daß wir in diesen Zellen die Excretionsorgane des jungen Miracidiums vor uns haben.

Endlich habe ich rechts und links dicht hinter dem Rostellum je 1 große Zelle mit hellem, ovalem Kern regelmäßig bemerkt (Fig. 51); nach COE, der diese Zellen ebenfalls beobachtete und Aus-führungsgänge, die die Zellen mit der Außenwelt verbinden, be-schreibt, sind die Zellen als Drüsenzellen anzusehen.

An dieser Stelle möchte ich vor allem meinem hochverehrten Lehrer Herrn Prof. Dr. KORSCHULT für die Anregung und die Rat-schläge sowie für sein stetes größtes Interesse während der Be-arbeitung des Themas meinen aufrichtigsten Dank aussprechen. Auch Herrn Dr. C. TÖNNIGES gebührt für seine liebenswürdige Unterstützung bei der Arbeit mein wärmster Dank.

Zusammenfassung der Ergebnisse.

1. Die Ausbildung der Oocyten erfolgt in den Ovarialblindschläuchen, mit deren Wandung sie lange durch einen plasmatischen Stiel von nutritiver Funktion verbunden bleiben.

2. Nach der Loslösung von der Ovarialwandung rücken die Oocyten nach dem Oviduct hin, wobei ein großer Teil von ihnen zerfällt und den übrigen als Nahrungsmasse dient.

3. Die Dotterzellen entstehen in den Endbläschen des Dotterstocks, häufen körnige Nahrungsmassen in sich an und treten schließlich in die Ausführgänge ein, wobei die innern Körnchenhaufen infolge der Berührung mit dem Secret der Schalendrüse eine Umwandlung in echte Dotterkugeln erfahren. Letztere dienen nur als Nährmaterial und werden nicht bei der Bildung der Eischale verwandt.

4. In dem Anfangsteil des Uterus werden Ei- und Dotterzellen, von welchen letztern sich etwa 28—30 je einer Eizelle anlagern, von dem Schalendrüsensecret umhüllt.

5. Die Eischale entsteht durch direkte Differenzierung aus dem die Ei- und Dotterzellen allseitig umhüllenden Schalendrüsensecret.

6. Die Reifungserscheinungen treten nach der Bildung der Eischale auf, nachdem das Ei in den Anfangsteil des Uterus gelangt ist, sie führen zur Bildung dreier Richtungskörperchen.

7. Der Eintritt des Spermatozoons erfolgt während der Bildung des 1. Richtungskörperchens.

8. Das Ei verharrt im Uterus auf dem Stadium der ruhenden Vorkerne, die weiteren Veränderungen setzen erst nach der Eiablage ein.

9. Die Furchung führt zur Bildung einer Makromere und mehrerer Mikromeren, von denen sich namentlich letztere lebhaft teilen und erstere mit ihren Teilungsprodukten umwachsen.

10. Die Dotterzellen sind inzwischen innerhalb der Eischale zerfallen und liefern das Nährmaterial für den wachsenden Embryo.

11. Die Hüllmembran ist embryonaler Herkunft und kein Umbildungsprodukt von Dotterzellen. Ectodermzellen lösen sich von der Oberfläche des jungen Keims los, legen sich der Eischale von innen dicht an und bilden unter flächenhafter Ausdehnung und Verschmelzung ihrer Cytoplasmakörper die Hüllmembran.

Marburg im Mai 1904.

Literaturverzeichnis.

- BÜTSCHLI, Studien über die ersten Entwicklungsvorgänge der Eizellen usw., in: Abh. Senckenberg. naturf. Ges. Frankfurt, V. 10, 1876.
- BRESSLAU, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Turbellarien, in: Z. wiss. Zool., V. 76, 1904.
- COE, W. R., Notizen über den Bau des Embryos von *Distomum hepaticum*, in: Zool. Jahrb., V. 9, Anat., 1896.
- GOLDSCHMIDT, Untersuchungen über die Eireifung, Befruchtung und Zellteilung bei *Polystomum integerrimum*, in: Z. wiss. Zool., V. 72, 1902.
- , Über Bau und Embryonalentwicklung von *Zoogonus mirus*, in: Ctrbl. Bakteriol., V. 32, 1902.
- GUENTHER, Ueber den Nucleolus im reifenden Echinodermenei, in: Zool. Jahrb., V. 19, Anat., 1903.
- HÄCKER, Praxis und Theorie der Zellen und Befruchtungslehre, 1899.
- , Das Keimbläschen, seine Elemente und Lageveränderungen, in: Arch. mikrosk. Anat., V. 41, 42, 1893.
- , Vorstadien der Eireifung, *ibid.*, V. 45, 1895.
- HALKIN, Recherches sur la maturation, la fécondation et le développement du *Polystomum integerrimum*, in: Arch. Biol., V. 18, 1901.
- HERTWIG, Über Centrosome und Centralspindeln, in: SB. Ges. Morphol. Physiol. München 1895, Heft 1.
- HARTMANN, Studien am thierischen Ei. I. Ovarialei und Eireifung von *Asterias glacialis*, in: Zool. Jahrb., V. 15, Anat., 1902.
- HENNEGUY, Sur la formation de l'oeuf, la maturation et la fécondation de l'oocyte chez le *Distomum hepaticum*, in: CR. Acad. Sc. Paris, V. 34, 1902.
- IWANZOFF, Über die physiologische Bedeutung des Processes der Eireifung, Moskau 1898.
- VON JANICKI, Beziehungen zwischen Chromatin und Nucleolen während der Furchung des Eies von *Gyrodactylus elegans* (v. NORDM.), in: Zool. Anz., V. 26, 1903.
- KATHARINER, Ueber die Entwicklung von *Gyrodactylus elegans* (v. NORDM.), in: Zool. Jahrb., Suppl. 7, 1904.

- KERBERT, Zur Kenntnis der Trematoden, in: Arch. mikrosk. Anat., V. 19.
- KORSCHOLT und HEIDER, Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Thiere, Allg. Theil, 1903.
- LEUCKART, Zur Entwicklungsgeschichte des Leberegels, in: Arch. Naturgesch., Jg. 1882.
- , Die Parasiten des Menschen, 2. Aufl., V. 1, Lief. 5, 1894.
- LEYDIG, Beiträge zur Kenntnis des thierischen Eies im unbefruchteten Zustande, in: Zool. Jahrb., V. 3, Anat., 1889.
- VON LINSTOW, Helminthologica, in: Arch. Naturgesch., Jg. 43, V. 1, 1877.
- LOOSS, Entwicklungsgeschichte von *Amphistomum subclavatum*, in: Festschr. LEUCKART, Leipzig 1892.
- MATTIESEN, Ein Beitrag zur Embryologie der Süßwasserdendrocoelen, in: Z. wiss. Zool., V. 77, 1904.
- RAWITZ, Der Mantelrand der Acephalen, in: Jena. Z. Naturwiss., V. 22, [N. F. V. 15], 1888.
- , Über den feineren Bau der hinteren Speicheldrüsen der Cephalopoden, in: Arch. mikrosk. Anat., V. 39, 1892.
- RÜCKERT, Zur Eireifung bei Copepoden, in: Anat. Hefte, 1894.
- SCHAUINSLAND, Beitrag zur Kenntnis der Embryonalentwicklung der Trematoden, in: Jena. Z. Naturwiss., V. 16 (N. F., V. 9), 1883.
- THOMAS, The life history of the Liver-fluke (*Fasciola hepatica*), in: Quart. J. microsc. Sc., V. 23, 1883.

Erklärung der Abbildungen.

Alle Figuren mit Ausnahme von Fig. 12 u. 14 sind mit dem Zeichenprisma auf der Höhe des Objecttisches bei LEITZ Immersion $\frac{1}{12}$, Ocular 3, entworfen.

Tafel 34.

Fig. 1—3 zeigen Keimzellen, der Ovarialwand aufsitzend.

Fig. 1. Stück eines Ovarialblindschlauchs mit jüngsten Keimzellen.

Fig. 2. Teil der Wand eines Ovarialblindschlauchs mit Keimzellen, bei denen es zur Bildung des Stiels kommt (bei *st* und *sf*).

Fig. 3. Keimzelle mit fast ausgebildetem Stiel, der noch mit einer Fußplatte der Ovarialwandung aufsitzt.

- Fig. 4. Typische, ausgewachsene Keimzellen mit langem Stiel.
 Fig. 5. Bei der abgelösten Eizelle wird der Stiel eingezogen.
 Fig. 6. Keimzellen kurz vor Eintritt in die Schalendrüse.
 Fig. 7—9. Stadien von Eizellen, die im Ovarium zerfallen.
 Fig. 10—13. Bildung der Dotterzellen.
 Fig. 10. Stück eines Dotterbläschens, dessen Wandbelag jüngste Dotterzellen bilden.
 Fig. 11. Lagerung des Protoplasmas an der Zellperipherie.
 Fig. 12. (Stärker vergrößert.) Beginn der Bildung der Dotterkugeln. Imm. $\frac{1}{12}$, Oc. 5.
 Fig. 13. Dotterzelle.
 Fig. 14—16. Bildung der Eischale.
 Fig. 14. Dotterzellen im Schalendrüsensecret. Obj. 4, Oc. 3.
 Fig. 15. Die einzelnen Zellen umgeben von dem Schalendrüsensecret.
 Fig. 16. Festigung der Eischale und Schwinden der im Einnern gelegenen Schaleusubstanz, die die einzelnen Zellen umgibt. Links die Eizelle mit Karyomeriten.
 Fig. 17. Im Einnern erhaltene Dotterzelle.
 Fig. 18—33. Eireifung, Befruchtung.
 Fig. 18. Auftreten einer Strahlung, Einbuchtung des Keimbläschens, in dem die Karyomerite sichtbar sind.
 Fig. 19. Das Centrosom hat polare Lage angenommen. Karyomerite.
 Fig. 20. Im Nucleolus bemerkt man Chromatinkörnchen. *sp* eingedrungenes Spermatozoon.
 Fig. 21. Auflösung der Kernmembran, deutliches aus 2 Centriolen bestehendes Centrosom. *m* männlicher Kern. Ausbildung der Chromosome.
 Fig. 22. Teilung des Centrosoms.
 Fig. 23 und 24. Die Teilung des Centrosoms hat vor Auflösung des Keimbläschens stattgefunden. Im Keimbläschen noch keine ausgebildeten Chromosome.
 In Fig. 23 Spermatozoon (*sp*). Fig. 24. Stark zerlapptes Keimbläschen.
 Fig. 25—27. 1 Richtungsspindel, *m* Spermakern.
 Fig. 28 und 29. Am Spermakern 2 dunkle Körnchen (Centrosom) zu bemerken.
 Fig. 30. Befruchtete Eizelle mit 1. Richtungskörper und 2. Richtungsspindel, *m* Spermakern.
 Fig. 31. Eizelle mit den 3 Richtungskörpern.

Fig. 32. Ruhender männlicher (*mk*) und weiblicher (*wk*) Vorkern.

Fig. 33. Dasselbe.

Fig. 34—46. Furchungsstadien.

Fig. 34. Im männlichen und weiblichen Vorkern treten je 4 Chromosomen auf. Centrosom.

Fig. 35. 1. Furchungsspindel.

Fig. 36. Tochterplatten der 1. Furchungsspindel.

Fig. 37. Mikro- und Makromer nach der 1. Furchung. Unterschied in der Größe zwischen den Centrosomen des Makromers, das sich zur 2. Furchung anschickt.

Fig. 38. Auffallend kleine, jedoch fast gleich große Furchungszellen nach der 1. Furchung.

Fig. 39—42. Ausbildung des Ruhekerne nach der Furchung.

Fig. 39 und 40. Die Karyomerite legen sich zu einem traubigen Körper zusammen.

Fig. 41. Mikro- und Makromer. Letzteres mit den beiden Tochterplatten, zeigt ein auf Fig. 37 folgendes Stadium der Furchung.

Fig. 42. Die Karyomerite liegen zerstreut im Cytoplasma.

Fig. 43 und folgende. Spätere Stadien der Furchung.

Fig. 44. „Epibolische Gastrula“ GOLDSCHMIDT's.

Fig. 45 und 46. Spätere Stadien der Furchung bis zur Bildung eines ovalen, soliden Zellenkörpers.

Tafel 35.

Bildung der Hüllmembran und des Ectoderms.

Fig. 47. Bei *hx* treten differenzierte Zellen mit hellem Kern auf. *Sch* Schale, *dt* Dotter.

Fig. 48 und 49. Die Hüllzelle (*hx*) im Begriff sich vom Embryo abzulösen.

Fig. 49. Abgelöste Hüllzellen (*hx* und *hx*₁). *hx*¹ der Eischale schon anliegend.

Fig. 50. Ausgebildete Hüllzellen mit seitlichen, flächenhaften Ausläufern (*hx*). Embryo mit ausgebildetem Ectoderm (*e*).

Fig. 51. Bei *hx* in der Hüllmembran (*hm*) eine diese bildende Hüllzelle. Embryo mit Ectoderm mit Wimpern (*e*). Im Innern unterscheidet man Gehirnanlage mit Augenfleck (*g*), Excretionsapparat (*exc*), Keimballen (*kb*) und unter dem Rostellum (*rst*) auf jeder Seite je 1 helle drüsenartige Zelle (*dr*), *dt* Dottermasse, *sch* Schale.

*Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.*

Eireifung, Befruchtung und Embryonalentwicklung des *Zoogonus mirus* Lss.

Von

Privatdozent Dr. **Richard Goldschmidt.**

(Aus dem Zoologischen Institut zu München.)

Mit Tafel 36-38 und 1 Abbildung im Text.

Inhalt.

- I. Einleitung.
 - II. Beschreibender Teil.
 - A. Der Bau des Geschlechtsapparats und die Ausbildung des Eies.
 - B. Die Eireifung und Befruchtung.
 - 1. Die beiden Reifungsteilungen.
 - α) Das Verhalten der chromatischen Substanz.
 - β) Das Verhalten der achromatischen Teile.
 - 2. Das Spermatozoon im Ei und die Befruchtung.
 - C. Die Embryonalentwicklung.
 - 1. Erste Periode. Die Furchung und Bildung der primären Keimblätter.
 - 2. Zweite Periode: Die Sonderung des Organmaterials.
 - 3. Dritte Periode: Die Ausbildung des Miracidiums.
 - III. Allgemeiner Teil.
 - A. Dotterkern und Spiremstadium.
 - B. Der Reduktionsvorgang.
 - C. Das Verhalten des Spermatozoons im Ei.
 - D. Centrosom und inäquale Zellteilung.
 - E. Die Hüllmembran und das Ektoderm der Trematoden.
- Literatur.
Tafelerklärung.

I. Einleitung.

Die Beschäftigung mit den ersten Entwicklungsvorgängen der monogenetischen Trematoden hatte mir den Wunsch angeregt, die so

gut wie unbekanntem Vorgänge bei der Eireifung und Befruchtung eines digenetischen Trematoden einer Untersuchung zu unterziehen, die, nach den bei monogenetischen Trematoden erhaltenen Resultaten zu schließen, cytologisch Interessantes versprach. Auch schien es mir wünschenswert, die Vorgänge der Embryonalentwicklung, über die seit SCHAUINSLAND's grundlegenden Untersuchungen (1883) nichts Wesentliches bekannt geworden ist, von neuem in Angriff zu nehmen, speziell um der Entstehung der merkwürdigen Hüllmembran wie der Keimblätterfrage überhaupt nachzugehen. Bei den außerordentlichen Schwierigkeiten, die die hartschaligen, undurchlässigen und kleinen Eier der Trematoden solchen Untersuchungen entgegenstellen, begrüßte ich mit Freuden das Bekanntwerden eines Distomum, dessen Eier der Schale entbehren und dessen Embryonen durch besondere Großzelligkeit ausgezeichnet sind. Es ist dies der von LOOSS 1901 im Enddarm von *Labrus merula* entdeckte *Zoogonus mirus*. Bei einem Aufenthalt an der Zoologischen Station in Rovigno Ostern 1902 sammelte ich Material, an dem ich den größten Teil der Entwicklungsvorgänge feststellte, worüber in einer Vorl. Mitteilung (GOLDSCHMIDT, 1902c) berichtet wurde. Der Abschluß der Untersuchungen verzögerte sich bis jetzt, da ich erst in diesem Jahre wieder frisches Material erlangen konnte. Der Leitung der Zoologischen Station in Rovigno sei für ihre Bemühungen, mir auch in ungünstiger Zeit das Material zu verschaffen, bestens gedankt.

Wegen des manchen Interessante bietenden Baues von *Zoogonus* sei auf die frühern Mitteilungen von LOOSS (1901), ODHNER (1902) und mir (1902c) hingewiesen. Ein Wort sei noch über die Benennung der Art gesagt. ODHNER beschrieb als *Zoogonus rubellus* OLSS. eine Form, die sich in einigen Merkmalen von *Z. mirus* unterscheiden sollte. Ich konnte jedoch zeigen, daß alle diese Merkmale auch für *Z. mirus* stimmen. Nur einen Punkt mußte ich offen lassen, die für *Z. rubellus* angegebene gelbe Farbe. Nunmehr habe ich mich überzeugt, daß dieselbe dem *Z. mirus* nicht zukommt. Ob allerdings diese wohl auf die Nahrung des verschiedenen Wirts zurückzuführende Differenz zu einer spezifischen Trennung genügt, will ich den Systematikern von Fach überlassen.

Die zu vorliegender Untersuchung angewandten Methoden sind infolge der Gunst des Objekts außerordentlich einfach. Die ca. 1 mm großen Würmer wurden in toto mit Boraxkarmin oder DELAFIELD's Hämatoxylin gefärbt, darauf unter dem Mikroskop mit spitzen Nadeln die Eier und Embryonen isoliert, mit Bleu de Lyon oder Orange

nachgefärbt und in Balsam aufgestellt. So konnte ich an den kleinen, aber großkernigen Embryonen und Eiern die ganze Untersuchung an Totalpräparaten ausführen. Besonders für die ersten cellulären Vorgänge ist dies von großer Wichtigkeit, da Irrtümer durch Schnitt-richtung und Notwendigkeit der Kombination ausgeschlossen sind, ein Ei von verschiedenen Seiten betrachtet werden kann usw. Die Kleinheit der Eier erlaubt dabei selbst die Centrosomen so zu studieren, während sie für die chromatischen Kernbestandteile durch deren Größe kompensiert wird. Natürlich wurden zur Kontrolle und Ergänzung auch Schnittserien angewandt, die besonders mit Eisen-hämatoxylin sehr schöne Bilder lieferten.

II. Beschreibender Teil.

A. Der Bau des Geschlechtsapparats und die Ausbildung des Eies.

Bevor ich die Schilderung der ersten Entwicklungsvorgänge von *Zoogonus* mit der Darstellung der Ovogenese beginne, seien einige Worte über den Bau des weiblichen Geschlechtsapparats vorausgeschickt. Die für die Gruppe der Trematoden charakteristische

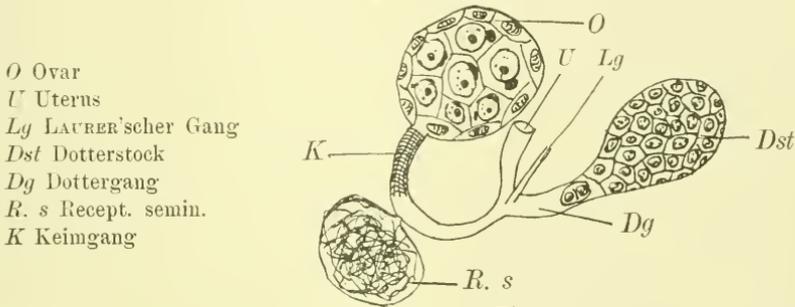


Fig. A.

Trennung der weiblichen Drüsen in Keimstock und Dotterstock ist auch hier wenigstens morphologisch durchgeführt. Jedoch steht dem unpaaren Ovar hier auch ein unpaarer Dotterstock zur Seite (Looss, 1901; ODHNER, 1902; GOLDSCHMIDT, 1902c), der seiner Funktion nach diesen Namen gar nicht verdient. Das relativ kleine birnförmige Organ (Fig. A *do*) ist von einer nicht sehr großen Zahl kleiner polygonaler Zellen erfüllt, die den Dotterzellen anderer Trematoden nicht im geringsten ähneln. Vor allem fehlt ihrem gleichartigen körnigen Plasma jede Spur von Dottersubstanz. Das Plasma ist stark färbbar und enthält einen relativ großen chromatinreichen Kern (Fig. 2). Hier und da findet man, wie gegenüber einer Angabe

in meiner vorläufigen Mitteilung richtig zu stellen ist, Mitosen vor, in denen 10 stabförmige Chromosomen zu zählen sind. Von diesem sog. Dotterstock führt der kurze und weite Dottergang zu der Vereinigungsstelle mit dem Keimgang. Dieser entspringt seitlich am Ovar (*ky*) und hat stets annähernd die Form eines Halbkreises. Er besitzt in kontrahiertem Zustand ein sehr enges Lumen mit gefalteter Innenfläche und ist durch eine sehr kräftige Längs- und Ringmuskulatur ausgezeichnet. In der Mitte seines Verlaufs hängt ihm eine große ungestielte und dünnwandige Blase an, das Receptaculum seminis, das stets prall mit Sperma gefüllt angetroffen wird. Von der Vereinigungsstelle von Keim- und Dottergang geht einmal der zarte LAURER'sche Gang aus, dessen Mündung von ODHNER (1902) angegeben wird, von mir jedoch nicht aufgefunden werden konnte; sodann entspringt hier der Uterus, dessen Schlingen das Hinterende des Wurms erfüllen, um schließlich vorn in der gemeinsamen Geschlechtsöffnung auszumünden.

Ihre Wachstumsperiode macht die Eizelle innerhalb des Ovariums durch. Die jüngsten und kleinsten Zellen bilden den Wandbelag und werden stets in einem Spiremstadium angetroffen. Der relativ zum Plasmagehalt große Kern enthält einen einheitlichen zarten Spiremfaden, dessen Schlingen meist zu einem einzigen größeren chromatischen Nucleolus konvergieren. Dieses Spirem hat aber sicher nichts mit einer Teilung der Zelle zu tun, da niemals im Ovarium irgend ein Teilungsstadium zur Beobachtung kam. Seine Bedeutung ist vielmehr der des Spirems im Selachier-Ei zu vergleichen, wie im allgemeinen Teil erörtert werden soll. Mit dem Beginn der Wachstumsperiode verschwindet das Spirem wieder, und es stellt sich ein lockeres achromatisches Kerngerüst mit eingestreuten chromatischen Partikeln und einem größeren chromatischen Nucleolus her. Die Eizelle und ihr blasiger Kern beginnen nun auf das Vielfache ihres Volumens heranzuwachsen. Mit dem Beginn dieser Periode und, wie späterhin ausgeführt werden soll, sicher auch im Zusammenhang damit setzt auch die Ausbildung des Dotterkerns ein, der späterhin als voluminöses Gebilde in der Eizelle hervortritt. Wie auch bei andern in der Literatur beschriebenen Fällen steht das erste Auftreten des Dotterkerns zweifellos in Beziehung zu dem Kern der Eizelle. Man sieht zunächst auf der Oberfläche des ganzen Kerns zerstreut chromatische Massen wie feine Niederschläge auftreten; man erhält den Eindruck, daß sie auf der Oberfläche der Kernmembran sozusagen ausgeschwitz sind. Sie liegen der Kern-

membran so dicht auf, daß diese vollständig undeutlich wird und die Kerngrenze kaum zu bestimmen ist. Späterhin kondensieren sich diese Partikeln dann zu mehr oder minder kompakten Brocken, wie es deutlich in Fig. 4, die nach einem Isolierpräparat gezeichnet ist, zu erkennen ist. Bisweilen sitzt, wie es die Zelle rechts unten zeigt, die Hauptmasse dieser Dotterkernsubstanz kappenartig dem einen Pol des an dieser Stelle undeutlich begrenzten Kerns auf.

Nunmehr fließen diese verschiedenen Massen zu einigen wenigen größern Brocken zusammen, die sich fast intensiver als das Kernchromatin färben und stets in der Nähe des Kerns liegen bleiben (Fig. 5). Meist kommt es dann zur Ausbildung eines einheitlichen Dotterkerns, der in der ausgebildeten längsovalen Eizelle stets einen Pol des Kerns einnimmt und sich in seiner Struktur hier verschiedenartig präsentieren kann. Gewöhnlich erscheint er nicht homogen, sondern enthält z. B. einen innern, dunkler tingierbaren Kern (Fig. 6). Häufig enthält er auch in seinem Centrum einen hellern Raum, in dessen Innerm wieder eine chromatische Kugel liegt (Fig. 8 *alk*). Nur in seltenen Fällen findet man noch im ausgebildeten Ei den Dotterkern in mehrere Brocken zerteilt (Fig. 7).

Noch einer Bildung muß erwähnt werden, die zum Dotterkern in engster Beziehung steht. In nahezu reifen Ovarialeizellen findet man, besonders schön an Eisenhämatoxylin Schnitten (Fig. 5), im Plasma ein oder mehrere stark färbbare Stäbe (*st*). Ich glaubte ursprünglich hierin das erste Auftreten der Centrosomen der 1. Reifungsteilung sehen zu müssen, da diese tatsächlich die Form solcher Stäbchen zeigen. Ich fand sie denn auch im ausgebildeten Ei neben dem Kern liegend (Fig. 7. *st*), aber auch noch in Stadien, in denen die Centrosomen durch ihre Strahlungen deutlich hervortreten (Fig. 11). Sie müssen also andere Bedeutung haben, und zwar erscheint es mir unzweifelhaft, daß sie dem Dotterkern zugehören, Teile dieses darstellen. Die Stäbe sind nichts anderes als jene mit den verschiedensten Namen (Pseudochromosomen etc.) belegten Gebilde, deren Bedeutung ich vor kurzem (GOLDCHMIDT, 1904) unter dem zusammenfassenden Begriff des Chromidialapparats dargelegt habe. Im allgemeinen Teil wird darauf noch einmal zurückzukommen sein.

Über den bei verschiedenen Trematoden-Arten beobachteten Dotterkern liegt eine Mitteilung von CRETÉY (1892) vor, der im wesentlichen sein ähnliches Verhalten wie das Kernchromatin und seine verschiedenartige Anordnung feststellt.

Es ist bereits gesagt, daß das als Dotterstock bezeichnete Gebilde nur morphologisch dem entsprechenden Organ anderer Trematoden äquivalent ist, seiner Funktion nach aber gar nichts damit zu tun hat. Denn wie die Embryonen und Eier des *Zoogonus* einer Eischale entbehren, so fehlt ihnen auch jede Spur von wirklichen Dotterzellen. Die Ernährung des Embryos wird hier vielmehr ausschließlich durch die Uteruswand besorgt. Welches ist nun das Schicksal der in dem sog. Dotterstock gebildeten polygonalen Zellen? Diese lösen sich von der gemeinsamen Masse los und legen sich, indem sie in den Dottergang gelangen, paarweise zusammen. Zunächst ist die Zellgrenze zwischen beiden Zellen noch zu erkennen, wie Fig. 1, ein optischer Schnitt durch den Dottergang (*dg*) mit jenen beiden Zellen im Innern, zeigt. Die Grenze verschwindet dann, und das Plasma der Zellen scheint vollständig verschmolzen. Oft ist der Kern der einen Zelle ein wenig größer als der der andern. Das Zellenpaar gelangt nun durch den Dottergang an die Vereinigungsstelle von Keim- und Dottergang. Hier trifft es mit einer kugligen Eizelle zusammen, die nach vollendetem Wachstum sich aus dem Ovar loslöste und den Keimgang passierte, wobei sich ihr vom Receptaculum seminis aus ein Spermatozoon anklebte. Nunmehr legt sich das Zellenpaar der Eizelle dicht an, und indem es an seiner Peripherie zu einer dünnen Membran auswächst, umwächst es die ganze Eizelle. In Fig. 3 ist der Beginn dieser Umwachsung innerhalb des Anfangsteils des Uterus dargestellt.

Die nunmehr die Eizelle umhüllende, aus 2 Zellen bestehende Membran, die bis zum Ausschlüpfen des reifen Miracidiums erhalten bleibt, ist also nichts anderes als die aus der Trematoden-Entwicklung seit SCHAUNSLAND (1883) bekannte Hüllmembran. Das Äquivalent des Dotterstocks produziert die Zellen dieser Membran, Zellen, die wir ihrer Bedeutung nach als Follikelzellen ansprechen müssen. Die wohl allgemein anerkannte morphologische Gleichwertigkeit von Keim- und Dotterstock führt auch hier zu dem schon so oft gezogenen Schluß von der Gleichwertigkeit der Ei- und Follikelzellen.

Es ist gesagt worden, daß im Keimgang sich dem Ei ein Spermatozoon anhängte. Während der Umwachsung des Eies durch die Hüllmembran oder Follikelzellen ist dies ins Ei-plasma eingedrungen und somit die Besamung vollzogen. Das Spermatozoon gelangt dabei stets an einen Pol des Kerns, an den dem Dotterkern gegenüberliegenden, und rollt sich hier in 3 bis 4 Spiraltouren auf. Fig. 6 und 8 zeigen dies deutlich im Totalpräparat, Fig. 7 im

Schnitt. Nunmehr ist das Ei bereit, in die Reifungs- und Befruchtungsvorgänge einzutreten. Es ist inzwischen von der kugligen in eine längs ovale Form übergegangen, wohl unter dem Einfluß der Hüllmembran, und besteht aus relativ wenig feinwabigem und dotterfreiem Plasma, dem der große blasige Kern eingelagert ist. Der Kern besteht aus einer Kernmembran, einem lockern chromatischen Gerüst, dem unregelmäßig Chromatinkörnchen eingelagert sind, und einem großen chromatischen Nucleolus. Den einen Pol des Kerns nimmt der große Dotterkern ein, den andern der lange aufgerollte Spermatozoenkopf. Eine Regelmäßigkeit der Lagerung dieser beiden Bildungen in bezug auf die beiden Follikelzellen (*hm*) besteht nicht, wie der Vergleich von Fig. 6 und 8 zeigt, die das entgegengesetzte Verhalten aufweisen. Außerdem enthält das Plasma noch abgesprengte Teile des Dotterkerns, wie die erwähnten Stäbchen, und die ganze Zelle ist von ihrer Hüllmembran mit den beiden stark chromatischen polständigen Kernen umhüllt.

B. Die Eireifung und Befruchtung.

Literatur: Die Mitteilungen über die ersten Entwicklungsvorgänge im Trematoden-Ei sind sehr spärlich. Relativ gut sind wir nur bei einem monogenetischen Trematoden, dem *Polystomum integerrimum*, durch die in ihren Resultaten sich vielfach ergänzenden Untersuchungen von HALKIN (1902) und GOLDSCHMIDT (1902b) orientiert. Auf diese Untersuchungen werden wir vor allem im Text zurückzugreifen haben. Von noch einer monogenetischen Form, dem *Gyrodactylus elegans*, kennen wir einige Stadien durch v. JANICKI (1903) und KATHARINER (1904), die mit den betreffenden Stadien des *Polystomum* übereinstimmen. Für digenetische Trematoden existiert nur eine kurze Notiz von HENNEGUY (1902) über *Distomum hepaticum*. Er vermochte nur eine das ganze Ei durchziehende Richtungsspindel und ein Stadium mit männlichem und weiblichem Vorkern aufzufinden.

1. Die beiden Reifungsteilungen.

Das im Anfangsteil des Uterus befindliche Ei beginnt nunmehr in die Reifungsteilungen einzutreten. Der Übersichtlichkeit der Darstellung halber sei zeitlich Zusammenliegendes nacheinander geschildert und mit dem

α) Verhalten der chromatischen Substanz

begonnen. Der Beginn der Reifungsvorgänge macht sich dadurch bemerkbar, daß die bisher unregelmäßig im achromatischen Gerüst verteilte chromatische Substanz sich an einigen Knotenpunkten des

Kerngerüsts in unregelmäßigen Massen zu sammeln beginnt, während der Nucleolus noch vollständig intakt ist (Fig. 8). In einem wenig vorgerücktern Stadium beginnt dieser jedoch sich ebenfalls aufzulösen, seine Begrenzung wird undeutlich, und er zerfällt in kleine chromatische Partikel, die sich auf dem achromatischen Gerüst zu Strängen anordnen (Fig. 9). Das gleiche geschieht innerhalb der erwähnten chromatischen Ansammlungen, die sich ebenfalls zu Strängen ausziehen, die bereits die künftigen Chromosomen ahnen lassen, ja durch eine 2reihige Lagerung der Körnchen zum Teil schon eine Andeutung der spätern Längsspaltung zeigen.

Bevor wir die weitere Ausbildung der Chromosomen verfolgen, seien ein paar Worte über das Schicksal des Nucleolus eingeschaltet. In der cytologischen Literatur der letzten Jahre spielt diese Bildung eine gewisse Rolle. Der vor allem durch HÄCKER (1893) vertretenen Auffassung, die dem Nucleolus keinerlei Beziehungen zum Chromatin zuerkennt, sind gewichtige Beobachtungen entgegengestellt worden, aus denen hervorgeht, daß der ganze Nucleolus oder wenigstens ein Teil direkt in die Bildung der Chromosomen eingeht (HARTMANN, 1902; WILSON, 1901; GOLDSCHMIDT, 1902b; GUENTHER, 1903; LUBOSCH, 1902). Hier liegt nun ein weiterer Fall vor, der in gleicher Richtung zu verwerten ist. Nur nimmt hier sowohl der Nucleolus als auch das Chromatin des Kerngerüsts in gleicher Weise an der Bildung der Chromosomen teil. Ich darf nunmehr wieder daran erinnern, daß in dem Spiremstadium der jüngsten Eizellen derselbe Nucleolus bereits vorhanden war, das Spirem also auch nicht aus diesem Grund als Vorbereitung zu einer Teilung aufgefaßt werden kann.

Wir hatten das Chromatin im Kern in einem Zustand verlassen, in dem es bereits begann, die Form von Chromosomen anzunehmen. Dieser Vorgang schreitet nun weiter fort, indem sich das Chromatin zu typischen Chromosomen verdichtet, die noch ihre Zusammensetzung aus feinsten Partikelchen erkennen lassen. Von Anfang an sind diese Chromosomen längs gespalten und liegen vollständig voneinander getrennt im Kernraum zerstreut. Stets treten 10 solcher längs gespaltenen Chromosome auf, wie z. B. Fig. 10 nach einem Totalpräparat zeigt, in dem 4 Paar in der Gesichtsebene liegen, während die andern 6 von der Kante gesehen werden. Man erkennt auch an dieser Abbildung, daß die Chromosomen meist ziemlich dicht unter der Kernmembran liegen, noch deutlicher in dem Schnittbild Fig. 11. Die erwähnte Chromosomenzahl 10 stellt die Normalzahl dar, wie aus Zählungen in Furchungszellen, Spermato gonien

und auch Gewebezellen des Wurms übereinstimmend hervorgeht. Es tritt also hier nicht wie meist von vornherein die reduzierte Zahl in Tetradenform auf, sondern einfach die Normalzahl, Tetraden fehlen völlig. Dadurch wird von vornherein eine wohl beispiellose Einfachheit des Reduktionsvorgangs vorbereitet.

Nach vollendeter Chromosomenbildung beginnt nunmehr der Kern seine regelmäßige Gestalt zu verlieren, während gleichzeitig sich die achromatische Spindelfigur ausbildet. Der Kern plattet sich in der Richtung des Längsdurchmessers des Eies ab, wobei die Kernmembran unregelmäßig zerknittert wird und auch die Reste des achromatischen Gerüsts allmählich verschwinden. Deutlich wird dieser Vorgang durch einen Vergleich von Fig. 12 und 13, die beide ein und dasselbe Ei nach einem Totalpräparat wiedergeben, Fig. 12 in Seitenansicht, Fig. 13 nach Drehung um 90° vom Pol aus gesehen. In Fig. 12 sehen wir, wie die 10 längs gespaltenen Chromosomen in die 1. Richtungsspindel eintreten, während Fig. 13 uns deutlich die 10 Paare vor Augen führt. Die bei *a* und *b* scheinbar zum Vorschein kommenden Tetraden sind nur durch die Projektion in die Zeichenebene vorgetäuscht; die beiden da nebeneinander liegenden Paare liegen in Wirklichkeit in ganz verschiedenen Ebenen des Kerns. Auch in Fig. 14 erkennen wir die 10 Chromosomen, hier zufällig sämtlich von der Kante gesehen, innerhalb der fast fertigen Richtungsspindel noch von einem hellen Hof umgeben. In der fertigen Äquatorialplatte der 1. Reifungsspindel sehen wir sie dann in Fig. 15, allerdings hier durch Verklumpungen weniger deutlich, besser in einem Schnitt durch dieses Stadium Fig. 16. Nunmehr werden die beiden vorgebildeten Spaltheilften auf die Pole der das ganze Ei durchziehenden 1. Richtungsspindel verteilt. Der 1. Richtungskörper erhält somit 10 Chromosomen, ebensoviel bleiben im Ei zurück. Von dem in gewohnter Weise verlaufenden Vorgang ist in den Abbildungen nur das Endresultat wiedergegeben. In dem Schnitt Fig. 19 sehen wir in dem gerade ausgestoßenen Richtungskörper Rk_1 noch die 10 Chromosomen liegen, die 10 Chromosomen der Eizelle folgen im nächsten, nicht abgebildeten Schnitt. (Die Schnittrichtung ist ein wenig schief zur Achse der sich gerade bildenden 2. Richtungsspindel.) Die 1. Reifungsteilung ist somit eine gewöhnliche Äquationsteilung.

Während sich nun die Spindelfigur zur 2. Richtungsteilung umbildet, liegen die 10 Chromosomen nahe dem Centrum des Eies unregelmäßig durcheinander gewürfelt (Fig. 18, 20, 24). Fig. 24

stellt ein polyspermes Ei dar, das von 3 Spermatozoen befruchtet wurde, aber in normaler Weise den 1. Richtungskörper (Rk^1) gebildet hat, der noch aus 10 Teilbläschen besteht, und sich nunmehr zur 2. Reifungsteilung anschickt. Die Struktur der Chromosomen hat sich insofern etwas geändert, als ihre Zusammensetzung aus einzelnen hintereinander gereihten Körnchen nunmehr viel deutlicher ist als vorher (Fig. 21, 22); es ist ja dies eine nicht seltne Erscheinung, daß sich die Chromosomen der beiden Reifungsteilungen in verschiedener Gestalt präsentieren. Als bald tritt nun unter den 10 Chromosomen eine Umgruppierung ein, derart, daß sich 2 Gruppen zu 5 Chromosomen einander gegenüberstellen (Fig. 21). Auch das Ei, dem der Schnitt in Fig. 23 entstammt, steht, wie die übrigen Schnitte der Serie lehren, auf dem gleichen Stadium. Je 5 Chromosomen rücken nunmehr in der fertigen Richtungsspindel zu den beiden Tochterplatten auseinander, wie sehr schön Fig. 22 zeigt, und indem der 2. Richtungskörper abgeschnürt wird, bleibt die reduzierte Zahl von 5 Chromosomen im Ei zurück. Die 2. Richtungsteilung ist also eine Reduktionsteilung, der Reduktionsvorgang selbst von schematischer Klarheit.

Wir haben bisher nur das Verhalten der Chromosomen bei der Bildung der Richtungskörper besprochen und haben noch einiges, diese selbst betreffend, nachzuholen. Die Richtungskörper werden stets an dem Pol ausgestoßen, der durch die beiden Hüllmembrankerne gekennzeichnet ist (Fig. 18—30), und liegen hier in das Plasma, das diese umgibt, eingebettet, bis zum Beginn der Furchung. Sie bestehen fast nur aus Chromatin, umgeben von einer ganz zarten Plasmazone, die nur als heller Saum erscheint. Die Chromosomen rekonstituieren sich sogleich nach der Abschnürung zu einem kleinen Kern, der zuerst noch seine Chromosomen enthält (Fig. 18). Diese wandeln sich dann in eine kompakte Traube kleiner Chromatinbläschen um (Fig. 24), die schließlich zu einem homogenen Chromatinklumpen verschmelzen (Fig. 18, 21, 25, 26, 27, 28, 30). Dieser kann dann früher oder später sich auflockern und ein Kerngerüst bilden und so die Form gewöhnlicher Ruhekerne annehmen (Fig. 20, 29). Dies tritt aber durchaus nicht immer ein. Die Richtungskörper liegen, wie gesagt, stets bei den Hüllmembran-Kernen und treten durch ihre starke Färbbarkeit deutlich hervor. Sie gewährleisten so auf den ersten Blick eine sichere Bestimmung des Stadiums, in welchem sich ein Ei befindet. Eine Teilung des 1. Richtungskörpers

wurde nie beobachtet. Im Verlauf der Furchung verschwinden sie, werden resorbiert.

Es sei hier auch gleich das Schicksal des Dotterkerns erledigt. Mit dem ersten Auftreten der Centrosomen zur 1. Reifungsteilung zerfällt der Dotterkern in mehrere Bruchstücke (Fig. 10). Dabei kann er typische Teilungszustände zeigen, die sehr an die Teilung des Mitochondrienkörpers bei der Spermatogenese von *Pygaera* nach MEVES (1900) erinnern. Ich habe ein solches Bild vor kurzem reproduziert (GOLDSCHMIDT, 1904) und die auffallende Übereinstimmung als Stütze für meine Ansicht von der Gleichwertigkeit beider Bildungen angeführt. Sofort nach dem Zerfall verlieren die Bruchstücke ihre vorherige starke Färbbarkeit und zerfließen dann in unregelmäßigen Figuren im Eiplasma (Fig. 12 *dk*). So können sie noch bei der 2. Reifungsteilung angetroffen werden (Fig. 22), ja bisweilen noch auf spätern Stadien, den Vorkernen anliegend (Fig. 26). Gewöhnlich gehen sie aber schon vorher zu Grunde.

β) Das Verhalten der achromatischen Teile.

Wenn wir uns nunmehr dem Verhalten der achromatischen Substanzen während der Reifungsteilungen zuwenden, so ist das jüngste mir vorliegende Stadium in Fig. 10 abgebildet. Am einen Pol des Kerns, in dem die Chromosomen nahezu ausgebildet sind, liegt ein von einer schönen Strahlung umgebener heller Hof. Das jedenfalls noch einheitliche oder sich gerade teilende Centrosom ist in diesem Totalpräparat nicht zu erkennen, jedenfalls wegen seiner dichten Anlagerung an die Kernmembran. Ein darauf folgendes Stadium ist nach einem Schnitt in Fig. 11 wiedergegeben, und hier erkennen wir zum erstenmal die beiden bereits an gegenüberliegenden Polen des Kerns der Kernmembran dicht aufgelagerten Centrosomen. Sie haben sich mit Eisenhämatoxylin vollständig geschwärzt und erscheinen in Form kräftiger, winklig geknickter Stäbchen, die von einer schönen Strahlung umgeben sind. Während sich nun der Kern abplattet, stellen die beiden Stäbchen sich annähernd in die Längsachse des Eies ein und rücken nach den Polen zu auseinander, während die Strahlungen sich weiterhin im Ei ausbreiten (Fig. 12). Die Centrosomen sind jetzt im Totalpräparat deutlich zu erkennen; sie nehmen einen schwachen Hämatoxylinton an, der sie gut vom Plasma abhebt. Allmählich gelangen nun die beiden Centrosomen an die Oberfläche des Eies, und dadurch wird erreicht, daß die Strahlenpartien, die sich vom Centrosom zu dem noch nicht auf-

gelösten Kern erstrecken, als besondere Centralspindel von den Polstrahlungen unterschieden werden (Fig. 14). In Wirklichkeit besteht dieser mehr didaktische Unterschied aber nicht. Das ganze Strahlensystem ist in gleicher Weise ein Ausdruck der besondern Anordnung des wabigen Plasmas, wie es von den Vertretern der dynamischen Zellteilungslehre seit BÜTSCHLI (1876) gefordert wird (Fig. 17b). Ein gewisser Unterschied zwischen der eigentlichen Spindel und den Polstrahlungen kommt erst im Stadium der fertigen Äquatorialplatte zum Ausdruck. Man erkennt jetzt vor allem am Totalpräparat (Fig. 15) in der Spindelfigur besondere, schärfer accentuierte Züge, die man als sog. Zugfasern ansprechen müßte. Ich muß aber besonders betonen, daß eine Endigung dieser Züge an den Chromosomen oder gar eine Übereinstimmung mit der Chromosomenzahl nicht existiert. Hier wie an andern mir bekannten Objekten gibt es keine Zugfasern. Die sog. Spindelfasern ziehen kontinuierlich von Pol zu Pol. Wodurch treten sie nun als etwas Besonderes hervor, wenn sie doch auch nur der Ausdruck einer besondern Anordnung des gleichmäßig wabigen Plasmas sind? Eine Entstehung aus dem Kern ist hier ja völlig ausgeschlossen, die ganze Spindel ist rein protoplasmatisch. Meine Präparate lassen mir folgende Deutung richtig erscheinen. Jene Züge, die wirkliche Spindelfasern vortäuschen, sind Straßen, auf denen die achromatischen Teile des Kerngerüsts nach den Polen abfließen. Bei sehr starken Vergrößerungen erkennt man, daß diese „Fasern“ ebenso wie die zwischen ihnen liegenden Partien in ganz gleicher Weise aus parallel angeordneten Wabenreihen bestehen (Fig. 33). Die von den Chromosomen aber nach den Polen ziehenden Strahlenpartien sind durch stärkere Färbbarkeit ausgezeichnet und erscheinen so als eine Einheit.

Ein Blick auf die Abbildungen zeigt, daß die Richtungsspindel das ganze Ei durchzieht. Dieses bemerkenswerte Verhalten scheint besonders den Plathelminthen zuzukommen. Es wurde zuerst von HALKIN und mir (1902a) für *Polystomum* beschrieben, dann auch von JANICKY (1903) und KATHARINER (1904) für *Gyrodactylus* und von BRESSLAU (1904) für *Mesostomum*. Auf die Bedeutung dieser Erscheinung für das Verständnis der inäqualen Zellteilung habe ich schon früher hingewiesen und werde im allgemeinen Teil noch einmal darauf zurückkommen müssen.

Bemerkenswert ist ferner das Auftreten des stabförmigen Centrosoms in der 1. Richtungsspindel. (Waram ich es als Centrosom im Sinne BOVERI's bezeichne, werde ich weiter unten begründen.) Ge-

wöhnlich sehen wir es in Form eines Vförmig geknickten Stäbchens an den beiden Polen liegen, oft ist es aber auch ein gerader Stab von bisweilen mächtigen Dimensionen (Fig. 16). Wir kennen aus der Literatur bereits eine ganze Anzahl Fälle, in denen solche stabförmigen Centrosomen auftreten. Zuerst beschrieb sie MEVES (1897) aus Spermatoocyten von verschiedenen Schmetterlingen. Die Centrialkörper haben die Form geknickter Stäbchen, deren Hälften bei der Bildung der 2. Reifungsspindel auseinander brechen und deren Pole bilden. Entsprechende Centrialkörper fand SEWERTZOFF nach einer Angabe von MEVES (1900) in Spermatoocyten von *Blatta germanica*, wo sie neuerdings WASSILIEFF (1904) wieder studierte, ferner findet sie v. KORFF (1901) in Spermatoocyten von *Hydrophilus*, *Feronia*, *Harpalus*, Ente und Huhn sowie VOINOV (1902) bei der Spermato-genese von *Cybister roesclii*. Auch ZIMMERMANN'S (1898) Angaben von stabchenförmigen Centrialkörpern in ruhenden Epithelzellen gehören hierher, sind allerdings nicht ganz einwandfrei. Auch auf botanischem Gebiete wurden sie von MOTTIER (1898) bei Dictyota gesehen.

Nach Ausstoßung des 1. Richtungskörpers teilt sich das im Ei zurückgebliebene Centrosom und beginnt die 2. Richtungsspindel zu bilden. Wie diese Teilung vor sich geht, vermag ich leider nicht anzugeben, schließe aber nach Analogie mit den Darstellungen von MEVES und v. KORFF für die Vförmigen Centrosomen der Spermatoocyten, daß die beiden Schenkel des V auseinander brechen und an die Pole rücken. Wesentlich interessanter gestaltet sich jedoch der nunmehr folgende Vorgang einer Transformation des Centrosoms. Die stabförmigen Centrosomen wandeln sich jetzt in kuglige von dem gewöhnlichen Aussehen um. Man erkennt auf den ersten Blick also an der Form der Centrosomen schon, ob man die 1. oder 2. Richtungsspindel vor sich hat. In Fig. 19 ist ein Stadium dieser Umwandlung abgebildet. Der etwas schief geführte Schnitt enthält nur den einen Pol der gerade gebildeten 2. Richtungsspindel; der im übernächsten Schnitt folgende andere Pol zeigt genau das gleiche Bild. Wir sehen im Centrum der Strahlung ein elliptisches Körperchen, das sich ziemlich stark entfärbt hat und im Innern einen sehr zarten schwarz gefärbten Stab enthält. Wir müssen annehmen, daß das vorher noch homogen stabförmige Centrosom sich einerseits verkürzt hat, während gleichzeitig seine peripheren Partien eine Auflockerung erfuhren, daher sich auch schneller entfärben. Geht die Verkürzung noch weiter, so ist bald

die Kugelform erreicht (Fig. 20, 22, 23), und aus dem ebenfalls zusammengesetzten, vorher noch stabförmigen Kern des Centrosoms ist jetzt das punktförmige Centriol geworden.

Ich glaube, daß dies Auftreten verschiedenen geformter Centrosomen und ihre Umwandlung ineinander für den Centrosomenbegriff nicht unwesentlich ist. Bisher habe ich diesen im rein BOVERI'schen Sinn gebraucht und muß nunmehr auch die Begründung dafür geben. Auf die oft erörterte Frage nach der historischen Berechtigung des Centrosomenbegriffs will ich nicht eingehen. Es handelt sich mir nur darum: entspricht die ganze große, von BOVERI Centrosom genannte Kugel den kleinen Körnchen, die die Spindelpole der Gewebezellen einnehmen, ist das „Zellorgan“ das ganze BOVERI'sche Centrosom oder nur das Centriol? Für das mir vorliegende Objekt muß ich mich durchaus auf den Standpunkt BOVERI's (1901) stellen. Es wird mir wohl jedermann ohne weiteres zugeben, daß die V-förmigen Centralkörper der 1. Reifungsteilung nicht anders zu beurteilen sind als die gleichen Bildungen anderer Zellen, die z. B. von MEVES, einem Gegner BOVERI's, ohne weiteres den Centralkörpern der Gewebezellen, den Doppelkörnchen etc. verglichen werden. Sie treten ja auch von Anfang an nur in dieser Form auf, und es liegt zunächst nicht der geringste Grund vor, sie nur als Hülle des im eigentlichen Innern liegenden Centralkörpers aufzufassen. Die Strahlensysteme setzen sich allseitig an der gesamten Oberfläche des Stabs an (Fig. 176), so daß auch nicht etwa nur ein Punkt in ihm der Sitz eines besondern Centralkörpers sein kann. Nun wandelt sich aber der Stab nach seiner Teilung direkt in das kuglige Centrosoma um, wie aus dem vermittelnden Stadium Fig. 19 hervorgeht. Es kann also auch das kuglige Centrosom nicht anders beurteilt werden, es ist das wirkliche Centrosom BOVERI's, sein Centriol nichts als eine besondere Differenzierung im Innern. Man kann gegen diesen Schluß nur einwenden, daß die Tatsachen dafür nicht genügend beweisend seien. Ich glaube aber nicht, daß sie nach den mir vorliegenden Bildern — und diese repräsentieren sich stets in der gleichen Weise wie die hier wiedergegebenen — anders gedeutet werden können, man müßte denn annehmen, daß nach der Teilung des Centrosomenstabs dieser sich zu dem feinen Stäbchen kontrahiert, aus dem das Centriol entsteht und dies dann das BOVERI'sche Centrosom nach Art der VAN BENEDEN'schen Anschauung als Markschrift der Sphäre um sich herum bildet. Dazu fehlen aber alle Anhaltspunkte; auch der Bau der kugligen Centrosomen läßt

diese durchaus als Einheit erscheinen, sie sind von einer besondern Schicht begrenzt, so daß sie bei Eisenhämatoxylinfärbung oft wie kleine Kerne erscheinen (Fig. 23). Schließlich kann aber auch das Verhalten der Centrosomen in den Furchungszellen nur in BOVERI'S Sinn gedeutet werden. In den Furchungszellen beginnen die Centrosomen auf dem Stadium der Tochterplatten, wie ja auch bei andern Objekten, sich bereits für den folgenden Teilungsschritt zu teilen. Das große kuglige Centrosom streckt sich in die Länge (Fig. 32), während im Innern das Centriol sich geteilt hat, im abgebildeten Fall die beiden Körnchen noch durch ein feines Fädchen verbunden sind. Während sich der Ruhekern ausbildet, rücken die beiden neuen Centrosomen, also beide in Form der großen kugligen Centrosomen BOVERI'S, an gegenüberliegende Punkte des Kerns und bleiben hier während der Zellruhe liegen (Fig. 31 nach einem schwach extrahierten Präparat). So wie hier abgebildet, findet man stets die Centrosomen ohne eine Spur von Strahlung oder Sphärensubstanz zwischen zwei Teilschritten dem ruhenden Kern anliegen. Dies paßt aber nur zu BOVERI'S Centrosomenbegriff.

Ich habe gesagt, daß ich den mir vorliegenden Fall in diesem Sinn deuten muß, bin aber überzeugt, daß wir uns nicht für jeden Fall auf diesen Begriff versteifen müssen. Ich werde späterhin gelegentlich der Besprechung des Reduktionsvorgangs und der inäqualen Zellteilung darauf hinzuweisen haben, wie die verschiedenartigsten Erklärungen in den verschiedensten Fällen zutreffen, wie die Natur dasselbe Ziel auf den verschiedensten Wegen erreicht. Und so scheint es mir auch mit den Centrosomen zu sein. Ein und dasselbe Gebilde kann sein Ziel auf die verschiedenste Weise erreichen. Das punktförmige Centrosom der Gewebezellen teilt sich einfach in 2, die auseinander rücken; das gleiche tut das kuglige Centrosom der Furchungszellen von *Zoogonus*, nur geht das Centriol mit der Teilung voraus. Prinzipiell das gleiche tut das Centrosom von *Dianthula* (MACFARLAND, 1897), nur wird ein Teil der Substanz des Muttercentrosoms verbraucht, um eine Centralspindel zu bilden. Ähnliches bietet die von BOVERI (1901) beschriebene Reduktion des Echinodermcentrosoms und schließlich als komplizierteste Stufe die sozusagen doppelte Reduktion bei *Rhynchelmis* (VEJDOVSKY u. MRÁZEK, 1903). All dies scheint mir aber nur eine kontinuierliche Reihe steigender Komplikationen bei der Vermehrung der Centrosomen zu sein, die indessen auf der Höhe ihres Daseins, also im Äquatorialplattenstadium, stets gleicher Natur sind, Centrosomen im Sinne BOVERI'S.

Kehren wir nach dieser Abschweifung nunmehr wieder zum Gang unserer Darstellung zurück. Wir hatten die nunmehr kugligen Centrosomen im Beginn der Bildung der 2. Richtungsspindel verlassen. Die auch im Totalpräparat auf das schönste sichtbaren, relativ zur Zellgröße sehr großen Kugeln sind von scharfer Kontur begrenzt, die bei Eisenhämatoxylinfärbung sehr lange die Farbe hält (Fig. 23). Die Masse des Körpers ist durchaus nicht strukturlos, sondern besteht aus einem sehr feinen Wabenwerk, wie es von andern Objekten ja auch bekannt ist (Fig. 17a). Im Innern enthält es ein stets einheitlich befundenes Centriol; die in Fig. 23 sichtbaren Strukturen dürften nur Eisenhämatoxylin-Extraktionsbilder sein. Das merkwürdigste Verhalten, das diese Centrosomen aber zeigen, ist, daß sie von Anfang an von gänzlich verschiedener Größe sind. Es ist dies bereits deutlich, ehe die Spindelfigur völlig ausgebildet ist (Fig. 20), und zwar erscheint stets das den Hüllmembranzellen zugekehrte, also den Richtungskörperpol einnehmende, viel kleiner (Fig. 20, 23). An der Richtigkeit dieser Beobachtung kann nicht der geringste Zweifel herrschen, denn sie wurde an zahlreichen Präparaten, ganzen Eiern wie Schnitten, immer wieder festgelegt. Außerdem tritt das gleiche Verhalten in allen Furchungszellen auf, die sich inäqual teilen, also vor allem bei der 1. Furchungsteilung (Fig. 28, 29, 30), aber auch in kleinern Furchungszellen (Fig. 31). An letzterer Abbildung sehen wir denn auch, wie diese verschiedenartige Größe bereits in der ruhenden Zelle vorhanden ist. Wir stehen also hier bei *Zoogonus* vor derselben Gesetzmäßigkeit, die ich früher (1902) für *Polystomum* formulieren konnte, daß die Größe der Centrosomen bei diesen Objekten der Größe der aus der Teilung entstehenden Zellen proportional ist. Hier liegt der Fall noch schöner als bei *Polystomum*, da die Differenz bei einer Richtungsteilung zu beobachten ist, bei der noch dazu die Spindel selbst das ganze Ei durchzieht. Außer bei diesen beiden Trematoden ist die gleiche Erscheinung nur noch bei einem Turbellar, *Mesostomum*, von BRESSLAU (1904), beobachtet. VEJDOVSKY und MRÁZEK geben in ihrer vorläufigen Mitteilung für *Rhynchelmis* (1898) zwar auch ähnliches an, erklären es aber in der ausführlichen Arbeit (1903) für nicht gesetzmäßig. Auf die Bedeutung dieser Erscheinung für die Erklärung der inäqualen Zellteilung werden wir dann später zurückkommen. Um diesen Abschnitt zu beschließen, sei noch gesagt, daß alles für die 1. Richtungsspindel Gesagte auch

für die 2. zutrifft und die Abschnürung des Richtungskörpers in eben derselben Weise erfolgt.

2. Das Spermatozoon im Ei und die Befruchtung.

Wir hatten gesehen, daß im reifungsfähigen Ei das Spermatozoon aufgerollt neben dem Kern lag (Fig. 6, 7, 8, 11). So bleibt es unverändert liegen, bis der Kern seine Chromosomen ausgebildet hat und sich abzuplatten beginnt, um in die 1. Reifungsteilung einzutreten. Der Spermakopf gelangt nunmehr, jedenfalls durch Strömungen im Ei, mehr in dessen Centrum und liegt hier außerhalb der sich bildenden Spindel. Und nunmehr beginnt er sich zu konzentrieren, geht aus dem spiralig aufgewundenen Faden in ein kurzes gebogenes Stäbchen über (Fig. 14). Und in diesem Stadium tritt um ihn herum denn auch eine lebhafte Strahlung auf. Von einem Centrosom oder überhaupt einem Ausgangspunkt der Strahlung ist keine Spur vorhanden, sie umgibt gleichmäßig den ganzen Spermakopf (Fig. 14). Es ist sehr bemerkenswert, daß dies das einzige Stadium während des ganzen Befruchtungsvorgangs ist, in dem eine Spermastrahlung auftritt. Sie ist bereits wieder verschwunden, sobald die Reifungsspindel ausgebildet ist (Fig. 15, 16). und tritt nie wieder in die Erscheinung. Daß sie mir späterhin entgangen sei, ist ausgeschlossen, da bei den zahlreichen Eiern der betreffenden Stadien, die ich in Totalpräparaten und Schnitten untersuchte, nie eine Spur davon wahrzunehmen war, während die achromatischen Figuren der Richtungsspindeln in ungewöhnlicher Schönheit vorhanden waren. Ich möchte glauben, daß die vorübergehende Strahlung in diesem Stadium überhaupt nichts mit den Teilungsstrahlungen zu tun hat. BOVERI (1901) schlug vor, letztere als Kinosphären von andern Strahlungen zu trennen, zu denen er gerade auch die Spermastrahlung gerechnet wissen will. Dem kann ich mich hier vollkommen anschließen, zumal jede Spur von Spermacentrosomen fehlt. Ich glaube, daß die Strahlung auf diesem Stadium lediglich eine physikalische Folge der Kontraktion des Spermakopfes ist, mechanisch zu erklären wie BÜTSCHLI'S (1892) Strahlungen um Luftblasen in erstarrter Gelatine.

Während die 1. Reifungsteilung vor sich geht, liegt der homogen erscheinende intensiv färbbare Spermakopf außerhalb der Spindel im Plasma. Er erscheint bald kürzer und massiger (Fig. 15 *sp*), bald als langer, schlanker Stab (Fig. 16). So bleibt er unverändert, bis das 1. Richtungskörperchen ausgestoßen ist und die im

Ei zurückgebliebenen Chromosomen ihre Umordnung beginnen. Um diese Zeit sehen wir im Spermakopf eine Veränderung beginnen, deren Anfangsstadium, von dem ich nur dieses eine Präparat besitze, in Fig. 18 abgebildet ist. (Die achromatische Figur ist in diesem Präparat wie auch in dem Fig. 21 abgebildeten schlecht erhalten.) Der stabförmige Körper hat 2 Knickungen erlitten, zeigt mehrere körnige Anschwellungen und deutet eine beginnende Auflockerung an. Diese ist denn auch mit dem Augenblick vollzogen, in dem die 2. Richtungsspindel ausgebildet ist: Der Spermakopf wandelt sich in diesem Stadium in richtige Chromosomen um, die genau denen der 2. Richtungsspindel in Größe und Form gleichen. Die einzelnen Chromosomen sind in jedem Fall im Totalpräparat wie im Schnitt auf das deutlichste zu unterscheiden und ihre Zahl mit 5, also der richtigen reduzierten Chromosomenzahl, festzustellen. Überaus deutlich ist es in dem genau nach dem Präparat wiedergegebenen Schnitt Fig. 19 (in Fig. 20 liegt er unterhalb der Eichromosomen und ist nicht mitgezeichnet), ebenso in den Totalpräparaten Fig. 21 u. 22 zu erkennen. Im Schnitt Fig. 23 sind sie mehrfach durchschnitten und erscheinen deshalb als zahlreiche Chromatinpartikel. Die gleiche Erscheinung zeigt uns schließlich das polysperme Ei Fig. 24, das auf dem Stadium der 2. Richtungsspindel steht und 3 Spermakerne enthält, deren jeder in seine 5 Chromosomen aufgelöst ist. Auch in diesem Stadium ist keine Spur von einem Spermacentrosom vorhanden. Auf die Bedeutung dieser in solchem Maße bisher einzig dastehenden Erscheinung will ich im allgemeinen Teil zurückkommen.

Nach der Bildung des 2. Richtungskörpers liegen im Eiplasma, in dem Centrosom und Strahlungen schnell verschwinden, 5 weibliche und 5 männliche Chromosomen vom gleichen körnigen Aussehen, die sich von nun ab völlig gleich verhalten. Jedes Chromosom wandelt sich in ein großes kernartiges Bläschen um, wie dies von zahlreichen Objekten seit BÜTSCHLI (1876) bekannt wurde (Fig. 25). Jedes Bläschen enthält ein lockeres Gerüst, dem feinste chromatische Partikelchen eingestreut sind, von denen ein größeres, stäbchenförmiges das Centrum einnimmt. Diese 10 kleinen Teilkerne erfüllen fast das ganze Ei und lassen deutlich eine Sonderung in 2 Gruppen erkennen. Wir können sie auch hier als Karyomeriten bezeichnen und sie denen vergleichen, die bei *Polystomum* in viel ausgesprochenerer Form auftreten (HALKIN, 1902; GOLDSCHMIDT, 1902), und seitdem auch bei *Gyrodactylus* (JANICKI, 1903; KATHARINER, 1904)

bei *Mesostomum* (BRESSLAU, 1904) und bei *Dendrocölen* (MATTIESEN, 1904) beschrieben wurden. Jede dieser beiden Gruppen von Karyomeren verschmilzt nunmehr zu einem einheitlichen stark gelappten Kern. Beide, die wir jetzt als die Befruchtungskerne ansprechen dürfen, legen sich dicht aneinander und erfüllen den größten Teil des Plasmas. In dem in Fig. 26 abgebildeten Präparat ist der Prozeß bereits etwas weiter vorgeschritten, die Lappenform der Vorkerne nicht mehr so ausgesprochen, ihr Volumen auch bereits etwas vermindert. Die Kopulationsebene der beiden Vorkerne entspricht der spätern 1. Furchungsebene. Beide Kerne verlieren nunmehr bedeutend an Volumen und werden zu noch dicht aneinander liegenden kugligen Vorkernen, die nunmehr denen der meisten andern Eizellen gleichen (Fig. 27).

In diesem Stadium ist zum erstenmal etwas vom Furchungscentrosom zu erkennen. Ich finde es, bereits im Begriff sich zu teilen, als kleine mit Eisenhämatoxylin gebräunte — in gleicher Weise auch im Totalpräparat nachweisbare — Kügelchen, die noch durch einen feinen Strang verbunden sind und sich jedes mit einer zarten Strahlung umgeben haben. Woher sie stammen, vermag ich nicht anzugeben. Sicher sind sie bis zu diesem Stadium morphologisch nicht nachweisbar, sonst hätten sie sich schwerlich der Beobachtung entziehen können. Daß sie jetzt erst in die Erscheinung treten, geht ja auch daraus hervor, daß sie im frühesten Teilungsstadium angetroffen werden. Eine Entscheidung darüber, ob sie vom Spermatozoon abstammen, ist in diesem Fall natürlich unmöglich. Wenn es auch nach Analogie mit dem meisten Bekannten wahrscheinlich ist, so ist es doch auch ebensogut möglich, daß sie jetzt erst de novo entstanden sind.

Schließen wir, um die Darstellung des Befruchtungsvorgangs zum Abschluß zu bringen, auch gleich die Ausbildung der 1. Furchungsspindel an. Während die beiden Centrosomen, die, wie bereits oben erwähnt, von ungleicher Größe sind, mit ihren Strahlungen an die Pole rücken, bildet jeder der Vorkerne 5 von Anfang an längs gespaltene Chromosomen, die sich dann in einer Äquatorialplatte zusammenordnen (Fig. 28). Während sich nun die Spindel völlig ausgebildet und in ihrem Bau alles das erkennen läßt, was oben bei der 1. Richtungsspindel beschrieben wurde (Fig. 29), rücken die Spalthälften nach den beiden Polen auseinander. (Fig. 29, alle Chromosomen zufällig in Kantensicht.) Fig. 30 zeigt schließlich das Stadium der Tochterplatten, das nichts Besonderes bietet. Die

1. Furchungsspindel liegt in der Längsachse des Eies, entsprechend dem Gesetz von O. HERTWIG. Eine Gesetzmäßigkeit in der Anordnung der beiden Pole besteht aber nicht, d. h. die bei der Teilung entstehende kleinere Zelle liegt bald auf der Seite der Hüllmembrankerne (Fig. 29, 30), bald auf der entgegengesetzten (Fig. 28).

C. Die Embryonalentwicklung.

Literatur: Die Embryonalentwicklung der Trematoden, d. h. die Entwicklung der Embryonen im Ei bis zum Ausschlüpfen der freischwimmenden Larve, ist immer noch recht wenig bekannt, vor allem wegen der großen technischen Schwierigkeiten des Objekts. Die Grundlage unserer Kenntnisse liefert die Arbeit von SCHAUINSLAND (1883), deren Ergebnissen seitdem wenig Wesentliches zugefügt wurde. Dieser Forscher stellte vor allen Dingen die Entstehung einer Hüllmembran aus Furchungszellen fest, ferner die Ausbildung eines aus platten Zellen zusammengesetzten flimmernden Ektoderms. Erwähnenswert sind seitdem nur LEUCKART's (1894) Darstellung der Entwicklung des Leberegels, die von LOOSS (1894) über die Embryonen der *Bilharzia*, LOOSS' (1892) Darstellung der Entwicklung des *Amphistomum subelatum* sowie die genaue Schilderung des Embryos von *Distomum hepaticum* von COE (1896), ferner einige Angaben von MONTICELLI (1892) über die erste Entstehung der Hüllmembran bei *Cotylogaster michaelis*. Für die ganz andere Verhältnisse bietenden monogenetischen Trematoden liegen aus neuester Zeit die Untersuchungen von HALKIN (1902), GOLDSCHMIDT (1902 b) und KATHARINER (1904) vor.

Für die Darstellung kann man die Entwicklung in drei Perioden teilen, die ziemlich gut gegeneinander abgegrenzt sind. 1. Die Furchung und Bildung der primären Keimblätter, eine Periode, in der der Embryo nur wenig an Größe zunimmt, 2. die Sonderung des Organmaterials, eine ebenfalls durch mäßiges Wachstum ausgezeichnete Periode, in der das Zellenmaterial für die anzulegenden Organe gewissermaßen geordnet wird, und 3. die Differenzierung der Organe und die Bildung des Miracidiums, die Hauptwachstumsperiode.

1. Erste Periode: Die Furchung und Bildung der primären Keimblätter.

Die 1. Furchungsspindel liegt, wie schon erwähnt, entsprechend der HERTWIG'schen Regel in der Längsachse der Eizelle. Bei der Teilung dieser entstehen dann 2 ungleich große Zellen, wie nach der ungleichen Größe der Centrosomen jener Spindel bereits zu erwarten war. Während diese 1. Furchungsteilung vor sich geht, geben auch die beiden Hüllmembranzellen ihre polständige

Lage auf und wandern an zwei gegenüberliegende Punkte der 1. Furchungsebene, wo sie während der weitem Furchungsvorgänge auch liegen bleiben (Fig. 34). (Wenn jetzt von den Hüllmembranzellen die Rede ist, so bezieht es sich auf die Kerne mit der geringen sie begleitenden Plasmaansammlung; die membranartige Ausbreitung dieser Zellen, die den Embryo umhüllt, bleibt während der ganzen Embryonalentwicklung unverändert erhalten. In den Figuren der Taf. 8 sind die Hüllmembrankerne stets rot angegeben.) Der nächste Furchungsschritt besteht in einer Teilung der größern der beiden Furchungszellen, wieder in eine größere und eine kleinere. Die 3 Furchungszellen liegen in einer Reihe hintereinander (Fig. 34), die 3. ist beträchtlich kleiner als die beiden andern. Sie unterscheidet sich von ihnen auch in ihrer Bestimmung wesentlich, denn sie nimmt nicht weiter am Aufbau des Embryos teil, sondern geht in die Bildung der Hüllmembran ein. Wir wollen ihr Schicksal deshalb auch gleich hier erledigen. Auf einem Furchungsstadium von 6 Zellen löst sich diese Zelle, die sich nicht weiter geteilt hat, aus dem Verband der übrigen los und tritt in die Hüllmembran über (Fig. 35 *lmz*), dieser neues Material zuführend. Sie verschmilzt so vollständig mit ihr, daß sie weiterhin als Bestandteil dieser erscheint. Der Kern macht hier in der Hüllmembran noch eine Teilung durch, und jetzt hat diese ihren definitiven 4zelligen Zustand erreicht. Die ganz verschiedenartige Herkunft der 4 Kerne bleibt aber auch weiterhin deutlich an deren Struktur kenntlich. Die beiden ursprünglichen dem Dotterstock entstammenden Hüllmembran-Zellkerne behalten stets ihr dichtes chromatisches Gerüst und ihre starke Färbbarkeit, während die aus der 3. Furchungszelle hervorgegangenen Kerne viel größer werden, blasig sind und das Chromatin im wesentlichen in Gestalt eines großen Nucleolus enthalten (z. B. Fig. 38, 39). Die größere Zahl dieser Kerne, meist drei, sammeln sich während der spätern Embryonalentwicklung gewöhnlich am Vorderende des Embryos in der Hüllmembran an (Fig. 38—41). Wenn das Miracidium nahezu ausgebildet ist, verfallen sie schließlich einer Degeneration, erscheinen platt gedrückt, die Kernmembran gefaltet, die kleinen primären Hüllmembrankerne oft nur als homogene chromatische Brocken.

Kehren wir wieder zur Furchung zurück, so können wir uns über deren weitem Verlauf sehr kurz fassen. Man kann zwar die einzelnen Furchungsschritte bis zu einem Stadium von etwa 12 Zellen gut verfolgen. Ich halte es aber für überflüssig, Abbildungen davon

zu geben oder sich mit der Beschreibung des Details aufzuhalten, da eine Beziehung zu den spätern Differenzierungen im Embryo, eine prospektive Potenz der Furchungszellen, nicht festzustellen ist. Das Detail der Furchung bietet auch nicht etwa wie bei *Polystomum* durch die merkwürdige Selbständigkeit der Furchungszellen Interesse. In Fig. 35 sei als einziges Beispiel ein Sechszellenstadium wiedergegeben, dessen sämtliche Zellen sich in Teilung befinden. Die Furchung führt zu einem Haufen von etwa 12 Zellen, die zu einem einschichtigen, als Morula zu bezeichnenden Haufen zusammenlagern. Die länglich eiförmige Gestalt des Ganzen ist durch die Hüllmembran gegeben. Die Zellen dieses Stadiums sind übrigens durchaus nicht gleichartig, sind vielmehr von sehr verschiedener Größe und auch nach dem Bau ihrer Kerne zu unterscheiden. Während die großen Zellen große blasige chromatinarme Kerne mit einem einzigen großen Nucleolus besitzen, zeigen die kleinern stark färbbare Kerne mit dichtem chromatischem Gerüst.

Nunmehr beginnt die Bildung der primären Keimblätter in sehr einfacher Weise vor sich zu gehen. Von einer der eben erwähnten größern Zellen spaltet sich durch eine perikline Teilung — dieser in der Botanik vorwiegend angewandte Ausdruck ist sehr geeignet — eine große Zelle ab, Fig. 36 *iz*, die nunmehr das Centrum des Embryos einnimmt und als primäre Entodermzelle anzusprechen ist. Wenn wir es mit andern Objekten vergleichen wollen, können wir dieses Stadium als Planula auffassen. (Übrigens sei auch die Dicyemiden-Ähnlichkeit hervorgehoben.) Indem diese primäre Entodermzelle sich in 2 hintereinander liegende Zellen teilt — in Fig. 36 findet sich der Kern bereits in einem typischen Spiremstadium —, ist die Bildung der primären Keimblätter vollzogen. Ein aus 2 Zellen bestehendes Entoderm wird von einer Schicht kubischer Ektodermzellen umgeben, die sich ihrer Größe und ihrem Bau nach als verschiedenwertig erweisen (Fig. 37).

Es ist bereits gesagt, daß der Embryo bis zu diesem Stadium fast gar kein Wachstum aufweist. Dagegen erscheint er um diese Zeit in den Präparaten außerordentlich intensiv gefärbt, was besonders im ganzen Tier oder im isolierten Uterus — am lebenden Tier läßt sich diese Präparation ganz gut ausführen — hervortritt und auch bereits Looss aufgefallen war. Es rührt dies zum Teil daher, daß um diese Zeit das Plasma Kernfarbstoffe gieriger annimmt, zum Teil auch von der dichten Lagerung der Kerne in dem immerhin recht kleinen Ei. Sodann aber wird dies durch große

chromatische Kugeln hervorgerufen, die in mehr oder minder großer Zahl sich während dieser Entwicklungsperiode zwischen den Zellen des Embryos (Fig. 37 *k*) finden. Sie täuschen leicht kleine Kerne vor, sind jedoch als Stoffwechselprodukte aufzufassen. Ich vermag allerdings nicht zu entscheiden, ob es Nahrungstropfen sind, die, von der Uteruswand stammend, durch die Hüllmembran in den Embryo gelangen und hier zwischen die Zellen aufgenommen werden, oder ob es umgekehrt Excretkörper sind. Ich neige aber ersterer Ansicht zu, da sich Excretsubstanzen erst viel später in der Hüllmembran ansammeln. Genau die gleichen Dinge sind mir auch aus der Entwicklung des *Polystomum* bekannt und scheinen sich auch bei andern Distomen zu finden. Wenigstens glaube ich die Angaben von Looss (1892) für *Amphistomum* nach seinen Abbildungen so deuten zu müssen. Dieser Forscher beschrieb nämlich, daß in gewissen Entwicklungsstadien die Kerne der Dotterzellen aus diesen auswandern und dann vom Embryo aufgenommen werden. Jedenfalls handelt es sich auch dort um solche Nahrungskugeln, die außerordentlich kernähnlich aussehen.

2. Zweite Periode: Die Sonderung des Organmaterials.

Nachdem die primären Keimblätter angelegt sind, beginnt aus den vorhandenen Zellen sich das Material für die Bildung der Organe zu sondern; denn anders kann man die folgenden Vorgänge nicht bezeichnen, bei denen jede Faltung oder Einstülpung fehlt, jede Zelle, sozusagen, auf eigne Faust arbeitet. Es wurde bereits gesagt, daß die Zellen des Ektoderms nicht gleicher Art sind. Man unterscheidet größere Zellen mit blasigen chromatinarmen Kernen (Fig. 37 *grz*) von kleinern mit chromatischen Kernen und auch stärker färbbarem Plasma (*klz*). Bei genauem Studium der ganzen Embryonen — Fig. 32 stellt, wie auch die andern Abbildungen der Tafel, einen optischen Schnitt durch einen Embryo dar — erkennt man, daß die größern Zellen stets in bestimmter Zahl, nämlich 9, auftreten. Diese 9 Zellen teilen sich nicht mehr weiter, sie bilden in dieser konstanten Zahl später die Epidermis des Embryos. Die weitere Zellenvermehrung ist an die beiden Entodermzellen wie an die kleinen Zellen des Ektoderms geknüpft. Die erstern vermehren sich auf mitotischem Weg zu 10—11 Zellen, die als dichter Haufen das Centrum des unbedeutend gewachsenen Embryos einnehmen. Die großen kugligen, mit einem großen chromatischen Nucleolus ausgestatteten Kerne liegen so dicht gedrängt, daß in

dem Zellenhaufen Zellgrenzen nicht zu erkennen sind. Gleichzeitig machen nun die kleinen Zellen des Ektoderms zahlreiche perikline Teilungen durch, durch die sie kleinzelliges Material zwischen Entoderm und Ektoderm einschieben. Es geschieht dies vor allem an den beiden Polen des Embryos, während dazwischen das Entoderm in direktem Kontakt mit dem Ektoderm bleibt. Während diese Aufteilung in kleinzelliges Material vor sich geht, wachsen die 9 Epidermiszellen in die Breite, und indem alle die kleinen Zellen in die Tiefe geschoben werden, schließen sie zu der aus 9 großen platten Zellen gebildeten Epidermis des Embryos zusammen. Nur an einer Stelle, dorsal, aber nicht in der Mittellinie, sondern ein wenig nach rechts verschoben, bleiben dicht beieinander 2 oder 3 kleine Zellen innerhalb der Epidermis liegen (Fig. 38z). Auch die 9 Epidermiszellen sind bereits jetzt nicht ganz gleichartig; es bleibt vielmehr eine von ihnen, die genau das Vorderende des Embryos bezeichnet, annähernd kubisch und deutet so schon eine Besonderheit an.

Der Embryo hat nunmehr bereits ein ganz charakteristisches Aussehen. Der eiförmige Körper ist von einer fast einheitlichen Lage von 9 großen Zellen mit blasigen Kernen abgegrenzt, zwischen denen nur an einer Stelle dorsal und rechts, also unsymmetrisch, 2—3 kleine Zellen liegen. Die Mitte des von dieser Epidermis umschlossenen Raums wird von einem Haufen von etwa 10 gleichförmigen Entodermzellen ausgefüllt, und vorn und hinten findet sich eine Masse ebenfalls gleichförmiger kleiner Zellen mit dicht gedrängten stark chromatischen Kernen (Fig. 38 *hiz*). Hier und da finden sich zwischen diesen Zellen noch die erwähnten stark färbbaren Nahrungskugeln. Das Bild, das der Embryo auf diesem Stadium bietet, entspricht annähernd dem in Fig. 38 wiedergegebenen, das einen nur ein wenig weiter entwickelten Embryo darstellt, indem bereits in der vordern Zellengruppe eine Differenzierung begonnen hat.

In der vordern Gruppe von kleinen Zellen — ich gebrauche absichtlich diesen indifferenten Ausdruck, da ich den Begriff des Mesoderms hier nicht für angebracht halte — beginnt zuerst eine weitere Sonderung einzutreten. Eine Anzahl, gewöhnlich 6 größere Zellen mit größeren Kernen, legen sich zu einem einheitlichen Strang zusammen, dessen Zellen in 2 Reihen zu je dreien angeordnet sind. Der Strang zieht in gerader Linie vom Vorderende des Embryos bis zur Entodermmasse und stellt die Anlage des Vorderdarms dar (Fig. 38 *oes*). Der Rest der hier liegenden Zellen, ausgezeichnet durch kleine und stark chromatische Kerne, ordnet sich dorsal am

Vorderende des Strangs so an, daß man eine mittlere und 2 seitliche Massen abgrenzen kann (Fig. 38 *vdd*). Aus der mittlern Zellengruppe entstehen dann später Drüsenzellen, die den Mund umgeben, aus den beiden seitlichen gehen Muskeln hervor, die das Vorderende zurückziehen. Die Sonderung dieser Organe ist auf dem nicht viel ältern Stadium, das Fig. 39 von der linken Seite gesehen darstellt, noch weiter fortgeschritten. Wir sehen dorsal über dem strangförmigen Vorderdarm die Gruppe der spätern Munddrüsenzellen liegen (*mdd*), ventral und seitlich einen Strang (*retr*), der sich weiterhin zu den Retraktoren differenziert. (In der Zeichnung ist nur einer, der linke, sichtbar.) Am Vorderende sehen wir ferner zwischen der erwähnten mehr kubischen Epidermiszelle und der nächstfolgenden ventralen einen feinen Spalt entstehen, die Stelle der spätern Mundöffnung.

Auch im Entoderm beginnt jetzt eine Differenzierung in 2 Zellengruppen deutlich zu werden. 4 oder 5 vorn gelegene Zellen schließen sich zu einem einheitlichen Körper zusammen, der in einer einheitlichen Plasmamasse ohne Zellgrenzen die großen kugligen Kerne enthält, die sogleich durch ihren großen Nucleolus und den Mangel an einem Kerngerüst auffallen. Dieser Körper (Fig. 39 *da*) stellt den verdauenden Darmabschnitt, den Mitteldarm, dar. Er tritt auch am lebenden Embryo deutlich durch stärkere Lichtbrechung und einen gelblichen Ton hervor, hervorgerufen durch feine lichtbrechende Körnchen, die dem Plasma eingelagert sind. Die übrigen Entodermzellen gruppieren sich gewöhnlich paarweise, indem je 2 der großen Kerne mit deutlichem chromatischem Gerüst sich mit einem schmalen Plasmasaum umgeben (Fig. 39 *uk*). Diese Zellen sind nichts anderes als die Urgeschlechtszellen, die Keimballen der Autoren.

Auch in der hintern Masse von kleinen Zellen hat sich jetzt eine Sonderung in 2 Gruppen vollzogen, eine vordere mit größern, eine hintere mit kleinen chromatischen Kernen. Letztere schmiegt sich als schmales Band dem Hinterende der Epidermis an und ist die Anlage des Excretionsapparats (Fig. 39 *ex*). Erstere schiebt sich in Hufeisenform zwischen Epidermis und Entoderm ein (Fig. 39 *og*) und bildet die Anlage eines mir rätselhaften Organs, das im fertigen Miracidium besonders stark hervortritt. Um das Bild dieses Stadiums zu vervollständigen, sei noch hinzugefügt, daß auch die beiden kleinen Zellen innerhalb der Epidermis noch ihre Lage beibehalten haben. Da sie etwas seitlich liegen, sind sie in Fig. 39 nicht zu sehen. Damit ist diese Periode abgeschlossen, das Zellenmaterial für alle

Organanlagen ist gesondert und braucht sich nur zu den Organen umzugestalten. Zellteilungen, die bereits am Schluß dieser Periode sehr selten waren, treten jetzt gar nicht mehr auf.

3. Dritte Periode: Die Ausbildung des Miracidiums.

In dieser letzten Periode wächst der Embryo bedeutend heran und zwar wohl nur durch Flüssigkeitsaufnahme. Während vorher der von der Epidermis umschlossene Raum mit dicht gedrängtem Zellenmaterial ausgefüllt war, bildet sich jetzt zwischen jener und den Organen eine Leibeshöhle aus. Die Epidermis hat ihren Bau, die Zusammensetzung aus 8 platten Zellen, die in Fig. 42, dem Oberflächenbild eines reifen Miracidiums, deutlich zu sehen sind, nicht verändert. Die 9., das Vorderende einnehmende, Epidermiszelle tritt jetzt deutlich hervor, indem sie sich an ihrem vordersten Ende rüsselartig verlängert und über die ventral liegende Mundöffnung sich vorwölbt (Fig. 40 *rz*). Die Form dieser Rüsselzelle tritt besonders deutlich bei Betrachtung von der Dorsalseite hervor (Fig. 41 *rz*) und ist am ehesten mit einer Kürbisflasche zu vergleichen. Innerhalb des verschmälerten Teils ist eine zarte Längsstreifung zu erkennen, die von feinen muskulösen Fibrillen herrührt. Am lebenden Objekt kann man sehr schön die Bewegungen dieses Rüssels beobachten, der oft zu einer feinen Spitze ausgezogen wird.

Ventral von der Rüsselzelle bricht die spaltförmige Mundöffnung durch (Fig. 40), an die sich der Vorderdarm anlegt. Er hat noch dieselbe Strangform und besteht aus den besprochenen 2 Reihen von je 3 Zellen. Er ist jetzt mit dem verdauenden Mitteldarm verwachsen, der zunächst noch als kugliges Gebilde der dorsalen Körperwand genähert ist (Fig. 40 *da*), später aber mehr polygonal erscheint und dann durch zipflige Fortsätze sich an der Epidermis festheftet (Fig. 41 *da*). Von den erwähnten beiden Gruppen von kleinen Zellen, die das Vorderende des Embryos einnahmen, legt sich die dorsale ringförmig um den Oesophagus dicht hinter der Mundöffnung, und die Zellen, etwa 6 an Zahl, wandeln sich in birnförmige Drüsenzellen um (Fig. 40 *mär*). Die Zellen der andern Gruppe, die schon vorher rechts und links einen Strang bildeten, differenzieren sich zu einer Anzahl Muskelzüge (Fig. 40 *mu*), die von der Rüsselzelle nach der Körpermitte ziehen und das ganze Vorderende zurückziehen können. Die Urgeschlechtszellen (*ukz*) zeigen weiter keine Entwicklung, bilden also nicht, wie z. B. bei *Distomum hepaticum*, bereits im Miracidium junge Embryonen aus.

Im Hinterende wandelt sich die erwähnte bandförmige Anlage (Fig. 39 *ex*) in das Wassergefäßsystem der Larve um. Von einem unpaaren Abschnitt, der hinten mit der Epidermis in Zusammenhang bleibt, sondern sich 2 nicht weit nach vorn ziehende Schenkel. Der unpaare Abschnitt bildet eine Art von Excretionsblase (Fig. 40 *abl*), die beiden Schenkel höhlen sich zu Wassergefäßen aus; aber nur an dem blinden Ende des einen, ein wenig längern, ist eine Wimperflamme nachzuweisen (Fig. 41 *fl*). Es ist dies gegenüber den Beobachtungen an andern Miracidien entschieden merkwürdig, ich konnte aber mit bestem Willen am lebenden Objekt nie mehr als eine unsymmetrische Wimperflamme entdecken. Abweichend von andern Trematoden, besonders *Distomum hepaticum*, ist ja auch die unpaare Ausmündung am Hinterende mittels einer Excretionsblase, während dort 2 getrennte Kanäle jederseits an der Seite des Körpers ausmünden. In die Bildung dieses Excretionsapparats gehen übrigens nicht sämtliche Zellen der bandförmigen Anlage ein. Einige wenige, höchstens drei, lösen sich vielmehr los und werden zu spindelförmigen Parenchymzellen, die sich der Epidermis dicht anlegen (Fig. 40 *pa*).

Wir haben nunmehr noch jener hufeisenförmigen Gruppe relativ großer Zellen zu gedenken, die sich hinter dem Entoderm fand (Fig. 39 *og*). Diese bildet sich zu einem bedeutenden Körper um, in dessen plasmatischer Masse die Kerne dicht gedrängt ohne erkennbare Zellgrenzen liegen. Der Körper sondert sich in einen dorsalen und ventralen Schenkel (Fig. 41 *og* u. *og*₁), wird also, sozusagen, ringförmig und faßt dann gewöhnlich eine Gruppe von Keimzellen zwischen sich (Fig. 41). Nach vorn und hinten, ventral wie dorsal, befestigt er sich mit zipfelförmigen Fortsätzen, die weit nach vorn reichen können, an der Epidermis. Wie gesagt, weiß ich über die Bedeutung dieses Organs nichts zu sagen. In meiner vorläufigen Mitteilung hatte ich es als Excretionskörper zu dem Excretionsorgan gerechnet. Inzwischen habe ich mich aber überzeugt, daß es von diesem völlig unabhängig ist. Denkbar wäre, daß es die Grundlage für die Entstehung weiterer Keimzellen bilde; dagegen spricht aber einmal die Form, sodann aber die Unwahrscheinlichkeit, daß diese aus ganz verschiedenen Anlagen, um nicht zu sagen verschiedenen Keimblättern, entstehen. Schließlich könnte man an das Nervensystem denken, wofür die Form des Organs etwas spräche. Merkwürdig wäre aber dann die Lage im Hinterende des Embryos wie die Größe der ganzen Bildung und die gemeinsame Entstehung mit dem Excretionsorgan. Sodann glaube ich ein anderes Gebilde

als Ganglion der Larve ansehen zu müssen. Wenn die Ausbildung des Miracidiums beginnt, wandern die erwähnten 2 oder 3 Zellen, die innerhalb der Epidermis lagen (Fig. 38 *z*) aus dieser aus und liegen nun als ein bohnenförmiger Körper dicht unter der Epidermis dorsal und etwas nach rechts verschoben vom Darm (Fig. 40 *g*). Ich glaube hierin das larvale Ganglion sehen zu sollen, wenn auch auf Schnitten nichts von einer Punktsubstanz nachzuweisen ist. Da unserm Miracidium kein Augenfleck zukommt, so fehlt der wichtigste Anhaltspunkt für die Lage des Nervensystems. Ich muß also vor der Hand auf eine Deutung jenes Organs verzichten, bis sich sein weiteres Schicksal feststellen läßt. Dazu wäre es nötig, den Zwischenwirt aufzufinden, was mir aber noch nicht gelang.

Es ist nur noch wenig hinzuzufügen, um den Bau des fertigen Miracidiums zu erschöpfen. Nachdem alle diese Differenzierungen nahezu vollendet sind, tritt auf der ganzen Körperoberfläche ein gleichmäßiges Flimmerkleid von langen Wimpern auf, die lebhaft schlagen. Auf den den Abbildungen zu Grunde liegenden gefärbten Präparaten ist nichts mehr davon zu sehen, dagegen sieht man die Wimpern außer am lebenden Objekt sehr schön an Eisenhämatoxylin-schnitten. Der ganze Embryo ist außerordentlich beweglich und elastisch, und im herauspräparierten Uterus kann man oft mit zusehen, wie er sich innerhalb der Hüllmembran herumdreht, so daß das Vorderende da liegt, wo vorher das Hinterende war. Die Hüllmembran ist am einen Ende gewöhnlich sackartig ausgebuchtet und enthält hier eine in frischem Zustande stark lichtbrechende Detritusmasse (Fig. 42 *detr*), wohl Excretprodukte des Miracidiums. Das reife ins Wasser gelangte Miracidium sprengt schließlich die Hüllmembran und schwimmt lebhaft umher.

III. Allgemeiner Teil.

Es sollen nunmehr einige Punkte aus den vorstehend geschilderten Tatsachen, die mir allgemeinem Interesses wert erscheinen, kurz im Zusammenhang besprochen werden, und zwar beginne ich mit den Beziehungen von

A. Dotterkern und Spiremstadium.

Die neuern Untersuchungen über die Vorgänge der Eireifung der Metazoen haben uns vor allem gelehrt, daß in der langen Ruhe- resp. Wachstumsperiode, die den Reifeteilungen vorangeht, im Kern

wie im Plasma der Eizelle wichtige Veränderungen vor sich gehen, die zu einer völligen Umgestaltung der Organisation führen. Die Untersuchungen über diese morphologischen Veränderungen sind vor allem an die Namen RÜCKERT (1892), BORN (1894), CARNOY u. LEBRUN (1897) geknüpft. Auf die umfangreiche Literatur über den Gegenstand brauche ich nicht weiter einzugehen, da sie neuerdings von LUBOSCH (1902) zusammengefaßt wurde. Zur Orientierung dienen außer den erwähnten die Arbeiten von FICK (1899), v. WINIWARTER (1900), GIARDINA (1901). Im allgemeinsten geht aus allen diesen Untersuchungen hervor, daß in jener Entwicklungsperiode der Eizelle das Chromatin des Kerns eine bedeutende Umgestaltung erfährt. Es treten z. B. verschiedene Generationen chromatischer Nucleolen auf, die unter den merkwürdigsten Verwandlungen wieder verschwinden, bis das Material für die Reifungschromosomen herausgearbeitet ist (Amphibien). Oder aber es finden außerdem besondere Zusammenziehungen des Kerninhalts statt, die man dem Synapsis-stadium der Spermatogenese verglich (Insecten, Säugetiere), oder es bleibt ein Spiremstadium erhalten, dessen chromatisches Material die merkwürdigsten Umwandlungen durchmacht (Selachier). Hand in Hand mit diesen Vorgängen gehen Veränderungen im Plasma, Auftreten besonderer Substanzen, die mit der Dotterbildung zusammenhängen, das Auftreten von Chondromiten, wie es kürzlich aufs schönste bei *Cynthia* von BLUNTSCHLI (1904) nachgewiesen wurde, oder die Bildung eines Dotterkerns. Ein Verständnis für diese Erscheinungen konnte bisher noch nicht erlangt werden. Man hat sie in Analogie mit vegetativen Prozessen anderer Zellen mit der Dotterbildung in Zusammenhang gebracht, hat die beiden Vorgänge aber auch als nur nebeneinander herlaufend angesehen, hat sogar hier das Wesentliche der Chromatinreduktion finden wollen. Eine ganz abweichende Auffassung ist neuerdings von LUBOSCH (1902) formuliert worden. Nach ihm wird bei Beginn der Wachstumsperiode durch außergewöhnliche Nahrungszufuhr eine Kernteilung ausgeschaltet, und das Chromatin bleibt auf dem Spiremstadium stehen. „Da jede Zellteilung sonst eine Vermehrung des Chromatins bedingt, so bedeutet die Ausschaltung der Teilung einen Verlust an Chromatin für den Kern, während zugleich die gestörten Ernährungsverhältnisse seiner Umgebung auf ihn einwirken.“ Zum Zweck der Ernährung des Chromatins detachieren sich besondere Elemente, nehmen an der Peripherie von außen neue Stoffe auf und fügen sie nach bestimmten Umwandlungen dem Chromatin in fädiger Form neu zu. Der

Funktion nach habe ich somit am Chromatin das Idiochromatin und das Trophochromatin unterschieden, die für gewöhnlich in den Chromosomen vereinigt sind, sich aber dann trennen, wenn die Erbmasse unter schlechtere Ernährungsbedingungen gestellt ist, so daß die trophochromatische Substanz dann gleichsam als Lunge des Keimbläschens tätig wäre.“ „Stoffwechselprodukte des Kerns, Abspaltungsprodukte der Nucleinsäure treten in gelöstem Zustand ins Cytoplasma, um zur Dotterbildung verwendet zu werden.“ Die beiden Substanzen des Zellkerns erscheinen nur während der Eireifung getrennt und vereinigen sich dann wieder.

Ich selbst bin zu ganz andersartigen Anschauungen über diese Vorgänge gelangt, die mir in den hier vorliegenden Beobachtungen an *Zoogonus* eine weitere Stütze zu finden scheinen. Ich habe vor kurzem im Anschluß an Untersuchungen an lebhaft funktionierenden Gewebezellen und in Übereinstimmung mit SCHAUDINN'S jüngerer Auffassung der Protozoenzelle eingehend ausgeführt (GOLDSCHMIDT, 1904), daß wir die tierische Zelle als prinzipiell doppelkernig auffassen müssen, eine Organisation, die in der verschiedensten Weise zum Ausdruck kommt. Da es sich um einen somatischen und propagatorischen Kern handelt oder diesen entsprechende Kernsubstanzen, so tritt diese Trennung vor allem in lebhaft funktionierenden Zellen zutage. Solche sind aber auch die Eizellen im Wachstumsstadium und während der Dotterbildung. In die Reduktionsteilungen wie in die Befruchtungsvorgänge geht nun nur der die Vererbung bedingende Kern resp. sein Chromatin, das Idiochromatin von LUBOSCH, ein. Den Reifungsteilungen muß also bei Samen- wie bei Eizellen eine Trennung der beiden Kernarten vorangehen. In der Samenreifung geschieht dies durch Bildung von Mitochondrien und Nebenkern, wie in jener Arbeit näher ausgeführt ist, bei der Eireifung sind es jene hier besprochenen Vorgänge, die die Trennung herbeiführen. Alle bisher bekannt gewordenen Tatsachen scheinen mir in Übereinstimmung mit dieser Auffassung zu stehen. Machen die betreffenden Eizellen gleichzeitig eine lebhaftere Dotterbildung durch, so werden die Vorgänge besonders klar, weil dann der somatische Kernteil in seiner typischen Funktion in die Erscheinung tritt.

Die Wachstumsvorgänge beginnen gewöhnlich mit einem Spiremstadium, das außerordentlich lang anhält. Man nimmt gewöhnlich an, daß es das Spirem der letzten Ovogonienteilung sei, ohne, mit wenigen Ausnahmen, dies direkt beobachten zu können. Auch bei *Zoogonus* zeigen alle jungen Ureier ihre Kerne in diesem Stadium,

ohne daß Beziehungen zur Teilung zu finden wären. Ich glaube auch gar nicht, daß solche vorhanden sind, sondern bringe das Spirem mit Stoffwechselvorgängen in Beziehung. Es sind ja genügend Fälle bekannt, in denen der Zellkern während der Zellfunktion das Chromatin in Form eines Spirems oder sogar von Chromosomen zeigt (Verdauende Zellen von *Drosera* nach HUIE [1897]). Während des Spiremstadiums geht, wenn ein solches lange anhält, die Trennung der beiden Kernanteile vor sich. Ist dies richtig, so muß mit Beendigung des Spiremstadiums somatischer und propagatorischer Kern gesondert in die Erscheinung treten. Und in der Tat, sobald das Spirem verschwindet, wird auch auf der Kernoberfläche die chromatische Substanz ausgeschwitzt, die sich später zum Dotterkern verdichtet. Nun beginnt das Wachstum der Eizelle, gefördert durch die Anwesenheit des somatischen Kerns in verteilter Form im Plasma. Der Kern, dessen Chromatin in die typische Ruheform des Keimbläschens übergeht, enthält jetzt nur noch Idiochromatin, den propagatorischen Kernanteil, der ohne Rest später in die Reifungschromosomen aufgeht.

Daß die angenommene Trennung während des Spiremstadiums sich auch in dessen Struktur ausprägen muß, unterliegt keinem Zweifel. Es fällt auch sofort das bürstenartige Aussehen des Spiremfadens auf. Zur genauen Verfolgung der Vorgänge ist jedoch das Objekt zu klein. Sie liegt uns aber für das Selachier-Ei von RÜCKERT (1892) vor, dessen interessante Ergebnisse die bedeutende Aktivität während dieses Stadiums beweisen.

In gleicher Weise sind die Nucleolengenerationen des Amphibien-Eies zu deuten, die hier das dauernde Spiremstadium vertreten. LUBOSCH traf hier sicher mit der Unterscheidung von Idiochromatin und Trophochromatin den Kern der Sache. Die oben skizzierten weiteren Vorstellungen, die er daraus ableitet, scheinen mir aber nicht haltbar. Wenn LUBOSCH es auch leugnet, so liegen doch genügende Angaben vor, die einen Austritt von geformten Substanzen aus dem Kern in das Plasma während jener kritischen Periode beweisen. Insbesondere liegen solche Angaben in Menge für funktionierende Drüsenzellen vor (s. MONTGOMERY [1899]), die ohne weiteres mit Eizellen in Dotterbildung zu vergleichen sind. Für das Prinzip der Auffassung wird aber auch nichts geändert, wenn der Durchtritt der trophochromatischen Substanz in gelöster Form erfolgt und dann erst im Plasma wieder als Dotterkern etc. niedergeschlagen wird. Idio- und Trophochromatin vereinigen sich eben später nicht wieder,

die Umwandlungsprozesse führen die dauernde Trennung der beiden, die Doppelkernigkeit repräsentierenden Substanzen herbei, sie arbeiten die reine Vererbungskernsubstanz heraus, die dann in irgend einer Form bis zu den Reifungsteilungen ruht, während das Material des trophischen Kerns ins Plasma geschafft wird, um hier dessen Riesenzwachstum (s. Insecten-Ei) und der Dotterbildung vorzustehen. Analog andern lebhaft funktionierenden Zellen verteilt sich dann die betreffende Kernsubstanz unter der Form eines Chromidialapparats und verbraucht sich während der Dotterbildung. Wird gar kein Dotter gebildet, wie z. B. hier bei *Zoogonus*, dann erhält sich der trophische Kern als Dotterkern (und hier auch die ihm zugehörenden Stäbchen) bis zum Beginn der Embryonalentwicklung unverändert. Es ist schließlich auch der Fall denkbar und, glaube ich, auch verwirklicht, daß die Trennung bis zu den Reifungsteilungen innerhalb des Kerns nur vollzogen bleibt. Es geht dann nur ein Teil des Chromatins in die Reifungschromosomen ein, das Idiochromatin, ein Teil gelangt ins Plasma, um dort zu Grunde zu gehen, das Trophochromatin. So deute ich z. B. den sog. Nucleolus des *Myzostoma*-Eies. Wir halten also auch auf Grund der Erfahrungen an *Zoogonus* daran fest, daß alle jene merkwürdigen Erscheinungen, die die heranwachsende Eizelle zeigt, Spiremstadium wie Nucleolengenerationen, Mitochondrien und Dotterkernbildung, alle der Ausdruck ein und derselben Organisationsgesetzlichkeit der tierischen Zelle, der Doppelnatur des Zellkerns, sind.

B. Der Reduktionsvorgang.

Der Reduktionsvorgang, wie er hier für die Eireifung von *Zoogonus* geschildert wurde, ist von solcher schematischer Einfachheit, daß man zunächst stutzig wird und an der Richtigkeit der Beobachtungen zweifeln möchte. Denn so viele Modifikationen dieser Vorgänge bisher beschrieben wurden, niemals noch wurde meines Wissens ein klarer Reduktionsvorgang bekannt, der ohne Komplikationen dem von WEISMANN auf Grund theoretischer Überlegungen geforderten Schema entspräche.¹⁾ Und doch kann an der Richtigkeit meiner durch zahlreiche Präparate aller Stadien belegten Beobachtungen kein Zweifel sein. Es genügte allein schon das Anfangsstadium

1) Zusatz bei der Korrektur. Kürzlich veröffentlichte H. PRANDTL (in: Biol. Ctrbl. 1905) eine vorl. Mitt. über im hiesigen Institute ausgeführte Untersuchungen, die auch bei einem Infusor, *Didinium*, den gleichen primitiven Reduktionsvorgang ergaben.

und das Endresultat, um mit Notwendigkeit den Vorgang so zu erschließen, wie er auch wirklich beobachtet wurde. Die längs gespaltenen Chromosomen aa bb cc dd etc. werden in der 1. Reifungsteilung in a b c d a b c d verteilt, und in der 2. dann a c von b d getrennt, in der 2. Reifungsteilung also wirklich ganze Chromosomen getrennt. Es ist gewiß merkwürdig, daß der Vorgang in dieser Einfachheit so selten aufzutreten scheint. Bei Trematoden scheint er allerdings auch sonst so vorzukommen, wie ich aus meinen allerdings nicht lückenlosen Beobachtungen an *Polystomum* schließe. Wie in so vielen andern Fällen, so sind eben auch hier die Mittel, mit denen in der Natur ein und dasselbe Ziel, hier die Elimination ganzer Chromosomen, erreicht wird, verschieden.

Wenn wir die Tatsachen der Reduktion überblicken, so zeigt sich eine steigende Komplikation und Erschwerung der Deutung mit dem Zurückverlegen des Reduktionsvorgangs in Form einer Pseudoreduktion. Dem hier behandelten einfachsten Fall der Trennung ganzer Chromosomen ohne jede Komplikation während einer Reifungsteilung — ob Prä- oder Postreduktion, ist für das Prinzip gleichgültig — steht am nächsten der Fall von *Ophryotrocha* (KORSCHULT, 1895), wo zunächst die Normalzahl der Chromosomen auftritt, durch paarweises Aneinanderlegen dann die Vierergruppen und somit die Pseudoreduktion herbeigeführt wird. Daß die später zu trennenden Chromosomen dann eine Zeit lang miteinander zusammenhängen, ist hier unwesentlich, gibt aber schon Schwierigkeiten, wenn der Zusammenhang von Anfang an in Form von Vierergruppen in reduzierter Zahl besteht. Auch hier ist aber das Verständnis des Vorgangs noch einfach, wenn die spätere Trennung der Chromosomen durch die berühmte Querteilung klar ist wie bei *Cyclops* (RÜCKERT, 1894; HÄCKER, 1893). Am schwierigsten wird aber der Fall, wenn die Pseudoreduktion durch Chromosomenkonjugation erfolgt, wie dies neuerdings für die viel umstrittenen Wirbeltiere (MONTGOMERY, 1903; SCHREINER, 1904) und die höhern Pflanzen angenommen wird (STRASBURGER, 1904). Das Verständnis ist dann aus den Reifungsteilungen selbst unmöglich zu erlangen, basiert auf der Kenntnis der vorhergegangenen Chromosomenkonjugation (MONTGOMERY). Gerade dieser schwierigste Fall aber ist es, an den sich auf Grund von SUTTON's theoretischen Auseinandersetzungen (1902) die wichtigsten Fragestellungen der Zukunft anschließen werden.

Von KORSCHULT u. HEIDER (1903) ist neuerdings eine Einteilung

der Reifungsvorgänge in den eumitotischen und pseudomitotischen Typus gegeben worden. Der eumitotische Typus wäre der hier zuletzt als komplizierteste benannte, bei dem die Reifeteilungen selbst nach Art der gewöhnlichen Mitose verlaufen. Nehmen wir, was nach den neusten Ergebnissen der Zoologie wie Botanik sehr wahrscheinlich ist, an, daß bei diesem Typus die Pseudoreduktion tatsächlich in Form der Chromosomenkonjugation vor sich geht, so bezeichnen wir den Typus besser als den Konjugationstypus, da in diesem Vorgang ja das Wesentliche des ganzen Prozesses beruht. KORSCHOLT'S pseudomitotischer Typus wäre mit einem Teil seines eumitotischen Typus zum Tetradentypus zu vereinigen, charakterisiert dadurch, daß die zu trennenden ganzen Chromosomen in längs gespaltener Form sich zu Vierergruppen zusammenlegen. Je nachdem die Zusammenlegung nebeneinander oder hintereinander erfolgt, geschieht dann der Reduktionsvorgang durch eine eumitotische oder pseudomitotische Teilung.¹⁾ Das Ausschlaggebende ist aber die Tetradenbildung aus 2 ganzen Chromosomen. Ein besonderer Unterfall des pseudomitotischen Tetradentypus wäre dann die nachträgliche Tetradenbildung bei *Ophryotrocha*, *Helix* u. a. Der einfachste, dem Schema entsprechende Typus wäre schließlich der bei *Zoogonus* verwirklichte, ohne Pseudoreduktion, der Primärtypus. Oder in Form einer Tabelle:

Keine Pseudoreduktion, im Kern Normalzahl von Chromosomen, die bei einer der Reifungsteilungen ganz verteilt werden	Primärtypus (<i>Zoogonus</i>)										
Pseudo- reduktion, d. h. im Kern halbe Chromosomen- zahl	<table style="border-collapse: collapse;"> <tr> <td style="padding-right: 10px;">In Form von Tetraden, die durch</td> <td style="font-size: 3em; padding-right: 10px;">{</td> <td style="padding-right: 20px;">Aneinanderlegen ganzer Chromosomen entstanden sind</td> <td style="padding-right: 20px;">eumitotischer (<i>Ascaris</i>)</td> <td rowspan="2" style="font-size: 3em; padding-left: 10px;">}</td> <td rowspan="2" style="padding-left: 10px;">Tetraden- typus</td> </tr> <tr> <td></td> <td></td> <td style="padding-right: 20px;">Nebeneinanderlegen ganzer Chromosomen entstanden sind</td> <td style="padding-right: 20px;">pseudomitotischer (<i>Cyclops</i>)</td> </tr> </table>	In Form von Tetraden, die durch	{	Aneinanderlegen ganzer Chromosomen entstanden sind	eumitotischer (<i>Ascaris</i>)	}	Tetraden- typus			Nebeneinanderlegen ganzer Chromosomen entstanden sind	pseudomitotischer (<i>Cyclops</i>)
In Form von Tetraden, die durch	{	Aneinanderlegen ganzer Chromosomen entstanden sind	eumitotischer (<i>Ascaris</i>)	}	Tetraden- typus						
		Nebeneinanderlegen ganzer Chromosomen entstanden sind	pseudomitotischer (<i>Cyclops</i>)								
	<table style="border-collapse: collapse;"> <tr> <td style="padding-right: 10px;">Nicht in Form von Tetraden, durch zweier Chromosomen entstanden</td> <td style="padding-right: 10px;">Konjugation</td> <td style="padding-right: 10px;">Konjugationstypus (Wirbeltiere, Pflanzen)</td> </tr> </table>	Nicht in Form von Tetraden, durch zweier Chromosomen entstanden	Konjugation	Konjugationstypus (Wirbeltiere, Pflanzen)							
Nicht in Form von Tetraden, durch zweier Chromosomen entstanden	Konjugation	Konjugationstypus (Wirbeltiere, Pflanzen)									

C. Das Verhalten des Spermatozoons im Ei.

In meinen Untersuchungen über die Eireifung etc. bei *Polystomum* hatte ich die Aufmerksamkeit auf ein eigenartiges Verhalten des

1) Ein Unterfall des Tetraden-Typus wäre auch der von HÄCKER (in: Festschr. f. WEISMANN 1904) neuerdings aufgestellte Symmixis-Typus.

Spermatozoons innerhalb der Eizelle gelenkt. Dasselbe wandelte sich nicht einfach durch Anschwellen in einen bläschenförmigen Kern um, sondern fand sich zur Zeit der 2. Reifungsspindel in einem Spiremstadium und machte dann gemeinsam mit dem Eikern die typischen Anaphasen durch, die dort besonders ausgeprägt sind. Seitdem vermochte BRESSLAU (1904) das gleiche Verhalten bei *Mesostomum* festzustellen, ohne aber näher auf den Gegenstand einzugehen. Hier bei *Zoogonus* ist nun der gleiche Fall vorliegend, noch interessanter dadurch, daß zur Zeit der 2. Richtungsspindel das Spermatozoon sich in richtige Chromosomen umwandelt, die dann gemeinsam mit den Eichromosomen die Anaphasen zum Ruhekern durchmachen. Daß gleichwertige Vorgänge auch sonst vorkommen, geht aus den Angaben über eine Zusammensetzung des Spermakerns aus einzelnen Bläschen hervor, von denen eine Anzahl in meiner *Polystomum*-Arbeit aufgeführt sind.

Die Deutung dieses Vorganges betreffend, kann ich zunächst wiederholen, was ich für *Polystomum* schrieb: „Die bekannten Versuche von O. und R. HERTWIG (29), BOVERI (5) u. A. haben gezeigt, daß kernlose Eifragmente sich normal weiterentwickeln, wenn sie befruchtet werden, daß also dem Spermatozoon die Fähigkeit der selbständigen Teilung unabhängig vom Eikern zukommt. BOVERI (4) nimmt danach an, daß das Spermatozoon an sich ein teilungsfähiger Kern ist, der nur durch den Mangel an Protoplasma gehemmt ist. Für den Eikern sieht er dagegen die gleiche Hemmung in der rudimentären Beschaffenheit seines Centrosoms und schließt, daß bei dem Befruchtungsvorgang diese beiden Hemmungen sich gegenseitig beseitigen, ein Schluß, der durch die erwähnten Experimente über die „Karyokinese des Spermakerns“ (DOFLEIN [13]) fest gestützt erscheint. Und auf diese Auffassung weisen die oben beschriebenen Tatsachen in erhöhtem Maße hin, weil es sich hier um Vorgänge handelt, die durchaus normalerweise in der Entwicklung auftreten.

Wir nehmen also mit BOVERI an, daß der Samenkern ein gewöhnlicher Kern ist, der der selbständigen Teilung fähig ist, sobald er von Protoplasma umgeben ist, das ihm die Entwicklung seines Teilungsapparats erlaubt. Bei dem normalen Befruchtungsvorgang ist mit dem Eintritt des Spermatozoon in das Ei diese Möglichkeit gegeben, und das Spermatozoon beginnt seine Teilung. Bei *Polystomum* war dies aus den Veränderungen der chromatischen Substanzen zu entnehmen, bei andern Objekten würde ein genaues Verfolgen dieser Vorgänge vielleicht Entsprechendes zeigen. Jedenfalls läßt sich die

nach Eintritt des Spermatozoons gewöhnlich erfolgende Teilung des Spermacentrosoms auch in diesem Sinne deuten, ohne teleologische Beziehung auf die Furchungsteilung. Wie wir gesehen haben, wird nun die Teilung des Spermakerns an einem bestimmten Punkte sistiert und wieder rückgängig gemacht. Dies kann aber nur die Folge einer Wirkung des Eikerns sein, da ja das Experiment gezeigt hat, daß der Spermakern seine Teilung ausführt, wenn der Eikern gelähmt oder entfernt ist. Es würde sich dann noch die Frage erheben, warum diese Wirkung des Eikerns erst eintritt, wenn der Teilungsvorgang im Samenkern schon begonnen hat. Der Grund hierfür wäre darin zu suchen, daß bis zu jenem Punkte der Eikern mit der Bildung der Richtungskörper beschäftigt war, woraus sich ergeben würde, daß bei Eiern, die erst nach der Bildung der Richtungskörper befruchtet werden, derartige Vorgänge nicht auftreten können.“

Ist die Deutung jener Vorgänge als eine beginnende Teilung des Spermakerns richtig, und daran scheint mir nicht zu zweifeln, so ist dies auch noch in anderer Hinsicht interessant. Wenn das Spermatozoon ins Ei eingedrungen ist, liegt es zunächst unverändert im Plasma. Das Vorhandensein von Plasma genügt ihm also nicht, um seine Teilung zu beginnen, das Plasma muß in bestimmtem Zustand sein. Und dieser Zustand ist zweifellos der gleiche, der auch dem Eikern gestattet, in die Mitose einzutreten. Denn mit dem Beginn der Auflösung des Eikerns beginnt auch das Spermatozoon sich zu konzentrieren und seine Chromosomen auszubilden. DELAGE (1901) glaubte diese Reife durch das Austreten des Kernsafts aus dem Kern bedingt. Das Spermatozoon erhielt dadurch das nötige Wasser, um zum männlichen Vorkern anzuschwellen. So einfach ist jedenfalls der Vorgang nicht. Wodurch wir jenen Zustand hervorgerufen denken müssen, bleibt uns zunächst rätselhaft, ebenso wie die Unreife oder die Überreife des Plasmas. Sobald nun der Spermakern seine Chromosomen gebildet hat, hat der Eikern die Reifungsteilungen vollzogen, und nun tritt ein deutlicher Einfluß der Eichromosomen auf die Spermachromosomen ein, die, ohne eine Teilung durchgemacht zu haben, durch richtige Anaphasen in den Ruhekern übergeht. Der Effekt, den der Eikern ausübt, ist also der gleiche, wie er durch Einwirkung von Chloralhydrat auf die Zelle erzielt wird. Hier beruht aber die Wirkung — die Rückbildung der Chromosomen zu Ruhekernen (NĚMEC, 1904 etc.) — auf einer Lähmung des Plasmas, das zur Teilungsfigur unfähig wird. Sollte auch hier bei

dem normalen Geschehen nicht der Eikern, sondern der nach dessen Teilungen eintretende Plasmazustand die Rückbildung der Spermachromosomen zum Ruhekern bedingen?

D. Centrosom und inäquale Zellteilung.

Ich wies im Text bereits ausführlich darauf hin, daß bei *Zoogonus* ebenso, wie ich es für *Polystomum* zuerst beschrieb, die Größe der Centrosomen der Größe der bei der Teilung entstehenden Zellen proportional ist. Mit *Mesostomum*, das nach den kurzen Angaben von BRESSLAU (1904) cytologisch den Trematoden sehr nahe steht, sind dies die einzigen mir bekannten Fälle einer solchen Erscheinung. Denn für *Rhynchelmis* haben VEJDOVSKY u. MRÁZEK (1903) die diesbezüglichen Angaben ihrer vorläufigen Mitteilung modifiziert. Ohne Zweifel ist diese Heterocentrie für das mechanische Verständnis der Wirkung der Centren von großem Interesse und besonders für die diesbezüglichen Ansichten BÜTSCHLI'S (1876, 1903) von Belang. Daß in unserm Fall die Heterocentrie die Ursache und nicht etwa eine nachträgliche Folge der inäqualen Teilung ist, geht daraus hervor, daß, wie oben beschrieben wurde, die beiden Centrosomen von Anfang an die ungleiche Größe aufweisen, also die von BOVERI (1901) postulierte „differentielle Centrosomenteilung“ vorliegt.

Aus diesem Vorkommen können wir in bezug auf die Erklärung der inäqualen Zellteilung lernen, daß das gleiche Resultat auf den verschiedensten Wegen erreicht werden kann. Denn während hier die Heterocentrie die inäquale Teilung bedingt bei sonst ganz gleichpoliger und die Zelle gleichmäßig durchsetzender Teilungsfigur, sind in andern Fällen, wie z. B. in den *Ascaris*-Blastomeren, wir genötigt, uns mit dem Begriff der Heterodynamie (ZIEGLER, 1898) bei morphologischer Gleichheit der Centren zu begnügen. Aber auch CONKLIN'S (1894, 1899) Erklärung durch die mehr oder weniger excentrische Lage der Spindel und das so gegebene Wirkungsareal der Centren trifft zweifellos für viele Fälle, z. B. die meisten Richtungsspindeln, das Richtige, während die Unmöglichkeit ihrer Allgemeingültigkeit durch die die ganze Eizelle durchziehenden Richtungsspindeln von *Polystomum*, *Gyrodactylus*, *Mesostomum*, *Zoogonus* bewiesen wird. Das gleiche gilt für die Bedeutung des Deutoplasmas für die inäquale Teilung nach BALFOUR (1880) und O. HERTWIG (1893), zweifellos für manche Fälle, z. B. das Froschei, maßgebend, für unzählige andere aber belanglos, wie von JENNINGS (1897), ZUR STRASSEN (1898), WILSON (1900) ausgeführt wurde.

Wenn wir uns also die bisher wahrscheinlich gemachten Ursachen der inäqualen Zellteilung zusammenstellen, so sind es:

- I. Bei homodynamischen Centren
 - a) excentrische Lage der Spindel (nach CONKLIN, 1899, durch Plasmaströmungen hervorgerufen),
 - b) ungleiche Dotterverteilung.
- II. Bei heterodynamischen Centren
 - a) eine ungleiche Wirkungskraft der Centren ohne morphologisch-sichtbaren Ausdruck oder indirekt an den Sphären erkennbar (vielleicht bei MARCELLA BOVERI, 1903),
 - b) ungleiche Größe der Centrosomen (Heterocentrie).
- III. Bei gänzlichem Fehlen der Centren

Formverhältnisse der Spindel, wie aus HARTMANN'S Untersuchungen an Dicyemiden (1904) zu entnehmen ist.

E. Die Hüllmembran und das Ektoderm der Trematoden.

Seit SCHAUINSLAND'S (1883, 1885) grundlegenden Untersuchungen über die Entwicklung der Trematoden und Cestoden bildete die in der Entwicklung dieser Plattwürmer auftretende Hüllmembran stets ein Hindernis für das Verständnis der Keimblätter dieser Formen. Denn nach SCHAUINSLAND stammte die Hüllmembran von Furchungszellen ab, die sich lösten und den Embryo umwuchsen und so gewissermaßen ein vergängliches 1. Ektoderm lieferten. Erhöht wurde die Schwierigkeit dann aber noch dadurch, daß SCHAUINSLAND beobachtete, daß das bei den Trematoden später gebildete aus platten Zellen zusammengesetzte Ektoderm ebenfalls beim Ausschlüpfen des Embryos abgeworfen wurde. Daraus leitete sich dann die Vorstellung ab, daß diese Würmer zeitlebens kein Ektoderm besitzen, eine Vorstellung, die embryologisch noch immer nicht widerlegt wurde, wenn dies auch auf histologischem Wege durch BLOCHMANN (1896) u. A. geschah.

Was nun zunächst die Hüllmembran angeht, so ist diese Bildung kürzlich im Vergleich mit der Rhabdocölen-Entwicklung von BRESSLAU (1904) diskutiert worden, dessen Ansichten ich mich mit einer kleinen Modifikation anschließen kann. Auch in den Sommeriern von *Mesostomum* wird eine Hüllmembran gebildet, die mit Sicherheit aus den Dotterzellen hervorgeht. Die Ursache dieser Bildung sieht BRESSLAU in der Notwendigkeit, die Nahrungssubstanzen aus der Nährflüssigkeit des Uterus zu beziehen, wozu eine

osmotische Membran erforderlich ist. Die ursprünglichen Dotterzellen, die aber keine Dottersubstanzen mehr enthalten, übernehmen diese Funktion, bilden das osmotische Organ. Daran anschließend glaubt BRESSLAU auch SCHAUINSLAND'S Angaben über die Hüllmembran-Entstehung anzweifeln zu müssen und auf Grund meiner Befunde an *Zoogonus* (1902) auch für die Trematoden eine Entstehung aus Dotterzellen fordern zu müssen.

Wie gesagt, muß ich mich dem völlig anschließen. Denn die hier bei *Zoogonus* erwiesene Entstehung der Membran aus rudimentären Dotterzellen ist dem Vorgang bei *Mesostomum* ohne weiteres zu vergleichen. Auch unterliegt es mir gar keinem Zweifel, daß die Membran auch bei den Trematoden nichts als ein osmotisches Organ, ein Follikel, ist. Es ist sehr begreiflich, daß SCHAUINSLAND bei den winzigen, ihm vorliegenden Objekten sich über die Herkunft der Hüllmembranzellen täuschen konnte, viel wahrscheinlicher jedenfalls, als daß bei den Eiern mit echten Dotterzellen das gleiche Organ eine andere Entstehung nehmen sollte als bei den unbeschalteten Eiern des *Zoogonus*. Während indes bei den vom Uterus aus ernährten Eiern des *Zoogonus* nur die 2 umgewandelten Dotterzellen erhalten bleiben, die die Hüllmembran bilden, treten diese Zellen bei den Eiern, die von Dotterzellen umgeben sind, hinter diesen zurück und sind schwer nachzuweisen. Ich zweifle aber nicht, daß man sie am geeigneten Objekt auch finden wird.

Ein wenig muß ich aber jetzt dies alles einschränken; wenn auch die Hüllmembran zunächst nur von den Dotterzellen gebildet wird, so hat SCHAUINSLAND insofern doch recht, daß nachträglich in ihre Bildung noch eine Furchungszelle eingeht. Am Prinzip wird dadurch aber nichts geändert, die Hüllmembran bleibt eine nicht embryonale Bildung. Es ist auch gar nicht so merkwürdig, daß eine Furchungszelle nicht zur Bildung des Embryos verwandt wird, sondern dessen Ernährung dient, man denke nur an den extremen Fall von *Nephelis*.

Das Ektoderm des Trematodenembryos stellt also sein ganzes Ektoderm, nicht etwa eine 2. Generation desselben dar. Wie steht es nun mit dem spätern Abwerfen dieses Ektoderms? Man hat SCHAUINSLAND'S diesbezügliche Angaben schon oft bezweifelt, und es scheint mir denn auch höchst wahrscheinlich, daß es ein Absterbe- oder Macerationsprozeß war, den er da beobachtete. Auf Grund des Baus des Miracidiums wäre allerdings bei einer Larve wie der des Leberegels der Vorgang denkbar, da hier unter dem gesamten

platten Epithel eine gleichmäßige Zellenlage sich findet, die dann die sekundäre Epidermis abgeben könnte. Hier bei *Zoogonus* ist ein Abwerfen des Ektoderms nicht nur nicht beobachtet, sondern auch undenkbar, da unter der Epidermis direkt die Leibeshöhle liegt. Trotz alledem ist die definitive Lösung der Epithelfrage auf embryologischem Weg wohl nur bei einem monogenetischen Trematoden möglich, der eine ununterbrochene Entwicklungsreihe vom Ei bis zum Wurm verfolgen läßt; denn eine histologisch brauchbare Cercarien-Entwicklung, die auch die Lösung gestattete, dürfte so leicht nicht zu finden sein.

Literaturverzeichnis.

- BALFOUR, F. M. (1880), *Comparative Embryology*.
- BLOCHMANN, F. (1896), *Die Epithelfrage bei Trematoden und Cestoden*, Hamburg 1896.
- BLUNTSCHLI (1904), Beobachtungen am Ovarialei der Monascidie *Cynthia microcosmus*, in: *Morphol. Jahrb.*, V. 32.
- BORN, G. (1894), Die Struktur des Keimbläschens im Ovarialei von *Triton taeniatus*, in: *Arch. mikrosk. Anat.*, V. 43.
- BOVERI, M. (1903), Über Mitosen bei einseitiger Chromosomenbindung, in: *Jena. Z. Naturw.*, V. 37.
- BOVERI, TH. (1901), *Zellenstudien*, Heft 4, Jena 1901.
- BRESSLAU, E. (1904), Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Turbellarien, in: *Z. wiss. Zool.*, V. 76.
- BÜTSCHLI, O. (1876), Studien über die ersten Entwicklungsvorgänge der Eizelle, die Zellteilung und die Conjugation der Infusorien, in: *Abh. Senckenberg. naturf. Ges. Frankfurt*, V. 10.
- (1892), Über die künstliche Nachahmung der karyokinetischen Figur, in: *Verh. naturh. med. Ver. Heidelberg (N. F.)*, V. 1.
- (1903), Bemerkungen zu der Arbeit von A. GIARDINA, in: *Anat. Anz.*, V. 22.
- CARNOY et LEBRUN (1897), La vésicule germinative et les globules polaires chez les Batraciens, in: *La Cellule*, V. 12.
- COE, W. R. (1896), Notizen über den Bau des Embryos von *Distomum hepaticum*, in: *Zool. Jahrb.*, V. 9, *Anat.*
- CONKLIN, E. G. (1894), The fertilization of the ovum, in: *Biol. Lect. Woods Holl, Boston*.
- (1899), *Protoplasmic movement as a factor in differentiation*, *ibid.*
- CRETY (1892), *Intorno al nucleo vitellino dei Trematodi*, in: *Atti Accad. Lincei Roma* (5), V. 1.

- DELAGÉ, Y. (1901), Les théories de la fécondation, in: Verh. 5. Intern. Zool.-Congr., Berlin.
- FICK, R. (1899), Mitteilungen über die Eireifung bei Amphibien, in: Verh. anat. Ges., Tübingen.
- GIARDINA, A. (1901), Origine dell' oocite e delle cellule nutrici nel Dytiscus, in: Inter. Monatschr. Anat. Physiol.
- GOLDSCHMIDT, R. (1902a), Untersuchungen über die Eireifung, Befruchtung und Zellteilung bei *Polystomum integerrimum* RUD., in: Z. wiss. Zool., V. 71.
- (1902b), Bemerkungen zur Entwicklungsgeschichte des *Polystomum integerrimum* RUD., *ibid.*, V. 72.
- (1902c), Über Bau und Embryonalentwicklung von *Zoogonus mirus* LSS., in: Ctrbl. Bakteriol., V. 32.
- (1904), Der Chromidialapparat lebhaft funktionierender Gewebezellen, in: Zool. Jahrb., V. 21, Anat.
- GUENTHER, K. (1903), Über den Nucleolus im reifenden Echinodermenei und seine Bedeutung, *ibid.*, V. 19, Anat.
- HÄCKER, V. (1893), Das Keimbläschen, seine Elemente und Lageveränderungen, in: Arch. mikrosk. Anat., V. 41.
- HALKIN, H. (1901), Recherches sur la maturation, la fécondation et le développement du *Polystomum integerrimum*, in: Arch. Biol., V. 18.
- HARTMANN, M. (1902), Studien am tierischen Ei, I, in: Zool. Jahrb., V. 15, Anat.
- (1904), Die Fortpflanzungsweisen der Organismen, Neubenennung und Einteilung derselben, erläutert an Protozoen, Volvocineen und Dicyemiden, in: Biol. Ctrbl.
- HENNEGUY, L. F. (1902), Sur la formation de l'oeuf, la maturation et la fécondation de l'oocyte chez le *Distomum hepaticum*, in: CR. Assoc. Anat., Montpellier.
- HERTWIG, O. (1893), Die Zelle und die Gewebe, Jena 1893.
- HUIE, L. (1897), Changes in the cell organs of *Drosera*, produced by feeding with egg-albumen, in: Quart. J. microsc. Sc. (N. S.), V. 39.
- V. JANICKY, A. (1903), Beziehungen zwischen Chromatin und Nucleolen während der Furchung des Eies von *Gyrodactylus elegans* v. NORDM., in: Zool. Anz., V. 26.
- JENNINGS, H. S. (1897), The early development of *Asplanchna*, in: Bull. Mus. comp. Zool. Cambridge, V. 30.
- KATHARINER, L. (1904), Über die Entwicklung von *Gyrodactylus elegans* v. NORDM., in: Zool. Jahrb., Suppl. 7.
- V. KORFF, K. (1901), Weitere Beobachtungen über das Vorkommen Vörmiger Centrankörper, in: Anat. Anz., V. 19.
- KORSCHULT, E. (1895), Über Kernteilung, Eireifung und Befruchtung bei *Ophryotrocha puerilis*, in: Z. wiss. Zool., V. 60.

- KORSCHULT, E. und K. HEIDER (1903), Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere, 2. Aufl., Allg. Teil.
- LEUCKART, R. (1886—1901), Die menschlichen Parasiten, 2. Aufl.
- LOSS, A. (1892), Über *Amphistomum subclavatum* RUD. und seine Entwicklung, in: Festschr. LEUCKART, Leipzig.
- (1894), in: Die menschlichen Parasiten von LEUCKART, 2. Aufl.
- (1901), Über einige Distomen der Labriden des Triester Hafens, in: Ctrbl. Bakteriol., V. 29.
- LUBOSCH, W. (1902), Über die Eireifung der Metazoen etc., in: Ergebn. Anat. Entw., V. 11, 1901.
- MACFARLAND, F. M. (1897), Celluläre Studien an Molluskeneiern, in: Zool. Jahrb., V. 10, Anat.
- MATTIENSEN, E. (1904), Ein Beitrag zur Embryologie der Süßwassertendrocoelen, in: Z. wiss. Zool., V. 77.
- MEVES, F. (1897), Über Centalkörper in männlichen Geschlechtszellen von Schmetterlingen, in: Anat. Anz., V. 14.
- (1900), Über den von LA VALETTE-ST. GEORGE entdeckten Nebenkern etc., in: Arch. mikrosk. Anat., V. 56.
- MONTGOMERY, TH. H. (1899), Comparative cytological studies, with especial regard to the morphology of the nucleolus, in: J. Morphol., V. 15.
- (1903), The heterotypic maturation mitosis in Amphibia and its general significance, in: Biol. Bull., V. 4.
- MONTICELLI, F. S. (1892), *Cotylegaster michaelis*, in: Festschr. LEUCKART.
- MOTTIER, D. M. (1898), Das Centrosom bei Dictyota, in: Ber. Deutsch. bot. Ges., V. 16.
- NĚMEC, B. (1904), Über die Einwirkung des Chloralhydrats auf die Kern- und Zellteilung, in: Jahrb. wiss. Bot., V. 39.
- ODHNER, TH. (1902), Mitteilungen zur Kenntnis der Distomen, in: Ctrbl. Bakteriol., V. 31.
- RÜCKERT, J. (1892), Zur Entwicklungsgeschichte des Ovarialeis bei Selachiern, in: Anat. Anz., V. 7.
- (1894), Zur Eireifung bei Copepoden, in: Anat. Hefte.
- SCHAUINSLAND, H. (1883), Beitrag zur Kenntnis der Embryonalentwicklung der Trematoden, in: Jena. Z. Naturw., V. 16.
- (1885), Die embryonale Entwicklung der Bothriocephalen, *ibid.*, V. 19.
- SCHREINER, A. u. K. E. (1904), Die Reifungsteilungen bei den Wirbeltieren, in: Anat. Anz., V. 24.
- STRASBURGER, E. (1904), Über Reduktionsteilung, in: SB. Akad. Wiss. Berlin, V. 18.
- SUTTON, W. S. (1903), The chromosomes in heredity, in: Biol. Bull., V. 4.
- VEJDOVSKY, F. und A. MRÁZEK (1898), Centrosom und Periplast, in: SB. böhm. Ges. Wiss. Prag, naturw.-math. Kl.

- VEJDOVSKY, F. und A. MRÁZEK (1903), Umbildung des Cytoplasma während der Befruchtung und Zellteilung, in: Arch. mikrosk. Anat., V. 62.
- VOINOV, D. (1903), La spermatogénèse d'été chez les *Cybister roeselii*, in: Arch. zool. expér. 1903.
- WASSILIEFF, A. (1904), Zur Spermatogenese bei *Blatta germanica*, in: Anat. Anz., V. 25.
- WILSON, E. B. (1900), The cell in development and inheritance, 2. edit. — (1901), Experimental studies in cytology, I, in: Arch. Entw.-Mech., V. 12.
- V. WINIWARTER, H. (1900), Recherches sur l'ontogénèse et l'organogénèse de l'ovaire des mammifères, in: Arch. Biol., V. 17.
- ZIEGLER, H. E. (1898), Experimentelle Studien über die Zellteilung, in: Arch. Entw.-Mech., V. 6 u. 7.
- ZIMMERMANN (1898), Beiträge zur Kenntnis einiger Drüsen und Epithelien, in: Arch. mikrosk. Anat., V. 52.
- ZUR STRASSEN, O. L. (1898), Über das Wesen der tierischen Formbildung, in: Verh. Deutsch. zool. Ges.
-

Erklärung der Abbildungen.

Sämtliche Figuren sind nach den Präparaten mit dem ABBÉ'schen Zeichenapparat auf halbe Objektischhöhe entworfen, Tubuslänge 130 mm. Die Farben der Zeichnungen entsprechen in der Intensität denen des Präparats. Die Zeichnungen geben das Präparat möglichst genau wieder, nur die feinwabige Grundstruktur des Protoplasmas ist nicht ausgeführt und die Totalpräparate im optischen Schnitt dargestellt. Fig. 5, 7, 11, 16, 17, 19, 23, 27, 31, 32 nach Eisenhämatoxylin Schnitten, alle übrigen nach Totalpräparaten mit DELAFIELD'schem Hämatoxylin-Orange.

Abkürzungen.

<i>c</i> Centrosom	<i>k</i> Stoffwechselprodukte in Form chromatischer Kugeln
<i>cr</i> Chromosom	<i>kl</i> kleine Zellen des primären Ektoderms
<i>da</i> Mitteldarm	<i>mdd</i> Munddrüsenanlage
<i>detr</i> Excretstoffe	<i>mdr</i> Munddrüsen
<i>dg</i> Dottergang	<i>mu</i> Retractormuskeln
<i>dk</i> Dotterkern	<i>oes</i> Oesophagus
<i>dbl</i> Endblase des Wassergefäßsystems	<i>og</i> rätselhaftes Organ
<i>ek</i> Eikern	<i>pa</i> Parenchymzelle
<i>ekt</i> Epidermis	<i>ret</i> Anlage der Retractoren
<i>Ent</i> Entoderm	<i>Rk'</i> 1. Richtungskörper
<i>ex</i> Anlage des Wassergefäßsystems	<i>Rk''</i> 2. Richtungskörper
<i>fl</i> Wimperflamme	<i>r</i> Rüsselzelle
<i>g</i> Ganglion (?)	<i>sp</i> Spermatozoon
<i>grz</i> große Zellen des primären Ektoderms	<i>spk</i> Spermakern
<i>hi</i> hintere kleinkernige Zellengruppe	<i>st</i> stabförmiges Gebilde
<i>hm</i> Hüllmembranzelle	<i>uk</i> Urgeschlechtszelle
<i>hmz</i> in die Hüllmembran eingehende Furchungszelle	<i>ut</i> Uterus
<i>ix</i> primäres Entoderm	<i>vdd</i> vordere kleinkernige Zellengruppe
	<i>I</i> die Anlage des Nervensystems (?)

Tafel 36.

Fig. 1. Die beiden die Hüllmembran bildenden Dotterzellen im Dottergang. LEITZ Apochr. Imm. 2 mm, Comp. Oc. 8.

Fig. 2. Stück aus dem Dotterstock. LEITZ Apochr. Imm. 2 mm, Comp. Oc. 6.

Fig. 3. Die beiden Hüllmembranzellen im Begriff, die Eizelle im Anfangsteil des Uterus zu umwachsen. LEITZ Apochr. Imm. 2 mm, Comp. Oc. 8.

Fig. 4. 3 Ovarialeier während der Bildung des Dotterkerns. LEITZ Apochr. Imm. 2 mm, Comp. Oc. 8.

Fig. 5. Ältere Ovarialeier mit Dotterkern und stabförmigen Körpern. LEITZ Apochr. Imm. 2 mm, Comp. Oc. 8.

Fig. 6. Fertiges Ei mit Hüllmembran aus dem Anfangsteil des Uterus. LEITZ Apochr. Imm. 2 mm, Comp. Oc. 8.

Fig. 7. Desgl. im Schnitt.

Fig. 8. Desgl. Beginn der Chromosomenbildung im Kern. LEITZ Apochr. Imm. 2 mm, Comp. Oc. 8.

Fig. 9. Kern einer Eizelle. Chromosomenbildung etwas weiter fortgeschritten als in Fig. 8. Auflösung des Nucleolus. LEITZ Apochr. Imm. 2 mm, Comp. Oc. 8.

Fig. 10. Eizelle. Im Kern 10 längs gespaltene Chromosomen, teils von der Fläche, teils von der Kante gesehen. Auftreten der Strahlung. LEITZ Apochr. Imm. 2 mm, Comp. Oc. 8.

Fig. 11. Desgl. im Schnitt. Die beiden V-förmigen Centrosomen an gegenüberliegenden Punkten des Kerns. ZEISS Apochr. Imm. 1,5 mm, Comp. Oc. 8.

Fig. 12. Beginn der Bildung der 1. Richtungsspindel. LEITZ Apochr. Imm. 2 mm, Comp. Oc. 8.

Fig. 13. Dasselbe Ei nach einer Drehung um 90° vom Pol gesehen. Im Kern die 10 längs gespaltenen Chromosomen. Bei a und b werden Vierergruppen vorgetäuscht durch in verschiedenen Ebenen liegende Chromosomen, die in der Zeichnung in eine Ebene projiziert sind. LEITZ Apochr. Imm. 2 mm, Comp. Oc. 12.

Fig. 14. 1. Richtungsspindel vor der völligen Auflösung des Kerns. Spermatozoon von einer Strahlung umgeben. LEITZ Apochr. Imm. 2 mm, Comp. Oc. 8.

Fig. 15. Die 1. Richtungsspindel. LEITZ Apochr. Imm. 2 mm, Comp. Oc. 8.

Fig. 16. Desgl. im Schnitt. ZEISS Apochr. Imm. 1,5 mm, Comp. Oc. 8.

Fig. 17. a) Struktur des kugligen Centrosoms mit Umgebung, b) des V-förmigen. ZEISS Apochr. Imm. 1,5 mm, Comp. Oc. 8.

Tafel 37.

Fig. 18. Eizelle nach Bildung des 1. Richtungskörpers. Beginn der Umwandlung des Spermatozoons. Achromatische Figur schlecht erhalten. LEITZ Apochr. Imm. 2 mm, Comp. Oc. 8.

Fig. 19. Schnitt durch ein Ei nach Bildung des 1. Richtungskörpers. Spermatozoon in 5 Chromosomen zerfallen. Das im Schnitt liegende distale Centrosom im Begriff aus dem stabförmigen in den kugligen Zustand überzugehen. ZEISS Apochr. Imm. 1,5 mm, Comp. Oc. 8.

Fig. 20. Beginn der 2. Richtungsspindel. Spermakern nicht sichtbar. LEITZ Apochr. Imm. 2 mm, Comp. Oc. 8.

Fig. 21. Umordnung der Chromosomen in der Äquatorialplatte der 2. Richtungsspindel. Achromatische Figur undeutlich. LEITZ Apochr. Imm. 2 mm, Comp. Oc. 8.

Fig. 22. Auseinanderweichen der Chromosomen der 2. Richtungsspindel. Das Ei etwas schief stehend, so daß der distale Pol verdeckt ist. LEITZ Apochr. Imm. 2 mm, Comp. Oc. 8.

Fig. 23. 2. Richtungsspindel im Schnitt. Die ungleichen Centrosomen. LEITZ Apochr. Imm. 2 mm, Comp. Oc. 8.

Fig. 24. Polyspermes Ei im Stadium der 2. Richtungsspindel. LEITZ Apochr. Imm. 2 mm, Comp. Oc. 6.

Fig. 25. Bläschenmetamorphose der Ei- und Spermachromosomen nach der Bildung der Richtungskörper. LEITZ Apochr. Imm. 2 mm, Comp. Oc. 8.

Fig. 26. Die beiden Vorkerne noch groß und gelappt. LEITZ Apochr. Imm. 2 mm, Comp. Oc. 8.

Fig. 27. Die fertigen Vorkerne, erstes Auftreten der Furchungscytoplasmen. ZEISS Apochr. Imm. 1,5 mm, Comp. Oc. 8.

Fig. 28. Beginn der 1. Furchungsspindel. LEITZ Apochr. Imm. 2 mm, Comp. Oc. 8.

Fig. 29. Die 1. Furchungsspindel. Die schon geteilten Chromosomen sämtlich von der Kante gesehen. LEITZ Apochr. Imm. 2 mm, Comp. Oc. 8.

Fig. 30. Desgl. Diasterstadium.

Fig. 31. Frisch geteilte Furchungszelle. Die Centrosomen ohne Strahlung bereits an ihrem Platz zur nächsten Teilung. LEITZ Apochr. Imm. 2 mm, Comp. Oc. 8.

Fig. 32. Teilungspol einer Furchungszelle. Centrosom in Teilung. LEITZ Apochr. Imm. 2 mm, Comp. Oc. 8.

Fig. 33. Struktur der „Spindelfasern“. LEITZ Apochr. Imm. 2 mm, Comp. Oc. 12.

Tafel 38.

Fig. 34. Furchungsstadium von 3 Zellen. LEITZ Apochr. Imm. 2 mm, Comp. Oc. 6.

Fig. 35. Desgl. von 6 Zellen. LEITZ Apochr. Imm. 2 mm, Comp. Oc. 8.

Fig. 36. Bildung der primären Keimblätter. LEITZ Apochr. Imm. 2 mm, Comp. Oc. 8.

Fig. 37. Desgl. etwas älter. LEITZ Apochr. Imm. 2 mm, Comp. Oc. 6.

Fig. 38. Beginn der Organdifferenzierung. LEITZ Apochr. Imm. 2 mm, Comp. Oc. 4.

Fig. 39—41. Umbildung zum Miracidium. Fig. 39 und 40 von der Seite, 41 vom Rücken gesehen. LEITZ Apochr. Imm. 2 mm, Comp. Oc. 4.

Fig. 42. Oberflächenansicht eines reifen Miracidiums.

Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.

Kruppomenia minima und die Radula der Solenogastren.

Von

H. F. Nierstraß in Utrecht.

Mit Tafel 39–41 und 7 Abbildungen im Text.

I. *Kruppomenia minima* NIERSTRASZ.

(Fig. 1–46.)

Während eines Besuchs an der Zoologischen Station zu Neapel im Spätsommer 1902 übergab mir Herr Dr. LOBIANCO einige kleine Solenogastren, welche von Herrn KRUPP in großer Tiefe im Golf von Neapel gefangen worden waren. Einige dieser Tiere wurden von mir in Quer- und Längsschnitte zerlegt, und ich fand bald, daß ich es mit einer ganz neuen Form zu tun hatte. Ich gab damals Herrn Dr. LOBIANCO eine kurze Diagnose dieser Form, welche ich zu Ehren des Erbeuters *Kruppomenia* und ihrer winzigen Größe wegen *minima* taufte. Diese kurze Diagnose wurde in den „Mitteilungen aus der Zoologischen Station zu Neapel“ (V. 16, p. 249) publiziert; hier will ich jetzt diesen neuen Solenogaster genauer beschreiben und zwar deshalb, weil die Radula einen sehr interessanten Bau zeigt.

Kruppomenia.

Cuticula dick. Spicula *Proneomenia*-artig, in vielen Lagen übereinander. Eine Bauchfalte, welche bis an die Kloake durchgeht.

Radula distich. 2 kuglige Speicheldrüsen. Kloake mit Kiemen. Copulationspicula anwesend. Kloakengänge ohne Anhänge. Index 3—6.

Kruppomenia minima.

Länge 1—2 $\frac{1}{4}$ mm. Gelbweiß oder hell braun gefärbt. Freilebende Tiefseeform.

Golf von Neapel in einer Tiefe von 250—/1100 m.

Es wurden im ganzen 8 Exemplare mit Hilfe der Tiefseeschlitte gefangen und zwar 4 in der Nähe von Capri in einer Tiefe von 1100 m, 3 ebenda in einer Tiefe von mehr als 1100 m und 1 in der Nähe von Sorrento in einer Tiefe von 250 m.

Es sind sehr kleine Tiere, deren Größenverhältnisse folgende sind:

Länge	Breite	Index
1 $\frac{1}{10}$ mm	$\frac{2}{7}$ mm	± 4
2 $\frac{1}{2}$	$\frac{3}{7}$	± 6
1 $\frac{1}{2}$	$\frac{1}{2}$	3
1 $\frac{1}{4}$	$\frac{1}{4}$	5
1 $\frac{4}{7}$	$\frac{2}{7}$	5 $\frac{1}{2}$
1 $\frac{3}{5}$	$\frac{1}{3}$	± 5
2	$\frac{1}{3}$	6
1 $\frac{5}{8}$	$\frac{3}{8}$	± 5

Die Tiere haben sich alle ziemlich stark gekrümmt. Fig. 1 gibt eine Abbildung des Exemplars von Sorrento bei 50facher Vergrößerung. Die Farbe ist grauweiß oder hell braun; die Tiere glänzten sehr stark, so daß man bei schwacher Vergrößerung die Stacheln schon wahrnehmen konnte. Am Hinterende befindet sich eine Gruppe starker, gerader Stacheln, welche das dorsoterminalen Sinnesorgan umgeben (Fig. 1, 2). Trotz des starken Stachelkleids ist die Bauchfalte gut sichtbar; sie geht bis an die Kloake. Mund- und Kloakenöffnung sieht man als kleine Vertiefungen.

Der Tiefseeschlamm, in welchem die Tiere lebten, wurde in Formol konserviert; deswegen ist der Konservierungszustand ein nur sehr mittelmäßiger, für einige Exemplare sogar ein sehr schlechter. Nur von 4 Exemplaren läßt sich der innere Bau untersuchen und nicht einmal genau; die meisten histologischen Details muß ich unbesprochen lassen.

Die Cuticula kann ziemlich dick sein, variiert aber in dieser Hinsicht stark. So ist sie in Fig. 3 nur ein wenig dicker als die

Hypodermis; an andern Stellen aber, z. B. am Hinterende, ist sie viele Male dicker. Hypodermale Papillen fehlen. Die Cuticula wird ganz von den Stacheln durchsetzt, so daß nur sehr wenig von ihr übrig bleibt. Die Stacheln sind vom *Proneomenia*-Typus, d. h. es sind lange, spitze und hohle Kalkstäbe, welche meistens gebogen oder Sförmig gekrümmt sind; zwischen diesen findet man, obschon in kleiner Anzahl, kleine und schwache, gerade oder hakenförmige oder axtförmige Kalknadeln (Fig. 5 A). Zur Seite der Bauchfalte befinden sich flache, Sförmig gekrümmte oder breite Kalkplättchen (B). Am Hinterende des Körpers ist die Cuticula sehr dick; das dorsoternale Sinnesorgan wird, wie schon gesagt, von langen nadelförmigen Stacheln umgeben. Dieses Sinnesorgan liegt ganz oder beinahe ganz terminal in der Nähe der Kloakenöffnung (Fig. 41). Bei vielen Exemplaren bedeckt eine dicke Schicht von Schmutz die Cuticula (Fig. 3). Die Stacheln stehen in vielen Lagen übereinander und meistens in schiefer Richtung, so daß ein Querschnitt des Integuments aussieht wie Fig. 3 und ein ganz anderes Bild gibt als ein Durchschnitt von *Proneomenia* z. B., wo die Stacheln meistens senkrecht zur Körperoberfläche stehen.

Das Körperepithel läßt sich nur sehr schwer untersuchen, weil es sich in den meisten Fällen schlecht erhalten hat. Die hypodermalen Zellen sind von ungleicher Höhe und feinkörnig und zeigen große runde, oft von einem hellern Hofe umgebene Kerne. Zwischen diesen findet man auch größere durchsichtige Zellen (Fig. 3), welche wahrscheinlich zu vergleichen sind mit WIRÉN's Riesenzellen [(6, p. 29)]. Zwischen den Zellen der Hypodermis dringen Fibrillen in die Cuticula (Fig. 3); es ist aber unmöglich zu unterscheiden, ob diese Fibrillen nervöser oder muskulöser Natur sind. Beweglichkeit der Stacheln ist allerdings sehr wohl möglich. Es ist nur eine Bauchfalte vorhanden, welche hinter dem Mund mit der großen 2lappigen Flimmerhöhle anfängt und bis an die Kloake durchgeht.

In den Figg. 6—12 findet man Abbildungen von Querschnitten durch das Vorderende eines Exemplars. Der Mund ist eng, die Mundhöhle aber geräumig und mit kubischem Epithel bekleidet. An der dorsalen Seite befinden sich links und rechts Streifen dicker Epithelzellen, welche vielleicht die proximalen Ausläufer der Mundleisten (WIRÉN) darstellen. Rings um die Mundöffnung tragen die Epithelzellen starke Cilien (Fig. 6 m). Zahlreiche Mundcirren, welche einfache Falten des Epithels der Mundhöhle darstellen oder sich gabelig teilen können, sind vorhanden. Hinter

dem Mund und den Cirren wird das Epithel höher und bewimpert (Fig. 7); noch weiter nach hinten geht die Mundhöhle in den Pharynx über; dieser ist von kubischen Epithelzellen ausgekleidet. In Fig. 8 sieht man den Pharynx (*Ph*), das Cerebralganglion (*Gc*) und die große Flimmerhöhle (*F*) mit ihren langen Cilien; auch treten hier die vordere und hintere Bauchdrüse (WIRÉN) auf, welche den Pharynx umgeben (Fig. 9 *VB*, *HB*). In Fig. 10 tritt die Radula auf (*R*), welche in einer ventralen Falte des Pharynx gelegen ist; weiter die rechte Speicheldrüse. Die Radula wird von starken Muskelpolstern, unter welchen sich noch einige isolierte große spindelförmige Zellen (*M*) befinden, gestützt. Die lateralen Wände des Pharynx zeigen Streifen von hohen zylindrischen Epithelzellen, deren Bedeutung mir unbekannt ist. In Fig. 11 befindet sich die Radula in der Radulatasche und sind beide Speicheldrüsen als runde drüsige Massen sichtbar (*Rsp*, *Lsp*). Das Cöcum des Mitteldarms (*C*) tritt hier zuerst auf; in Fig. 12 hat dieses sich mit dem Pharynx zum weiten Mitteldarm vereinigt (*Md*).

Radula und Speicheldrüsen findet man bei starker Vergrößerung in den Figg. 13—15. So gibt Fig. 13 die Radula im ventralen Blindsack des Pharynx wieder; sie besteht aus einer linken und einer rechten Radulasäge mit zahlreichen Zähnchen; wie man sieht, ist der Typus dieser Radula distich. Etwas dorsal von der Radula mündet rechts und links ein Speichelgang in den Pharynx (*Rsp*, *Lsp*). Die Speicheldrüsen selbst sind sehr groß und von runder Gestalt; sie bestehen aus Anhäufungen stark körniger Zellen, zwischen welchen sich auch zahlreiche größere runde oder vieleckige Zellen befinden; letztere sind mehr oder weniger durchsichtig. Ein Lumen ist nicht oder nur sehr schwach ausgeprägt (Fig. 15, 19). Diese Drüsen sind also direkt zu vergleichen mit denjenigen von *Cyclomenia holosericea* [(15), p. 31]. Starke Muskelbündel (*Mb*) verlaufen in verschiedenen Richtungen und heften sich an die Radulatasche; unter diesen Muskeln befinden sich die eigentümlichen, großen, spindelförmigen, stark sich färbenden Zellen, deren Funktion mir unbekannt ist. In Fig. 15 hat sich die Radulatasche vom Pharynx getrennt; sie besitzt eine dicke Wand von zylindrischen Epithelzellen mit runden Kernen, zwischen welchen auch Zellen mit langen dunklen Kernen vorkommen.

Wie man bemerkt, gehen bei dem eben beschriebenen Tier die Schnitte genau quer durch die Radula. Bei einem andern Individuum ist die Radula selbst quer geschnitten, die Radulatasche aber größtenteils der Länge nach. So zeigt Fig. 16 einen Querschnitt

durch den Pharynx, welcher die beiden Radulasägen sehen läßt und zwar diesmal nicht in einer ventralen Falte des Pharynx, sondern im Pharynx selbst. Auch hier sind starke Muskelbündel (*Mb*) vorhanden, welche von einigen großen Knorpelzellen (*K*) gestützt werden; beim ersten Exemplar konnte ich letztere nicht finden. Die eigentümlichen spindelförmigen Zellen findet man auch hier wieder und zwar im vieleckigen Querschnitt; sie haben hier vielleicht die Funktion, die Muskelbündel zu stützen. Zwischen Radula und Pharynx sieht man einen eiförmigen Körper (*X*), dessen Bedeutung mir rätselhaft ist; so weit ich sehen konnte, hat er keine nähere Beziehung zu den andern Organen. In Fig. 17 ist die Radula links quer und rechts der Länge nach geschnitten; hier sieht man deshalb rechts eine Reihe von kleinen Zähnen, welche den Querschnitt einer Radulasäge darstellt. In Fig. 18 endlich ist der Schnitt genau der Länge nach geführt. Fig. 19 illustriert noch einmal die beiden quer geschnittenen Radulasägen, die beiden Speicheldrüsen, von welchen die rechte bei weitem die größere ist, das Polster der Radula und die stützenden Knorpelzellen.

Aus diesen Tatsachen ergibt sich, daß die Radula von *Kruppomenia minima* aus 2 Reihen von hintereinander liegenden winzigen kleinen Sägen besteht. Früher (19, p. 249) sprach ich von einer kammförmigen Radula — *due denti a forma di pettine* —; es kommt mir aber jetzt das Bild einer Säge bezeichnender vor. Die Sägen ruhen auf starken Muskelpolstern und werden in einer geräumigen Radulatasche gebildet. Um dies näher zu beleuchten, führe ich einige Längsschnitte durch das Vorderende eines 3. Individuums an. Abbildungen von diesen findet man in den Figg. 20 und 21. Fig. 20 stellt einen Schnitt dar, welcher beinahe median ist: der ganze Pharynx ist sichtbar, ebenso die Mundöffnung und die Bauchfalte; auch eine Reihe von Radulasägen ist getroffen, so daß der Schnitt etwas tangential ist. Fig. 21 dagegen stellt einen tangentialen Schnitt dar: der Pharynx ist nicht mehr getroffen, die Flimmerhöhle ist noch sichtbar (*F*), und die rechte Speicheldrüse tritt auf (*Rsp*). Sehen wir uns jetzt die Schnitte der Radula dieses Individuums etwas näher an (Fig. 22, 23). In Fig. 22 bildet die ventrale Wand des Pharynx wieder eine große Falte, in welcher sich die Sägen befinden. In Fig. 23 ist die Radula, der einen Seite gut sichtbar: zahlreiche hintereinander liegende Sägen; auch die Radulatasche ist der Länge nach getroffen, und man sieht, daß hier die Sägen gebildet werden und zwar mit den Zähnchen ventralwärts, während

die Zähnchen in der Radula selbst dorsalwärts gerichtet sind (Fig. 23). Sind deshalb die Sägen einmal gebildet, so müssen sie sich beim Verlassen der Radulatasche um 180° drehen. In Fig. 24 sieht man einen Querschnitt durch Radula und Radulatasche: die Sägen sind quergetroffen, und in der Tasche findet man nur kleine Zähne; hieraus folgt, daß bei der Bildung der Radula in der Radulatasche zuerst die Zähne gebildet werden und erst später die Basallamellen, wodurch dann die Sägen entstehen. Aber natürlich ist es auch möglich, daß der Schnitt etwas schief ist, so daß nur die Zähne der Sägen getroffen sind und nicht die Basallamellen; die Schnitte sind zu klein, um dies mit Sicherheit sagen zu können.

Meine übrigen Präparate geben mit Rücksicht auf die Radula genau dieselben Bilder. Die starken Muskeln geben der Radula eine große Beweglichkeit: einmal findet man sie im Pharynx selbst, ein anderes Mal in einem ventralen Blindsack des letztern; hieraus erklärt sich, daß die Radula bei den verschiedenen Exemplaren in sehr verschiedener Weise getroffen ist.

Vom weiten Mitteldarm läßt sich nur vermelden, daß er meistens zum größten Teil mit einer zelligen Masse gefüllt ist, in welcher man große, runde, stark sich färbende oder noch größere helle Kerne erkennen kann (Fig. 25), und daß er beiderseits kleine seitliche Ausstülpungen besitzt. Dorsal vom Mitteldarm liegen die Geschlechtsdrüsen, welche oft reife Eier enthalten (Fig. 25 *Ov*).

Auch vom Hinterende der Tiere will ich jetzt einige Schnittserien näher beschreiben.

Die Figg. 26—32 stellen eine solche Serie dar. Die Kloake enthält große federförmige Falten mit Flimmerepithel: die Kiemen. Ich zählte deren hier 6; bei andern Individuen kann diese Zahl viel größer werden und auf 10—12 steigen (Fig. 33). Die Kloakenöffnung schließt sich, und sofort tritt die Bauchfalte auf und außerdem noch Copulationsstacheln und zwar rechts 2 größere und links 2 kleinere (Fig. 27 *Ks*). Proximalwärts wird die Kloake kleiner; das Rectum ist aufgetreten (Fig. 28 *R*) und auch der distale Ausläufer des präkloakalen Organ (*Pr*). Die Copulationsstacheln sind von einer dicken Wand umgeben. Auch das Perikard mit dem Herzen ist zu sehen; über den Bau dieses Organs, wie es sich auf diesen Schnitten darstellt, kann ich leider nichts Näheres angeben. In Fig. 29 sieht man den Zusammenhang zwischen der Kloake, welche beinahe ganz verschwunden ist, und dem großen präkloakalen Organ. Die Durchschnitte der Copulationsstacheln sind zuerst rund (Fig. 27), dann

werden sie länglich oder eiförmig (Fig. 29). In diesem Schnitt treten auch die kloakalen Gänge auf (*Kg*). Noch weiter proximalwärts fängt das präkloakale Organ an sich in 3 Teile zu teilen (Fig. 30); so entstehen eine mittlere Partie und 2 Seitenflügel (Fig. 31). Die Copulationsstacheln sind hier bereits verschwunden; die mittlere Partie des präkloakalen Organs verschwindet ebenfalls; die Seitenflügel dagegen verlaufen noch eine kurze Strecke nach vorn und vereinigen sich mit den kloakalen Gängen. An der Stelle dieser Vereinigung tritt beiderseits ein Anhang auf: ein großer dünnwandiger Sack (Fig. 32 *Rs*). Letzterer ist also direkt zu vergleichen mit den Organen der andern Solenogastren, welche unter den Namen Receptacula seminis oder Vesiculae seminales beschrieben worden sind. Bei keinem der Individuen traf ich Spermatozoen in diesen Säcken an, obschon solche im Perikard und im präkloakalen Organ an verschiedenen Stellen gefunden werden. Es läßt sich auch hier sehr schwer unterscheiden, ob wir es mit Receptacula seminis oder Vesiculae seminales zu tun haben. Ein entscheidendes Kriterium dafür gibt es eigentlich überhaupt nicht. SIMROTH schreibt: „So unsicher bei der verschiedenen Einfügung dieser Diverticula die Entscheidung sein muß, so dürfte doch wenigstens als Kriterium einer Vesicula seminalis die regelrechte Anordnung des Spermas — die Fäden nach innen, die Köpfe palissadenartig nach der äußeren Wand zu — genommen werden. Ein Receptaculum mag die Spermatozoen ohne Ordnung enthalten oder leer sein, oder es finden sich Drüsensecrete darin“ (8. p. 194). Mir ist der Sinn dieses Satzes nicht klar. Eine Entscheidung dieser Frage muß im vorliegenden Falle sowie in den meisten übrigen dahingestellt bleiben; das Vorhandensein von Copulationsstacheln, welches vielleicht darauf hinweist, daß Copulation zwischen zwei Individuen stattfindet, könnte uns in dieser Frage den richtigen Weg zeigen [cf. die Penisstacheln von *Proneomenia vagans*, THIELE (9). p. 263; Reizwerkzeuge SIMROTH'S (8). p. 196, u. s. w.].

Eine zweite Serie, welche genau mit der ersten korrespondiert, zeigen die Figg. 34—39. Die Kiemenfalten sind sehr groß und stark federförmig (Fig. 34, 35). Die Kalkstäbe mit ihrer Wand sind deutlich; auch hier findet man deren zwei beiderseits (*Ks*). Das Verhalten des präkloakalen Organs der Kloake gegenüber ist ein etwas anderes. Bei diesem Individuum hat der distale Ausläufer dieses Organs ein anderes histologisches Aussehen als der proximale Teil. Diesen Unterschied lernt man am besten aus der Fig. 40, einem Längsschnitt

durch das präkloakale Organ, kennen. Die Wand des distalen Teils besteht aus hohen zylindrischen Epithelzellen mit klarem Cytoplasma und Kernen an der Basis; in diesen Zellen findet nur eine schwache Bildung von Körnern statt. Zwischen diesen hohen zylindrischen Zellen befinden sich sehr feine und lange bewimperte Stützzellen mit schmalen spitzen Kernen. Der proximale Teil ist sehr scharf vom distalen getrennt; seine Wand hat aber denselben Bau; nur secerniert dieser Teil sehr stark, so daß die Zellen alle von großen, dunklen Körnern ganz erfüllt sind. Die Bildung dieser Körner kann eine so starke sein, daß sie die Zellen ganz ausfüllen und von Zellkernen oder von den zwischen den Zellen liegenden Stützzellen nichts mehr zu sehen ist; auch treten zahlreiche Körner aus diesem Teil in das Lumen des präkloakalen Organs. Beim vorigen Exemplar aber, nach dem die Figg. 26—31 gezeichnet sind, findet eine so scharfe Trennung zwischen diesen zwei Teilen im präkloakalen Organ nicht statt, sondern es scheint mir so, als secerniere die ganze Wand des genannten Organs ebenso wie der proximale Teil beim Exemplar der Fig. 40. Übrigens läßt sich die Struktur direkt mit der von *Chaetoderma nitidulum* [WIRÉN (6), p. 56] und vielen andern Solenogastren vergleichen. So fand ich z. B. eine ähnliche Secretion bei *Rhopalomenia aglaopheniæ* wieder. Man kann sich nun fragen, zu welchem Zwecke diese Secretion stattfindet. PRUVOT nennt das präkloakale Organ „gland coquillère“, weil er wahrnahm, daß bei *Myzomenia bunyulensis* und *Rhopalomenia aglaopheniæ* die Eier in den kloakalen Gängen und dem Perikard („oviductes, sac ovigère“) nackt sind, während sie, sobald sie in der Kloake angelangt sind, eine dünne Hülle zeigen [(4), p. 748]. Man muß aber bedenken, daß nach PRUVOT die Wand des präkloakalen Organs von hohen kelchförmigen Zellen („cellules caliciformes“), welche kleine runde und transparente Körnchen ausscheiden, und von mukösen Zellen („cellules à mucus“) gebildet wird. Es ist nun fraglich, welche dieser beiden Arten von Zellen die Eihülle liefert; am wahrscheinlichsten tun dies die mukösen Zellen. Ich neige mehr dazu, anzunehmen, daß dieses präkloakale Organ bei *Kruppomenia* und vielen andern Solenogastren, bei welchem keine mukösen Zellen vorkommen, als Excretionsorgan zu deuten ist, eine Ansicht, welche auch WIRÉN vertritt [(6), p. 56]. Eine Funktion eines Teils dieses drüsigen Endteils der Kloakengänge als Schalendrüse, wie PRUVOT diese bei den von ihm untersuchten Tieren, bei welchen auch muköse Zellen vorkommen, annimmt, ist hiermit durchaus nicht ausgeschlossen.

Man bedenke weiter, daß beim Exemplar der Fig. 40 weder im Perikard noch in den Kloakengängen oder in der Kloake reife Eier gefunden werden, so daß es nicht wahrscheinlich ist, daß die großen Körner im präkloakalen Organe eine Eihülle liefern sollen. Umsonst hat man bis jetzt nach den eigentlichen Excretionsorganen der Solenogastren gesucht; ich selbst fand bei *Uncinemia neapolitana* in der Kloake ein Epithel, das vielleicht die Rolle eines Nierenepithels spielt [(17), p. 380], und PRUVOT beschreibt ein ähnliches Epithel bei *Myzomenia banyulensis* und *Ismenia ichthyodes* [(4), p. 744]. Mehr und mehr aber neige ich zu der Ansicht, daß die Kloakengänge wenigstens zum Teil ihre ursprüngliche excretorische Funktion behalten haben; auch THIELE kann sich gewissermaßen dieser Meinung anschließen [(9), p. 295].

Übrigens lassen sich die Figg. 34—39 leicht mit den Figg. 26—29 vergleichen.

Längsschnitte durch das Hinterende zeigen die Figg. 41—43. Fig. 41 gibt einen medianen Schnitt wieder: der Mitteldarm geht in das enge Rectum über, welches in die Kloake ausmündet. Die Kloake trägt 2 Kiemenfalten (*K*), während auch noch eine 3. sichtbar ist. Das dorsotermiale Sinnesorgan (*Dt*) ist groß. Auch sind in diesen Schnitten Perikard (*P*) und Herz viel deutlicher als in den vorigen, leider aber nicht gut genug erhalten, um ihre Struktur genau zu studieren; zu erkennen ist aber, daß das Herz aus 2 Teilen besteht, einem Atrium und einem Ventrikel, welche miteinander kommunizieren. *Kruppomenia* gehört daher mit Rücksicht auf den Herzbau wahrscheinlich zu den Formen, welche ein persistierendes Herz besitzen; wie ich früher ausführlich auseinander setzte (18), gehören zu dieser Gruppe bei weitem die meisten bekannten Solenogastren. — Die Kalkstäbe (*Ks*) treten in den Figg. 42 und 43, welche tangentielle Schnitte darstellen, auf; in Fig. 43 sieht man überdies noch den linken Kloakengang (*Kg*) und den linken Flügel des präkloakalen Organs (*Pr*).

Zum Schluß gebe ich noch einige Abbildungen der Kalkstäbe bei starker Vergrößerung. Ganz nahe an der Stelle, wo sie in der Kloake erscheinen, treten an beiden Seiten zwei stabförmige Spicula auf, welche nur durch eine sehr dünne Wand voneinander getrennt sind (Fig. 44). Diese beiden Stacheln (*Ks*) werden von einer Scheide von Bindegewebe umgeben (*S*); rings um diese befindet sich eine feste Muskelschicht (*Ms*). Etwas mehr proximalwärts (Fig. 45) schiebt sich zwischen Scheide und Muskelschicht eine Lage von sehr

langen, feinkörnigen Epithelzellen; diese Hülle aber umgibt die Stacheln, wie man sieht, nicht ganz (*D*). In der Mitte dieser langen feinkörnigen Epithelzellen findet man ein Lumen, in welchem sich auch feine Körner befinden. Noch mehr proximalwärts (Fig. 46) ist die eben beschriebene epitheliale Hülle, welche höchstwahrscheinlich eine Drüse darstellt, verschwunden; die Stäbe sind breiter und flacher geworden und besitzen hier eine Scheide, welche aus flachen Epithelzellen besteht, und ihre Ringmuskelschicht, welche hier eine bedeutende Dicke hat. Auch liegen die beiden Stäbe jetzt nicht mehr eng aneinander, sondern getrennt, um bald zu enden. Wir haben es hier also mit Stacheln zu tun, welche eine eigene Drüse besitzen und mit dieser zusammen durch einen speziellen Muskel umgeben werden. Das eben beschriebene Organ läßt sich deswegen mit den „strangförmigen Organen“ bei *Neomenia* [WIRÉN (7), tab. 7, fig. 3] vergleichen; letztere zeigen zwar einen andern Bau, besitzen aber auch 2 Kalkstäbe mit Scheide, eine sackförmige Drüse und spezielle Muskeln. Auch bei *Stylomenia salvatori* kommen dergleichen Organe vor [PRUVOT (10), p. 479].

Wie man sieht, beschränkt sich meine Beschreibung nur auf einige Details, während vieles unbeschrieben bleiben muß, wovon ich gern Näheres berichtet hätte; so kann ich vom Nervensystem, von den Geschlechtsdrüsen, vom Perikard und vom Herzen beinahe nichts mitteilen; weil indessen belangreiche Organe wie die Körperbekleidung, die Radula und die Ausführgänge des Perikards mir ziemlich genau bekannt wurden, läßt sich die Frage: mit welchen andern Formen ist *Kruppomenia* am nächsten verwandt? auch ziemlich genau beantworten.

Wie PRUVOT früher schon behauptete [(10), p. 483], lassen sich die Solenogastren in 2 Gruppen verteilen:

1. solche mit dicker Cuticula, hypodermalen Papillen und langen spitzen Stacheln in vielen Lagen übereinander und

2. solche mit dünner Cuticula, ohne Papillen und mit flachen, sich wie Dachziegel deckenden Stacheln.

Ein anderer Einteilungsmodus der Formen, welche eine Radula besitzen, ist folgender:

a) Formen mit polysticher Radula,

b) Formen mit disticher Radula.

Die Formen der Gruppe a sollen nun mit denen der ersten korrespondieren und diejenigen der Gruppe b mit denen der zweiten. Ich habe aber schon früher bewiesen, daß diese Übereinstimmung

keineswegs besteht: außer *Dondersia* und *Macellomenia* bilden noch *Dinomenia* und *Cyclomenia* Ausnahmen von dieser Regel [(15), p. 14, 33]. In dieser Hinsicht schließt sich *Kruppomenia* an diese Formen an. Zwar ist die Cuticula nicht so dick wie gewöhnlich bei *Proneomenia*; auch fehlen die hypodermalen Papillen, aber die Cuticula und die Stacheln lassen doch keinen Zweifel daran übrig, daß *Kruppomenia* zu der 1. Gruppe gehört. Betrachtet man jedoch die Radula, so ist diese ohne Zweifel distich. SIMROTH gibt von der distichen Radula folgende Diagnose: „Jede Querreihe besteht aus nur 2 kräftigen gebogenen kieferartigen Zähnen, deren concave mediale Seite bei den vorderen Paaren in mehrfache Haken ausläuft, ähnlich wie bei manchen Anneliden“ [(8), p. 180] und nennt ferner dieses Gebiß „ein starkes Raubthiergebiß“ [(8), p. 182]. Die besten Beispiele für diese typische distiche Radula liefern wohl *Paramenia* [(4), tab. 31, fig. 67, 68] und *Lepidomenia* [(2), tab. 2, fig. 7]. Zwar besteht die Radula von *Kruppomenia* nicht aus 2 kräftigen gebogenen kieferartigen Zähnen, wie man diese bei den genannten Formen findet, aber dennoch ist sie vom distichen Typus und muß ihre Funktion eine ganz andere sein als die der polystichen Radula. Das Zurückziehen der Radula in einen ventralen pharyngealen Blindsack (Fig. 13) ist ein starker Beweis hierfür. *Kruppomenia* zeigt demnach wieder, daß eine dicke Cuticula mit vielen Lagen hohler spitzer Stacheln nicht immer mit der polystichen Radula zusammengeht. Die behauptete Übereinstimmung zwischen den genannten Gruppen kann daher jetzt nicht mehr aufrecht erhalten werden.

Mit Rücksicht auf den Bau der Radula hat *Kruppomenia* keine nächsten Verwandten; eine Radulasäge, wie sie hier gefunden wird, trifft man nirgends wieder. Meines Erachtens nimmt *Kruppomenia* eine Mittelstellung zwischen *Cyclomenia* und *Paramenia* ein. Mit *Cyclomenia* hat sie die beiden blasenförmigen Speicheldrüsen gemein (cf. 15, tab. 5, fig. 153 mit fig. 11); auch spaltet sich bei dieser Form das präkloakale Organ proximal in 2 Flügel [(15), tab. 5, fig. 166—169]; überdies hat *Cyclomenia* zahlreiche Kiemenlamellen. Ein blasenförmiges Receptaculum seminis kommt bei verschiedenen andern Solenogastren vor (*Dondersia*, *Proneomenia ueberi* und *longa*, *Neomenia*). Mit *Neomenia* hat *Kruppomenia* ferner das mit einer Drüse versehene Copulationsorgan gemein. Schon früher hielt ich eine Verwandtschaft mit *Paramenia* für möglich [(19), p. 249] und zwar mit *Paramenia (Purarrhopalia) pruvoti*. Diese Form aus Banyuls lebt frei, und ihr Längenindex beträgt 5. Die Stacheln sind *Proneomenia*-artig, und

zwar kommen auch hakenförmige Spicula vor [(4), tab. 25, fig. 5c]; die Cuticula ist dick, und die Stacheln liegen in vielen Lagen übereinander [(4), tab. 30, fig. 60]; das dorsoterminalle Sinnesorgan ist terminal; die Fußrinne biegt in die Kloake um; das präkloakale Organ teilt sich in 2 Flügel („cornes“ PRUVOT [(4), p. 772, tab. 30, fig. 60, 61]), und es sind 2 komplizierte Copulationsspacula vorhanden, welche aber keine speziellen Drüsen besitzen. Andererseits besitzt *Paramenia* (*Pararrhopalia*) *pruvoti* keulenförmige hypodermale Papillen, zahlreiche Receptacula seminis, und es fehlen Kiemen in der Kloake. Überdies sind 4 Speicheldrüsen vorhanden und zwar ein Paar dorsale und ein Paar ventrale; ihr Bau ist übrigens drüsenartig und ganz abweichend von dem der röhrenförmigen Speicheldrüsen von *Proneomenia*; zum Schluß münden die ventralen getrennt in den Pharynx („oesophage“ PRUVOT [(4), p. 772]) aus. Im 2. Abschnitt dieser Mitteilung werden wir diese Speicheldrüsen noch näher betrachten. Eine gewisse Verwandtschaft mit *Paramenia* kann sehr gut bestehen. Gewiß aber wird diese Verwandtschaft keine nahe sein, wie überhaupt nahe Verwandtschaftsbeziehungen zwischen den jetzt lebenden Solenogastren nicht bestehen.

II. Die Radula der Solenogastren.

In den letzten 10 Jahren sind so zahlreiche Solenogastren bekannt geworden, daß ihre Zahl jetzt auf ungefähr 70 gestiegen ist. Auch wissen wir von der Radula jetzt viel mehr, als dies vor einigen Jahren der Fall war. Man kann sich nun fragen, ob es nicht möglich sei, einen Zusammenhang zwischen diesen verschiedenen Formen der Radula zu finden, und vor allem, ob nicht vielleicht Übergänge zwischen den scharf voneinander getrennten zwei Hauptformen der Radula bestehen.

PRUVOT hat zuerst einen Versuch in dieser Richtung gemacht (14). In seiner klar geschriebenen Publikation behauptet PRUVOT [(14), p. 11], daß die Radula und die Ausführungsgänge der Speicheldrüsen in eng korrelativem Verhältnis zueinander stehen: „que la radula est distique quand les deux conduits débouchent isolément, et devient polystique quand ils aboutissent à un orifice commun (sauf chez la *Proneomenia thulensis*)“. Der letzte Satz nun ist durchaus nicht richtig. Mit *Proneomenia thulensis* gibt es verschiedene andere Formen, bei welchen die Radula bestimmt polystich ist und dennoch die Speicheldrüsen getrennt in den Pharynx ausmünden (*Proneomenia*

weberi und *longa*, *Proparamenia bivalens*, *Proneomenia valdiviae* und *australis*, *Proneomenia acuminata*). Es kommt mir vor, als wenn PRUVOT keineswegs das Recht habe zu behaupten, die distiche Radula sei primitiver, weil nur dort die Speicheldrüsen getrennt in den Pharynx ausmünden, wo eine solche Radula vorkommt.

Im selben Jahre (1902) habe ich denselben Versuch wie PRUVOT gemacht und bin zu Resultaten gekommen, welche etwas von den seinen abweichen [(15), p. 43]. Wir wollen uns hier zunächst die verschiedenen Formen der Radula so genau wie möglich ansehen und kommen dann auf PRUVOT's und meine damals ausgesprochene Meinung zurück.

Nach SIMROTH [(8), p. 180] soll es zwei Formen der Radula (wenigstens bei den Neomeniden) geben:

1. Sie besteht aus Reihen gleichförmiger Zähne. Polystiche Radula.

2. Jede Querreihe besteht aus nur 2 kräftigen gebogenen kieferartigen Zähnen, deren konkave mediale Seite bei den vordern Paaren in mehrfache Haken ausläuft. Distiche Radula.

Die Formen mit polysticher Radula sind folgende: *Proneomenia*, *Dondersia*, *Proparamenia* und *Mucellomenia*. Ich werde die meisten dieser Formen so genau als möglich beschreiben, zuvor aber darauf hinweisen, daß unsere Kenntnis für alle eine sehr mangelhafte ist. Genaue und richtige Angaben über die Radula der Solenogastren sind beinahe nicht da, weil beim Schneiden die Radula immer defekt wird und isolierte Radulae nur von *Proneomenia weberi* und *Chaetoderma nitidulum* und *raduliferum* bekannt sind.

Proneomenia sluiteri HUBRECHT.

(Fig. 63.)

Diese Form wurde zuerst von HUBRECHT bearbeitet (1), später von HEUSCHER (5) und dann von THIELE (16). Hinsichtlich der Radula sind die Meinungen dieser drei Autoren verschieden. Ich habe mir HUBRECHT's Präparate noch einmal genau angesehen, um so möglichst Klarheit in diese Sache zu bringen.

HUBRECHT hat die Radula ausgezeichnet beschrieben und abgebildet [(1), p. 30, tab. 2, fig. 20, 21]. Seine Figuren lassen sich nicht verbessern und geben die Verhältnisse vollkommen naturgetreu wieder. HUBRECHT gibt an, daß die Radulazähne von einer Basalmembran („basal portion“) getragen werden. Diese nun soll sicher

cuticularer Natur sein. während die Radulazähne selbst aus Chitin bestehen sollen. Weiter spricht HUBRECHT als seine Meinung aus, daß diese Basalmembran vom unterliegenden Epithel gebildet wird, die Zähne aber vom Epithel der obern Wand der Radulatasche. In diesem Punkt muß ich HUBRECHT widersprechen. Die Radulazähne werden nicht durch das Epithel der obern Wand der Radulatasche gebildet, sondern von den Odontoblasten im distalen Ende der Tasche. Man muß sich genau klar machen, in welcher Richtung HUBRECHT's Schnitt seiner fig. 20 geht. Am besten kann man dies aus HEUSCHER's schematischer Abbildung der Radula [(5), tab. 21, fig. 13] ersehen. Man sieht dort die Radula der Länge nach getroffen; ganz hinten in der Tasche befinden sich die Odontoblasten, und an dieser Stelle werden die neuen Zähne gebildet. Mehr proximal von dieser Stelle aber fängt das Epithel der Radulatasche an, während die Odontoblasten verschwinden. HUBRECHT's Schnitt (fig. 20) nun geht nicht durch das distale Teil der Radulatasche, wo die Odontoblasten sich befinden, sondern viel mehr proximal und zwar zwischen den Buchstaben W und Z in HEUSCHER's Figur oder noch mehr proximal; ein Blick auf HUBRECHT's Figur wird uns davon sofort überzeugen. In diesem Teil nun hat die Bildung der Radulazähne natürlich schon lange aufgehört, und das Epithel der dorsalen Wand („the epithelium opposite“, cf. in HUBRECHT's fig. 20 u. 21) hat an dieser Bildung keinen Anteil. Zwar zeigt es Falten von genau derselben Form wie die Radulazähne, aber diese Falten haben vielmehr die Funktion, die Zähne zu überdecken, und bilden Taschen für die Zähne; im engen Lumen der Radulatasche muß eine solche Einrichtung wohl vorhanden sein. Daß die dorsale Wand die Radulazähne nicht gebildet haben kann, beweist der Umstand, daß die ganze Innenfläche der Radulatasche, und deshalb auch die dorsale Wand, von einer und derselben Cuticula bedeckt wird. In HUBRECHT's Figuren ist diese Cuticula deutlich und richtig angegeben. Diese Cuticula bildet ebenso die Basalmembran der Radula, sei es auch, daß sie hier eine etwas andere Zusammensetzung hat; sie hat sich nämlich mit dem von HUBRECHT benutzten Karminfarbstoff etwas gelber als die übrige Cuticula gefärbt, was ebenso in HUBRECHT's Figuren sichtbar ist. Die Cuticula der Innenfläche der Radulatasche und die Basalmembran der Radula bilden aber zusammen eine kontinuierliche Schicht. Diese Verhältnisse sind auch in HUBRECHT's fig. 21 deutlich; die Radula ist tangential getroffen und zwar an der Stelle, wo sie umbiegt (cf. HEUSCHER's fig. 13 r). HUBRECHT's

Schnitte gestatten aber leider nicht, die Bildung der Radulazähne und der Basalmembran zu untersuchen. Dagegen ist HEUSCHER's fig. 14 in dieser Hinsicht sehr lehrreich; die Odontoblasten (*odb*) bilden einen Teil der Wand der Radulatasche, und die Radula selbst kann man als cuticulare Bildung auffassen. Wie indessen die tragende Cuticula (Basalmembran) sich bildet, wird auch aus dieser Figur nicht klar. Wahrscheinlich sind HEUSCHER's Schnitte zu dick, ebenso wie sie zu dick sind, um ein klares Bild der Basalmembran zu geben. Deswegen bezweifelt THIELE das Bestehen einer Basalmembran und bildet eine solche auch nicht ab [(16), fig. 41, 42]. Wenn er aber schreibt: „Die Abbildungen von HUBRECHT und HEUSCHER dürften, insoweit sie eine Grundmembran darstellen, teils auf zu dicke Schnitte gegründet sein“ [(16), p. 268], so ist dies bestimmt unrichtig, wenigstens für die von HUBRECHT untersuchten Exemplare von *Proncomenia slüteri*. Eine Basalmembran ist bestimmt vorhanden, wie sie von HUBRECHT richtig beschrieben und abgebildet wurde. Sie könnte ja freilich bei HEUSCHER's Exemplaren fehlen; in diesem Fall würden wir es aber bestimmt mit einer andern Species zu tun haben, wofür auch in andrer Hinsicht bestehende Unterschiede sprechen würden (*Proncomenia langi*). Meine Fig. 63 illustriert noch einmal das Bestehen der Basalmembran; sie stellt einen Teil von HUBRECHT's fig. 21 bei starker Vergrößerung dar.

Proncomenia weberi NIERSTRASZ und *longa* NIERSTRASZ.

(Fig. 64—70.)

Die Radula dieser Formen wurde schon früher von mir beschrieben und abgebildet [(15), p. 4, 8, tab. 1, fig. 17, 26]. Der damals gegebenen Beschreibung habe ich nur sehr wenig hinzuzufügen. Es unterliegt keinem Zweifel, daß hier eine distinkte und gut entwickelte Basalmembran vorhanden ist. Von *Proncomenia weberi* isolierte ich die Radula, und in dieser Hinsicht sind meine Angaben bestimmt richtig. In Fig. 64 sieht man eine Abbildung der isolierten Radula auf der Grundmembran. Wie man bemerkt, sind die mittlern Zähne größer und breiter als die übrigen, ein Umstand, welcher auch z. B. in Fig. 67 deutlich ist. Die Basalmembran ist, wie schon früher gesagt, bestimmt eine cuticulare Bildung: in den Figg. 65—69 findet man sie abgebildet (*C*). In Fig. 68, einem horizontalen Schnitte durch das distale Ende der Radulatasche, sieht man die schon gebildeten Zähne auf der Grundmembran (*c*), welche eine cuticulare Bildung

des Wandepithels der Tasche darstellt, während die Zähne von den zahlreichen, mit runden Kernen versehenen Odontoblasten (*Od*) gebildet werden; letztere füllen die Radulatasche beinahe ganz aus, so daß vom Lumen nur sehr wenig übrig bleibt. Noch deutlicher ist die Fig. 69, ein Längsschnitt durch die Radulatasche. Das ventrale Wandepithel (*E*) endet im distalen Ende der Tasche mit einigen hohen Epithelzellen, welche keine Cuticula abscheiden; die Bildung dieser letztern fängt erst etwas mehr proximal an. Die dorsale Wand der Tasche besteht aus hohen, feinkörnigen Epithelzellen (*D*), welche Taschen für die Radulazähne bilden (cf. *Proneomenia sluiteri*). Das distale Ende der Tasche wird von den Odontoblasten (*Od*) gebildet, welche die Zähne erzeugen.

Was uns nun speziell interessiert, ist der Umstand, daß die Radulatasche durch ein medianes Septum in zwei Teile getrennt wird (Fig. 68 *S*), in welchen beiden Zahnreihen, und zwar unabhängig voneinander, entstehen. Dieses Septum ist konstant; so sieht man es auch in dem longitudinalen Schnitt der Fig. 69. Die Radulatasche kann sogar distal mit zwei freien Ausläufern enden. Mehr proximalwärts schwindet das Septum, und die zwei in der linken und rechten Abteilung gebildeten Zahnreihen vereinigen sich zu der definitiven Radula. Beim Übergang der Tasche in den Pharynx können beide Teile der Radula sich schon vereinigt haben oder noch durch eine Falte der ventralen pharyngealen Wand getrennt bleiben (Fig. 65); eine solche Falte verschwindet aber mehr proximalwärts im Pharynx. Die polystiche Radula von *Proneomenia weberi* und *longa* setzt sich also aus zwei Teilen zusammen, und man kann noch oft den doppelten Ursprung auch im proximalen Teil durch eine Falte an der ventralen pharyngealen Wand erkennen (Fig. 66), welche sich sogar proximal von der Umbiegungsstelle der Radula fortsetzen kann (Fig. 67). In meiner isolierten Radula ist diese feine Falte schwach, aber deutlich zwischen den medianen Zähnen sichtbar (Fig. 64). Fig. 67 ist interessant, weil sie die soeben genannte Falte (*F*) zeigt und überdies die größere Falte *S*, welche eine Fortsetzung des Septums der Radulatasche ist. Fig. 70 endlich illustriert die Radulatasche genau distal von der Stelle, wo sie sich in den Pharynx öffnet; das Septum (*S*) verschwindet nach und nach, und die beiden Hälften der Radula liegen nebeneinander.

Faßt man diese Resultate zusammen, so kann man sagen, daß die stark entwickelte Radula von *Proneomenia weberi* — und von *Proneomenia longa*, welche Form eine ähnliche Radula besitzt, wenn

auch die Zähne eine andere Gestalt haben — sich aus zwei Teilen zusammensetzt, welche jeder für sich in einer Abteilung der Radulatasche gebildet werden und zwar in der Weise, daß die Basalmembran eine cuticulare Bildung der lateralen Wandzellen dieser Abteilungen darstellt, während die Radulazähne nur von den medianen und distalen Zellen (Odontoblasten) gebildet werden. Beide Radulahälften liegen einander gegenüber und bilden auf diese Weise die definitive einheitliche Radula; doch bleibt oft eine feine Spalte zwischen beiden Teilen erhalten.

Man muß sich nun fragen, ob die Radula der andern Arten der Gattung *Proneomenia* ähnlich gebaut ist wie bei *Proneomenia weberi* und *longa*. Bei *Proneomenia slüiteri* konnte ich nicht finden, daß die Radula eine doppelte Anlage hat. HUBRECHT'S Querschnitte zeigen eine einheitliche polystische Radula; die Schnitte, in welchen sich die Radulatasche befinden soll, fehlen, und auf diese kommt es in erster Linie an. HUBRECHT'S fig. 20 zeigt die einheitliche Radula richtig und klar. Weder HEUSCHER (5) noch THIELE (16) vermelden etwas Näheres, so daß höchstwahrscheinlich *Proneomenia slüiteri* sich mit Rücksicht auf die Radula wie in so vielen andern Punkten von *Proneomenia weberi* und *longa* entfernt.

Proneomenia vagans KOWALEVSKY et MARION.

Nach den Angaben von KOWALEVSKY u. MARION [(2), tab. 4, fig. 14] und von THIELE [(9), p. 262] unterliegt es keinem Zweifel, daß die Radula dieser Form einer Basalmembran entbehrt. In dieser Hinsicht besteht deshalb ein Unterschied gegenüber *Proneomenia weberi* und *longa*. Doch muß ich darauf hinweisen, daß auch bei *Proneomenia vagans* die 2 mittlern Zähne die breitesten sind [THIELE (9), p. 262]. Von einer doppelten Anlage der Radula zeigen weder THIELE'S noch KOWALEVSKY u. MARION'S Beschreibung und Abbildungen eine Spur. Eine Figur aber von KOWALEVSKY u. MARION verdient unsere Aufmerksamkeit, nämlich fig. 15, tab. 4. Hier sieht man einen Querschnitt, in welchem die Radula zweimal getroffen ist. Der dorsale Radulaschnitt stellt die Radula in der Radulatasche dar, und man konstatiert, daß letztere auch hier durch ein Septum in zwei miteinander kommunizierende Teile getrennt wird. Deshalb

besteht auch in diesem Punkt Übereinstimmung mit *Proneomenia weberi* und *longa*. Beschreibungen der Radulatasche von *Proneomenia vagans* fehlen leider.

Ähnlich wie diese soll die Radula von *Proneomenia desiderata* [(2), p. 59] und *gorgonophila* [(2), p. 76] gebaut sein.

Proneomenia acuminata WIRÉN.

Nur bekannt aus WIRÉN'S Beschreibung (7). Diese ist mir nicht klar. WIRÉN schreibt: „Der ganze Schlund ist mit einer dünnen Cuticula versehen. Diese setzt sich auch auf der Zunge fort, ist dort verdickt und bildet die Radula, die also nicht, wie bei den meisten Mollusken, fast frei auf der Zunge liegt, sondern an jedem Punkt mit dem darunter liegenden Epithel zusammenhängt. Sogar der vordere Rand der Radula geht ganz deutlich auf dem vor der Zunge liegenden Teil der Schlundwand in die Cuticula über. Die Radula besteht aus einer verhältnismäßig ziemlich dicken Grundmembran und rudimentären Zähnen, welche verursachen, daß die obere Kontur der Radula auf Längsschnitten eine Zickzacklinie beschreibt. Ob hier Querreihen von kleinen Zähnen oder nur quer über die Grundmembran gehende Firten vorliegen, kann ich, da ich nur Längsschnitte zu meiner Verfügung hatte, nicht bestimmt entscheiden“ [(7), p. 76]. Die pharyngeale Cuticula verdickt sich und soll die Grundmembran bilden! Die Radula selbst besteht aus einer ziemlich dicken Grundmembran mit rudimentären Zähnen. Hieraus könnte man schließen, daß die Grundmembran die Fortsetzung der pharyngealen Cuticula wäre, und in diesem Falle läge uns derselbe Zustand wie bei *Proneomenia longa* vor. In seiner fig. 9 zeigt WIRÉN weder die Cuticula des Pharynx noch die Basalmembran.

Proneomenia valdiviae THIELE.

Diese Form wurde von THIELE beschrieben und abgebildet (13). Die Radula ist insofern merkwürdig, als sie aus Längsreihen von Zähnchen besteht. THIELE ist geneigt anzunehmen, daß die zwischen den Zähnchen sich befindende Cuticula nicht eine Grundmembran vorstellt, sondern nur durch Verschmelzung der Ränder der Zahnplatten entstanden ist. Inwieweit diese Auffassung richtig ist, läßt sich aus den Abbildungen gar nicht beurteilen. Es handelt sich natürlich darum, ob die Cuticula sich nicht nur zwischen, sondern auch unter den Radulazähnen befindet. Hiervon vermeldet THIELE

nichts; seine fig. 10 könnte man aber auch sehr gut in der Weise interpretieren, daß eine Basalmembran vorhanden wäre.

Proneomenia thulensis THIELE.

THIELE beschreibt die Radula dieser Form nur sehr kurz (11). Von einer Basalmembran spricht er nicht; seine Figuren aber lassen bezweifeln, ob eine solche vorhanden ist. Die Radula liegt mit dem fertigen Ende in einem ventralen Sacke ventral von der Radulascheide und verläuft deshalb wie bei *Proneomenia sluiteri* und *weberi*. Der Bau der Radulascheide selbst wird nicht erwähnt. Zu bemerken ist aber, daß die Zunge „rinnenförmig vertieft ist, so daß sie aus 2 Längswülsten besteht“ [(11), p. 114]. Auch weisen vielleicht die figg. 5 und 6 darauf hin, daß die Radula einen doppelten Ursprung hat.

Proneomenia gerlachei PELSENER.

Die Radula zeigt 40 Zähne auf einer deutlichen Basalmembran [(21), p. 35].

Proneomenia amboinensis THIELE und *Proneomenia (Amphimonia) neapolitana* THIELE.

Die Radula dieser Formen halte ich für verwandt mit der von *Proparamonia bivalens* (cf. S. 675).

Aus diesen Tatsachen ergibt sich, daß die Radula von vielen Arten von *Proneomenia* aus Reihen nebeneinander liegender Zähne besteht, welche auf einer Basalmembran ruhen können. Letztere ist nichts anderes als ein Teil der die Innenfläche des Pharynx bedeckenden Cuticula und gehört eigentlich gar nicht zu der Radula; dies beweist auch ihre Entstehung. Fehlt nun diese Cuticula, so stehen die Zähne direkt auf dem Epithelium des Pharynx. PRUVOT'S „radula polystique continue“ und „discontinue“ bestehen deshalb nicht; die Radula selbst besteht immer aus freien Zähnen, ist immer „discontinue“. Die tragende Cuticula aber kann fehlen; das aber verursacht keine Diskontinuität. Es wäre deshalb vielleicht besser nicht von einer „Basalmembran“ zu reden, sondern ganz einfach von einer „die Zähne tragenden Cuticula“.

Proparamenia bivalens NIERSTRASZ.

(Fig. 71—74.)

Die Radula dieser Form wurde bereits früher von mir beschrieben und abgebildet [(18), p. 19, fig. 88—90]. Ich habe mir die alten Präparate noch einmal genau angesehen und gebe hier einige neue Abbildungen (Fig. 71—74). In einigen Beziehungen bin ich jetzt zu einer andern Meinung gekommen. Fig. 72 gibt einen Zahn wieder und ist zu vergleichen mit meiner frühern fig. 88E. Der Zahn besteht deutlich aus zwei Teilen: der obere (*a*) färbt sich dunkler mit Karmin und besteht aus einer kammartig geformten Lamelle, welche zahlreiche spitze Zähnchen trägt. In Fig. 71 sind letztere durch das Messer wahrscheinlich abgebrochen. Diese kammartig geformte Lamelle nun besteht aus zwei Partien, welche in der Mitte verwachsen sind; das ist in Fig. 72 sehr deutlich. Bisweilen macht es sogar den Eindruck, als ob beide Partien voneinander getrennt wären und wie die Blätter einer Schere funktionierten (Fig. 73). Diese einheitliche (oder doppelte) Lamelle ruht auf einem untern Teil (*b*), welcher sich mit Karmin heller färbt.

Die Radulazähne werden von einer deutlichen Basalmembran getragen (Fig. 71*c*). Man vergleiche diese Figuren mit den früher von mir gegebenen und speziell mit der fig. 88F.

Auf p. 44 (15) schrieb ich: „a close observation of this radula will still reveal its origin from a distichous radula; when the teeth of a distichous radula approach each other and broaden whilst the basal ends fuse into each other, a radula like that of *Proparamenia* may originate.“ So etwas konnte sehr gut stattfinden. Jetzt aber glaube ich eine nähere Verwandtschaft von *Proparamenia* mit *Proneomenia* annehmen zu dürfen. Man vergleiche auch Fig. 74, einen Querschnitt durch die Radulatasche von *Proparamenia bivalens*. Diese zeigt eine Anlage von Zähnchen (*a*); bei *c* liegen die neu gebildeten Zähnchen nebeneinander; bei *b* sieht man die untere Partie des nächstfolgenden Radulazahns (cf. Fig. 71). Es kommt mir wahrscheinlich vor, daß die Zähnchen *c* miteinander an der Basis verwachsen und daß erst später die untere Partie *b* sich bildet. Bei starker Vergrößerung macht ein Radulazahn wie der der Fig. 72 den Eindruck, als bestände er aus miteinander verwachsenen Zähnchen. Diese Auffassung kommt mir jetzt besser vor als die, nach welcher der Radulazahn aus 2 verwachsenen distichen Zähnen

entstanden sein soll. Man vergleiche aber, was bei *Dinomenia verrucosa* und *hubrechtii* von der distichen Radula gesagt wird (cf. S. 684. 685).

Noch in einer andern Hinsicht ist Fig. 73 interessant. Sie zeigt nämlich, daß die Radulatasche durch ein Septum in zwei miteinander zusammenhängende Teile geschieden wird (S). In jedem dieser Teile nun bilden sich Zähnchen, und diese Tatsache ist ein starker Beweis für die Meinung, daß der große Radulazahn (Fig. 71, 72) aus 2 verwachsenen kleinern Zähnen besteht.

Diese Resultate lehren uns, daß eine ziemlich nahe Verwandtschaft von *Proparamenia* mit *Proneomenia* mit Rücksicht auf die Radula sehr wohl möglich ist, sei es auch, daß die Radula der zuerst genannten Form sich in einer sehr bestimmten Richtung entwickelt hat.

Wichtig ist die Frage, ob es auch andere Formen gibt, deren Radula einen ähnlichen Bau zeigt wie die von *Proparamenia*. Eine solche Form nun liegt uns in *Proneomenia amboinensis* vor. Die Radula wurde von THIELE in folgender Weise beschrieben: „Die Radula ist insofern ganz eigenartig, als sie zwar mit zahlreichen Zahnreihen ausgestattet ist, diese aber durch eine Rinne in der Mitte geschieden sind, so daß sie von 2 Wülsten getragen werden, und jede Hälfte einer Querreihe ist mit den basalen Theilen der Zähnchen verschmolzen. Da diese Kämme nach hinten gerichtet sind, so erhält man ihr Flächenbild in den Schnitten durch den abwärts gebogenen Vorderteil der Radula. Hier erkennt man, daß jede Hälfte mit etwa 14 spitzen Zähnchen besetzt ist“ [(12), p. 736]. Auch THIELE'S fig. 9 ist lehrreich. Man sieht die beiden Zähne durch eine Spalte voneinander getrennt und bemerkt weiter, daß sie nicht homogen sind, sondern aus einer obern und einer untern Partie bestehen, genau so, wie wir es bei der Radula von *Proparamenia* gesehen haben. Eine große Übereinstimmung im Bau der Radula von *Proneomenia amboinensis* und *Proparamenia bivalens* ist nicht zu leugnen.

Vielleicht schließt sich hier die Radula von *Proneomenia neapolitana* THIELE [(9), tab. 14, fig. 77, 78) an.

Proneomenia australis THIELE.

Völlig isoliert ist die Radula von *Proneomenia australis*, welche nach THIELE aus zwei Reihen kegelförmiger, spitzer Zähnchen, und zwar etwa 12 Paaren hintereinander, bestehen soll [(16), p. 259].

Dondersia festiva HUBRECHT und *annulata* NIERSTRASZ.

(Fig. 50—62.)

2 Individuen von *Dondersia festiva* aus Neapel standen mir zur Verfügung, von welchen eines schon vor 20 Jahren von HUBRECHT bearbeitet wurde (3). Das 2. Exemplar wurde von mir in Schnittserien zerlegt, und diese werden wir zuerst besprechen.

Fig. 50 zeigt einen Schnitt durch Pharynx und Radulatasche. Die pharyngeale Wand ist stark gefaltet und besteht aus hohen, zylindrischen Epithelzellen mit spitzen Kernen; sie wird von einer dicken Muskelschicht umgeben. Die Radulatasche ist schief getroffen und zwar etwas hinter der Stelle, wo sie mit dem Pharynx kommuniziert. Ihre Wand zeigt runde Kerne; es können aber auch wie bei *Kruppomenia* spitze, dunkel sich färbende Kerne vorkommen. Die Radula ist an 4 Stellen getroffen, und dieser Schnitt zeigt sie sowohl im Pharynx wie in der Radulatasche. In der Tasche nun bilden sich, wie man sieht, 2 Radulazähne vom polystichen Typus: lange, kammförmige, etwas gebogene Platten, mit kleinen Zähnchen besetzt (*a*). Die obere dieser 2 Platten ist in der Mitte eingeknickt. Es läßt sich nicht unterscheiden, ob wir es hier mit gekämmten Lamellen (cf. die Radula von *Proparamenia*) oder mit Zähnchen auf einer Basalmembran (cf. die Radula von *Proneomenia weberi*) zu tun haben; hierfür sind die Schnitte viel zu klein. Dorsal von diesen 2 Zähnen, aber auch noch in der Tasche, findet man 2 breite, spitz zulaufende birnförmige Zähne, welche sich mit der breiten Seite berühren (*b*). Im Pharynx selbst endlich sieht man 2 nebeneinander stehende lange Zähne (*d*), welche sich dunkler färben als die sich in der Tasche befindenden Zähne.

Proximal von diesem Schnitt kommuniziert die Radulatasche mit dem Pharynx, und an dieser Stelle findet man folgende Zähne: 2 kammförmige Zähne nicht oben, sondern nebeneinander (Fig. 51 *a*) und 2 Paar birnförmiger Zähne, von welchen das dorsale (*c*) viel länger und spitzer ist als das ventrale (*b*). Lange, spitze Zähne, wie in Fig. 50 *d*, fehlen in diesem Schnitt.

Der am nächsten proximale Schnitt (Fig. 52) zeigt ein Paar birnförmiger Zähne, welche sich mit der Basis berühren (*b*), dorsal von diesen 2 Paar schmalerer Zähne, welche sich nicht mit der Basis, sondern mit der Spitze berühren (*c*), und endlich dorsal von diesen einen sehr spitzen Zahn, welcher aus 2 an der Spitze verwachsenen Zähnen besteht (*d*).

Fig. 53. der nächstfolgende Schnitt, zeigt nur 1 Paar der sich mit der Spitze berührenden oder verwachsenen Zähne (*c*) und 2 Paar der langen zusammengesetzten Zähne (*d*) wie in der vorigen Figur. Der am meisten proximale Schnitt (Fig. 54) endlich zeigt uns einen langen zusammengesetzten Zahn (*d*).

Wie man sieht, gibt es bei *Dondersia festiva* sehr verschiedene Formen von Zähnen, zwischen denen manche Übergänge bestehen. Erstens haben wir in der Radulatasche selbst Anlagen von breiten kammförmigen Zähnen oder 2 solche nebeneinander (Fig. 51 *a*), dorsal von diesen birnförmige Zähne, die sich mit der Basis (Fig. 50 *b*) oder mit der Spitze berühren (*c*), und zum Schluß im Pharynx selbst spitze zusammengesetzte Zähne (*d*); zwischen *c* und *d* gibt es verschiedene Übergänge. Die 2 langen spitzen Zähne der Fig. 50 halte ich für Fragmente eines spitzen zusammengesetzten Zahnes (*d*).

Sehen wir uns jetzt HUBRECHT's Exemplar an. Er selbst hat die Radula von *Dondersia festiva* erwähnt und abgebildet, aber nicht beschrieben [(3), fig. 10]. Seine fig. 10 ist merkwürdig; man sieht in dieser etwa dieselbe Reihenfolge von Zähnen, wie sie soeben von mir beschrieben wurde: breite und schmale, runde und 2 spitze Zähne im Pharynx. Die Radula dieses Exemplars werde ich jetzt etwas genauer abbilden (Fig. 55–59).

Der am meisten proximale Schnitt zeigt die Radula im Pharynx; die Zähne sind aber durch das Messer so verschoben und gebrochen, daß es unmöglich ist, ihre Form genau zu untersuchen. Nur einen Zahn konnte ich gut unterscheiden (Fig. 59); er stellt genau die Hälfte eines Zahnes *d* des vorigen Exemplars dar. Der nächste Schnitt trifft schon die Radulatasche, deren Vorderwand noch sichtbar ist (Fig. 58). Es sind 2 Paar von Zähnen vorhanden, welche mit der breiten Basis beinahe einander gegenüber liegen (*b*). Der 3. Schnitt (Fig. 57) zeigt 2 breite unpaare Zähne *a* und 3 Paar Zähne *b*, von welchen der am meisten dorsal gelegene aber lang und spitz wird und zu vergleichen ist mit den Zähnen *c* oder *d* des vorigen Exemplars. Der 4. Schnitt zeigt 2 unpaare Lamellen (*a*), welche starke Zahnchen tragen und dorsal davon Paare von Zähnen *b* und *c* (Fig. 56). Der 5. Schnitt, welcher der am meisten distale ist, zeigt eine gezähnelte Lamelle (*a*) und dorsal von dieser einen unpaaren, in der Mitte eingeschnürten Zahn und ein Fragment, und ein Paar von Zähnen *c* (Fig. 55).

Ein Vergleich nun dieser Radula mit der des vorigen Exemplars zeigt eine beinahe vollkommene Übereinstimmung, wenn auch Unter-

schiede in der Zahnform vorhanden sind und die Folge der Zähne etwas verschieden ist. Bei beiden Individuen kommen in der Radulatasche stark oder schwach gezähmelte Radulaplatten vor; diese teilen sich mehr proximalwärts in zwei Teile. Dorsal von diesen findet man birn- oder Sförmige Zähne, welche sich mit der Basis oder mit der Spitze berühren oder verwachsen sind (was nicht zu entscheiden ist); im Pharynx selbst stehen die langen spitzen, aus 2 mit der Spitze verwachsenen kleinern Zähnen bestehende Zähne.

HUBRECHT hat demnach die Radula von *Dondersia festiva* richtig abgebildet, wenn auch etwas schematisch. Man sieht in seiner Figur deutlich die breiten Platten *a*, die Zähne *b* und *c* und im Pharynx *d*.

Die breiten Platten in der Radulatasche erinnern an die polystiche Radula von *Proncomenia weberi* oder besser noch an die Radula von *Proparamenia*.

Diese sehr typische Radulaform findet vielleicht nur Verwandte in der Radula von *Stylomenia salvatori* [(10), tab. 12, fig. 9, 10]. Bei dieser Form besteht die Radula aus den Zähnen *d*, welche wir bei *Dondersia festiva* gefunden haben.

Jetzt werden wir *Dondersia annulata* mit *Dondersia festiva* vergleichen. Früher beschrieb ich diese Form und hob verschiedene Punkte der Übereinstimmung mit *Dondersia festiva* hervor [(15), p. 35]. Auch die Radula wurde von mir erwähnt und abgebildet. In den Figg. 60—62 gebe ich jetzt neue Abbildungen, welche die Verhältnisse genauer wiedergeben. Fig. 60 stellt einen Schnitt durch die Pharynxwand und die Radulatasche dar. Die Wand dieser letztern besteht an der dorsalen Seite aus mehreren Lagen von Epithelzellen mit runden Kernen; die ventrale Wand aber wird von einer Lage hoher Epithelzellen mit langen, stark sich färbenden Kernen gebildet (cf. *Krappomenia*), und, was interessant ist, die Wand wird hier von einer deutlichen Cuticula bedeckt. In der Tasche ist eine lange breite Zahnplatte gebildet. Mehr proximalwärts, an der Stelle, wo die Radulatasche sich in den Pharynx öffnet, findet man in der Tasche 2 große breite Zahnplatten, von welchen die obere in zwei Teile geteilt ist (Fig. 61); es ist aber auch möglich, daß im ganzen 3 Platten vorhanden sind, von welchen 2 sich zum Teil bedecken. Die obere Platte trägt einige Zähnchen, vielleicht auch die untere (auf welcher sie nicht angegeben sind). Die Schnitte sind so winzig klein, daß vieles zweifelhaft bleiben muß. Im Pharynx selbst steht ein langer Zahn, welcher sich aus zwei Hälften zusammensetzt und direkt mit ähnlichen Zähnen von

Dondersia festiva zu vergleichen ist. Neben diesem und tiefer im Schnitt schimmert ein 2. Zahn durch. Fig. 62 zeigt die Radula im Pharynx. Die ventrale Pharynxwand bildet seitliche Taschen, in welchen die Radulazähne festgehalten werden. Auch hier findet man breite und flache Zähne und zwar 3 übereinander, oder vielleicht 5, d. h. 2 Paar und 1 unpaaren Zahn; es läßt sich aber nicht entscheiden, ob die untern 2 Zähne doppelt sind oder ob sie durch das Messer in zwei Teile zerbrochen worden sind. Oben in diesem ventralen pharyngealen Blindsack steht ein großer Radulazahn, welcher ebenso wie bei *Dondersia festiva* aus 2 mit der Spitze verwachsenen gekrümmten Zähnen besteht; nun sieht man zwischen diesen beiden eine graue transparente Masse. Ob diese letztere kalkig ist, läßt sich nicht entscheiden; auch bin ich im unklaren, in welchem Verhältnis diese Masse zu dem Radulazahn steht. Vielleicht sind diese Zähne in der Mitte solid, aber auch in diesem Falle wäre eine direkte Übereinstimmung mit *Dondersia festiva* gewiß vorhanden. Früher hielt ich die breiten Platten für die Fußstücke der Radulazähne; ein genauer Vergleich mit *Dondersia festiva* aber hat mich bewogen, meine Meinung in dieser Hinsicht zu ändern.

Es ist mir völlig unklar, wie man sich den Bau der Radula von *Dondersia* erklären soll, und auch, wie eine solche beim Weiterwachsen sich umbildet. Denn sind einmal die spitzen Zähne im Pharynx abgenützt, so müssen sie von andern neuen Zähnen ersetzt werden. Es hat nun den Anschein, als ob bei *Dondersia festiva* die breiten, Zähnchen tragenden Radulaplatten in der Radulatasche sich in zwei Teile teilen und von breit erst rund und nachher lang und schlank werden, während die Zähnchen verloren gehen. Schließlich wird ihre Lage von horizontal vertikal und berühren sie sich mit den Spitzen, welche miteinander verwachsen. Den richtigen Verlauf eines solchen Prozesses in der kurzen Strecke der Radulatasche kann ich mir aber absolut nicht vorstellen. Jedenfalls zeigt diese Radula Verwandtschaft mit der von *Proncomenia* oder *Proparamenia* und muß man sich vorstellen, daß die sogenannte monoserielle Radula von *Dondersia* (und von *Stylomenia*) sich aus einer polystichen Radula entwickelt hat.

Macellomenia palifera PRUVOT.

Völlig isoliert ist die Radula von *Macellomenia palifera* PRUVOT [(4), tab. 31, fig. 75]. Diese zeigt einen unpaaren medianen kammförmigen Zahn ohne Basalmembran. Demnach ist sie absolut nicht mit der

polystichen Radula von *Proneomenia weberi* zu vergleichen. Eine gewisse Übereinstimmung mit *Kruppomenia* ist vielmehr anzunehmen, indem nämlich beide Formen kammförmige Radulazähne zeigen, wenn auch *Kruppomenia* zwei und *Macellomenia* nur einen.

Wie man sieht, findet sich eine große Variation von Radulaformen bei dem sogenannten polystichen Typus. Es ist denn auch rationell, eine scharfe Trennung zwischen den verschiedenen Typen einzuführen. Unmöglich ist es, die Radula von *Dondersia* und *Stylomenia* polystich zu nennen, wenn man die oben erwähnte Definition SIMROTH'S annimmt. Doch hat PRUVOT dies versucht; er schreibt nämlich: „La *Stylomenia salvatori* a une radula qui doit être attribuée au type polystique, puis qu'elle est formée de pièces impaires seulement et que les deux conduits salivaires débouchent par un orifice commun, et polystique discontinue puisque chacun des stylets dentaires naît dans une crypte spéciale“ [(10), p. 487]. Wie wir aber schon oben hervorgehoben haben, ist die Tatsache, daß die beiden Speicheldrüsen vereinigt in den Pharynx ausmünden, in dieser Hinsicht absolut wertlos. Der Unterschied zwischen der „discontinue“ und „continue“ Radula (PRUVOT) ist auch wertlos. PRUVOT nennt nämlich eine Radula „discontinue“, wenn sie, wie bei *Proneomenia vagans*, der Basalmembran entbehrt, und „continue“, wenn letztere anwesend ist. Weil nun aber die Basalmembran ein Produkt der Epithelzellen der Radulatasche und keineswegs der Odontoblasten ist, gehört sie nicht zu der Radula. Die Radula von *Proneomenia sluiteri* ist ebensogut „discontinue“ wie die Radula von *Proneomenia vagans*. Diese meine Meinung, welche sich hauptsächlich auf das Studium von *Proncomenia sluiteri*, *weberi* und *longa* stützt, wäre indessen zu prüfen an den Zuständen, welche man bei andern Arten von *Proneomenia* findet. Doch bedeutet natürlich das Fehlen einer Basalmembran bei *Proncomenia vagans* (und *Proneomenia langi*?) einen wichtigen Unterschied von dieser Form mit den genannten 3 Arten. Die Radula von *Stylomenia* schließt sich besser an die von *Dondersia* an, und beide Arten haben sich in dieser Hinsicht in einer sehr speziellen Richtung entwickelt. Eine solche Radulaform könnte man aber sehr passend „monoserial“ nennen. Dasselbe gilt für *Proncomenia australis*, deren „biserial“ Radula auch nicht direkt mit der von *Proneomenia sluiteri* zu vergleichen ist. Für die Radula von *Proneomenia sluiteri*, *weberi* usw. könnte man den Namen „poly-

serial“ (oder polystich) sehr gut beibehalten. Dagegen bildet die Radula von *Proparamenia* und *Proneomenia thulensis* (und von *Amphimonia neapolitana*?) wieder einen andern Typus, und dasselbe gilt auch für *Macellomenia*. Wie man sieht, zeigt die Radula bei den verschiedenen Arten von *Proneomenia* so wichtige Unterschiede, daß eine Einteilung in kleinere Gattungen in der Zukunft wahrscheinlich notwendig werden wird. Schon früher habe ich darauf mit Nachdruck hingewiesen, und THIELE hat für *Proneomenia neapolitana* richtig den Namen *Amphimonia* vorgeschlagen. Wir brauchen aber, bevor eine solche Einteilung mit gutem Erfolg durchgeführt werden kann, ausführliche und genaue Untersuchungen von den andern Organen der vielen Arten.

Als Resultat ergibt sich demnach, daß man verschiedene Formen der Radula des sogenannten „polystichen“ Typus unterscheiden kann:

1. Die polyseriale Radula. Diese besteht aus zahlreichen nebeneinander liegenden Zähnen, welche auf einer Basalmembran stehen — Typus *Proneomenia sluiteri* — oder letzterer entbehren können — Typus *Proneomenia ragans*.

2. Die biseriale Radula, weil sie aus zwei Reihen von hintereinander liegenden Zähnen besteht. Typus *Proneomenia australis*.

3. Die monoseriale Radula. Diese zeigt im Pharynx nur eine Reihe von hintereinander liegenden Zähnen. Typus *Dondersia festiva*.

4. Die doppelt kammförmige oder pectinide Radula, welche zwei verwachsene kammförmige Lamellen zeigt. Typus *Proparamenia bivalens*.

5. Die einfache kammförmige oder pectinide Radula, welche nur eine gekämmte Radulaplatte zeigt. Typus *Macellomenia palifera*.

Wie ein Zusammenhang zwischen diesen verschiedenen Typen möglich ist, habe ich schon besprochen.

Wenden wir uns jetzt zu der distichen Radula, d. h. zu der Radula, welche aus Querreihen von „kräftigen gebogenen, kieferartigen Zähnen, deren concave mediale Seite bei den vordern Paaren in mehrfache Haken ausläuft, besteht“ (СИРОТН). Wie man sofort bemerkt, ist der Unterschied zwischen einer solchen Radula und einer, wie sie bei *Kruppomenia* gefunden wird, nicht groß. Zwar sind die Radulazähne von *Kruppomenia* nicht kräftig, gebogen oder kieferartig und läuft ihre mediale Seite nicht in Haken aus; ihre Funktion aber ist genau dieselbe, d. h. sie bewegen sich gegeneinander wie die Blätter einer Schere.

Folgende Formen nun besitzen eine distiche Radula: *Paramenia*, *Ismenia*, *Lepidomenia*, *Echinomenia*, *Dinomenia*, *Cyclomenia* und *Kruppomenia*.

Von *Ismenia ichtthyodes* (4), *Echinomenia corallophila* (2), *Paramenia sierra* (4) und *Paramenia cryophila* (21) sind die Daten in bezug auf die Radula sehr mangelhaft.

Paramenia (Pararrhopalia) pruvoti SIMROTH.

Die Radula von *Paramenia (Pararrhopalia) pruvoti* wurde genau von PRUVOT beschrieben und abgebildet: „chaque rangée formée seulement de deux forts crochets recourbés, munis de trois petites denticulations à leur bord interne et s'appuyant en dehors sur deux bourrelets“ [(4), p. 771, tab. 30, fig. 58].

Paramenia impeza und *sierra* [(4), p. 787, 788] schließen sich an *Paramenia (Pararrhopalia) pruvoti* an.

Lepidomenia hystrix KOWALEVSKY et MARION.

Diese Form wurde genau von KOWALEVSKY u. MARION beschrieben [(2), p. 16]. Der Bau der Radula dieser Form stimmt sehr gut mit der von *Paramenia* überein. KOWALEVSKY u. MARION's fig. 10 zeigt aber, daß auch bei dieser Form die Radulatasche durch ein Septum in zwei Teile getrennt wird und daß sich in beiden Teilen Zähne bilden.

Cyclomenia holosericea NIERSTRASZ.

(Fig. 47—49.)

Die Radula dieser Form wurde früher von mir beschrieben und abgebildet [(15), p. 31, tab. 5, fig. 153—158]. Meine damals gegebene Beschreibung und meine Figuren sind richtig, doch will ich jetzt einige Strukturverhältnisse genauer beschreiben. An den damals veröffentlichten Figuren sieht man schon, daß die Radulaplatte sich aus zwei Teilen zusammensetzt: der eigentlichen Platte mit den Zähnen (dunkel rot) und der darunter liegenden Schicht (rosa). Zusammen bilden diese die Radula. Die zuletzt genannte Schicht nun ist gewiß rein cuticularer Zusammensetzung; sie färbt sich mit Karmin rosa und läßt sich gut schneiden. Man kann auch sehr gut sehen, daß diese cuticulare Schicht senkrecht zur Oberfläche fein, aber deutlich gestreift ist (Fig. 48, 49). Sie besteht, soweit ich es beurteilen kann, aus verklebten Cilien.

Dieser Umstand schließt sich direkt an HOLMGREN's Wahrnehmungen an. Gibt doch dieser Forscher an, daß die Mundschild-, Körperhaut- und Mitteldarm-Cuticula von *Chaetoderma nitidulum* aus verklebten Cilien bestehen soll [(20), p. 14—20]. — Die zuerst genannte Partie dagegen stellt die Radulaplatte vor und ist gewiß von anderer Natur. In der Radulatasche ist sie chitinös und färbt sie sich mit Karmin gelb. Im Pharynx aber färbt sie sich rosarot und ist viel stärker chitinös, so daß sie beim Schneiden zersplittert; niemals trifft man die Radulaplatten in den Schnitten durch diese Gegend ganz intakt an. Man muß sich nun die Frage stellen: wo werden diese beiden Parteien gebildet? In meiner früher gegebenen fig. 158 (15) wird die ganze Platte durch die Wand des eingestülpten distalen Teils der ventralen pharyngealen Aussackung, welche als Radulatasche fungiert, gebildet (a), während der Pharynx (b) ganz frei von dieser ist. Hier hat es deshalb den Anschein, als ob beide Parteien der Radula von den Zellen der Radulatasche gebildet worden seien und also zusammen die Radula repräsentieren; deshalb schrieb ich auch damals: „the radula is an exclusively cuticular formation: a basal membrane with some teeth, attached to the radula-sac in crypts“ [(15), p. 31]. Dasselbe zeigt uns nun die Fig. 49c: die Zellen der Radulatasche sind zylindrisch und stark fibrillär; sie tragen die (schwarze) chitinöse und (graue) cuticulare Partie, während die Pharynxwand rechts ganz frei ist. Es gibt nun aber im proximalen Teil der Radulatasche Stellen, an welchen die Verhältnisse andere sind. Hier schließt sich die Pharynxwand eng an die Radula an (Fig. 49b), so daß diese zusammen mit der Wand der Radulatasche eine Schicht bilden. Und hier ist die Trennung zwischen den beiden Parteien der Radula viel weniger scharf ausgeprägt, ja sie kann sogar ganz fehlen, so daß beide Parteien direkt ineinander übergehen; es hat jedoch den Anschein, als ob die Pharynxwand sich auch an der Bildung dieser einheitlichen Schicht beteiligte. Daß aber die Wandzellen der Radulatasche gewiß sich ebenfalls hieran beteiligen, beweist dieselbe Figur (a), bei der man die Bildung eines Zahns, ganz unabhängig von der Platte, von diesen Zellen sieht. Solche isolierte Zähne vereinigen sich später mit der Radulaplatte. Andreerseits bekommt man vollkommen den Eindruck, daß die cuticulare Partie zur Pharynxwand gehört, z. B. in Fig. 48, wo ein Teil des Pharynx abgebildet wurde; die gestreifte cuticulare Partie ist dick und deutlich und trägt die starke chitinöse Radulapartie; im ventralen Teil aber fehlt diese letztere. Auch

in Fig. 47, wo die chitinöse Partie sich vollkommen von der cuticularen losgelöst hat, gehört die erste gewiß zur Pharynxwand. Ich glaube also, daß an der Stelle *c* (Fig. 49) und in meiner frühern fig. 158 (15) die Pharynxwand sich beim Fixieren zusammengezogen und von ihrer Cuticula getrennt hat, während diese letztere ihren Zusammenhang mit der Radulaplatte behalten hat.

Die Radula von *Cyclomenia* stellt demnach große paarige Platten dar, welche viele Zähne neben- und hintereinander tragen. Aus den Querschnitten läßt sich zwar die Verteilung und genaue Lage der Zähne auf diesen Platten nicht untersuchen; trotzdem glaube ich annehmen zu dürfen, daß die Zähne in ziemlich regelmäßigen Querreihen stehen. Diese Radulaplatzen nun werden von einer Cuticula getragen, welche sich in einem Teil des Pharynx fortsetzt und zu vergleichen ist mit der Basalmembran der Radula von Formen wie *Proneomenia weberi*.

Dinomenia verrucosa NIERSTRASZ.

(Fig. 75—79.)

Abbildungen und Beschreibung der Radula dieser Form findet man in meinen „Solenogastres of the Siboga-Expedition“ [(15), p. 12, tab. 2, fig. 65—69]. Ein starkes hakenförmiges Raubtiergebiß ist hier vorhanden, und die Zähne funktionieren wie die Blätter einer Schere. Wie schon früher bemerkt, variiert die Form der Zähne ziemlich stark. Fig. 75a zeigt einen hakenförmigen Zahn oder ein Fragment eines solchen. In Fig. 75b sieht der Zahn schon etwas kammförmig aus; er hat eine stark verlängerte Basis, welche als Fußstück funktioniert und auf welcher er ruht. Die Zähne können aber auch vollkommen kammförmig werden (Fig. 75c). Interessant ist der Zahn, welchen Fig. 75d zeigt. Man sieht, daß dieser kammförmige Zahn sich aus an der Basis verwachsenen spitzen Zähnchen zusammensetzt: zwischen den Spitzen des Kamms nämlich ist dieser sehr transparent. Diese Tatsache ist deswegen belangreich, weil hierdurch eine Verwandtschaft von *Dinomenia verrucosa* mit *Proparamenia* möglich wird.

Diese vielgestaltigen Radulazähne nun ruhen auf einer starken Basalmembran (Fig. 76 c), welche sich an der ganzen Innenwand des Pharynx fortsetzt. Zwischen den Zähnen aber ist sie viel stärker als im übrigen Teil des Pharynx; dieser Teil wird auch selbständig in der Radulatasche gebildet (Fig. 77). Letztere zeigt deutlich zwei Abteilungen, in deren jeder sich Zähne bilden. Die

Basalmembran wird von den dorsalen Wandzellen der Tasche gebildet; sie trägt schon hier 2 Zähne, von welchen nur die Fußstücke sichtbar sind. Die Bildung der Radulazähne findet mehr distalwärts von Odontoblasten statt; hierüber kann ich aber nichts von Belang mitteilen. Am distalen Ende der Tasche (Fig. 78) ist der doppelte Charakter noch deutlicher, und schon hier bildet sich die Basalmembran, während an den ventralen Wänden zahlreiche Odontoblasten (*od*) mit runden Kernen auftreten. Bei einigen Exemplaren spaltet sich sogar das distale Ende der Radulatasche in zwei kurze Ausläufer, welche bald blind enden.

Fig. 79 zeigt zum Schluß einen Querschnitt durch die Radula an der Übergangsstelle von der Radulatasche in den Pharynx. Man sieht die Zahnreihen aufeinander folgen, und der distiche Typus dieser Radula ist klar.

Dinomenia hubrechtii NIERSTRASZ.

(Fig. 80.)

Die Radula ist bestimmt distich [(15), tab. 2, fig. 48]. Das Raubtiergebiß ist, wie Fig. 80a illustriert, deutlich. Aber auch bei dieser Form kann die Zahnform mehr kammförmig werden (Fig. 80b, c), ebenso wie bei *Dinomenia verrucosa*. Interessant ist weiter, daß jeder Zahn sich aus zwei Teilen zusammensetzt, nämlich aus den spitzen Zähnchen und einer Basalplatte. Meistens läßt sich dieser Unterschied sehr deutlich wahrnehmen. In dieser Hinsicht besteht also Übereinstimmung mit *Proparamenia*. Die Präparate gestatten es nicht, zu entscheiden, ob eine Basalmembran vorhanden ist oder nicht; ich glaube aber diese Frage bejahend beantworten zu müssen. Am distalen Ende teilt sich die Radulatasche in zwei Ausläufer; in beiden bilden sich Zähne.

Spricht man von der Radula der Solenogastren, so muß man auch die Speicheldrüsen erwähnen. Das Studium dieser bietet mehrfache Schwierigkeiten. Es sind bereits so verschiedene Formen von Speicheldrüsen beschrieben worden, daß es jetzt schwierig ist, zwischen diesen Homologien zu finden. Und vor allem in dieser Hinsicht ist große Vorsicht vonnöten. Ich werde hier zunächst angeben, was vom Bau der Speicheldrüsen der Formen, welche eine Radula besitzen, bekannt ist, und dann versuchen, Beziehungen zwischen ihnen und den verschiedenen Formen der Radula zu finden.

I. Formen mit polyserialer Radula.

Proneomenia weberi, *longa*, *vagans* [nach THIELE (9)], *valdiviae* und *acuminata* haben schlauchförmige lange Speicheldrüsen, welche weit distalwärts verlaufen und getrennt zu beiden Seiten der Radula in den Pharynx ausmünden.

Bei *Proneomenia thulensis* bilden die Speicheldrüsen 2 lange Säcke, welche ventral vom Mitteldarm verlaufen [(11), p. 114]. Höchst wahrscheinlich darf man diese mit den schlauchförmigen Speicheldrüsen von den vorigen Formen als homolog ansehen.

Pronomenia gertachei. PELSENEER gibt leider nicht an, ob die Speicheldrüsen, welche auch hier lang und schlauchförmig sind, getrennt in den Pharynx ausmünden. Vielleicht könnte man aus seiner fig. 13 (21) schließen, daß letzteres der Fall ist. Die dorsalen Drüsen („glandes salivaires folliculaires“) sind wahrscheinlich ganz accessorische Organe.

Proneomenia desiderata [(2), p. 59] und *gorgonophila* [(2), p. 76] sollen nach KOWALEVSKY u. MARION Speicheldrüsen von ähnlichem Bau wie *Proneomenia vagans* [(2), p. 45] besitzen, d. h. lange, schlauchförmige Speicheldrüsen, welche vereint in den Pharynx münden. Da aber nach THIELE die Speicheldrüsen von *Proneomenia vagans* getrennt in den Pharynx ausmünden, kann diese auch bei *desiderata* und *gorgonophila* sehr gut der Fall sein. Diese Frage läßt sich nicht ohne weiteres beantworten.

Proneomenia sluiteri endlich hat lange, schlauchförmige Speicheldrüsen, welche sich vereinigen, bevor sie sich in den Pharynx öffnen [(1), fig. 16].

Wie man sieht, öffnen sich bei den Formen mit polyserialer Radula die Speicheldrüsen meistens getrennt in den Pharynx und nicht vereinigt, wie PRUVOT behauptet. Diese verschiedene Weise der Ausmündung in den Pharynx ist deshalb nicht abhängig von der An- oder Abwesenheit einer Basalmembran.

II. Formen mit biserialer Radula.

Proneomenia australis hat 2 schlauchförmige, getrennt bleibende Speicheldrüsen [(16), p. 259].

III. Formen mit monoserialer Radula.

Dondersia festiva und *annulata* besitzen kurze Speicheldrüsen. Bei *Dondersia festiva* sind sie mehr oval und sackförmig [(3), fig. 10], bei *annulata* länger und schlauchförmig [(15), p. 34]. Sie münden vereint gerade vor der Radula in den Pharynx aus. Sie bestehen aus Anhäufungen von Drüsenzellen, welche bei *festiva* mehr kugelförmig, bei *annulata* dagegen unregelmäßig von Form sind. Diese Anhäufungen von Drüsenzellen ergießen ihr Secret in die beiden Speichelkanäle, welche sich vor der Einmündung in den Pharynx miteinander vereinigen. Auch bei *Stylomenia* haben die Speicheldrüsen einen ähnlichen Bau [(10), p. 474]. Sie werden bei dieser Form von vielen kompakten Anhäufungen von Drüsenzellen gebildet, welche ihr Secret in zwei „ampoules salivaires“ ergießen: letztere führen in zwei Speichelgänge, welche vereint in den Pharynx ausmünden.

Der Bau der Speicheldrüsen bestätigt meine auf S. 678 ausgesprochene Meinung, daß zwischen *Dondersia* und *Stylomenia* in bezug auf Radula und Speicheldrüsen eine ziemlich nahe Verwandtschaft besteht.

IV. Formen mit doppelt kammförmiger oder pectinider Radula.

Proparamenia bivalens zeigt lange verzweigte Speichelgänge welche von runden oder ovalen Anhäufungen von Drüsenzellen umgeben werden. Beide Speichelgänge münden selbständig in den Pharynx aus [(15), p. 19].

Proncomenia (Amphimania) neapolitana hat in mehrere ansehnliche Lappen geteilte Speicheldrüsen; diese Lappen wieder bestehen aus Anhäufungen von Drüsenzellen. Die Speichelgänge münden getrennt in den Pharynx aus. Daß sie verästelt seien, vermeldet THIELE nicht [(9), p. 253].

Proncomenia amboinensis zum Schluß hat nach THIELE getrennt ausmündende Speicheldrüsen, welche denen von *Proncomenia (Amphimania) neapolitana* nicht ähnlich, aber doch mit diesen verwandt sind [(12), p. 736].

So zeigen auch die Formen der 4. Gruppe im Bau der Speicheldrüsen gewissermaßen Verwandtschaft.

V. Formen mit einfach kammförmiger oder pectinider Radula.

Macellomenia palifera hat ein Paar Speicheldrüsen, welche sich miteinander vereinigen, bevor sie sich in den Pharynx öffnen. Sie bestehen aus Anhäufungen von Drüsenzellen, welche ihr Secret in die beiden Speichelgänge ergießen [(4), p. 790].

VI. Formen mit disticher Radula.

Cyclomenia holosericea besitzt 2 kuglige Anhäufungen von Drüsenzellen, welche sich links und rechts in den Pharynx öffnen [(15), p. 31]. Nahe verwandt mit diesen sind die beiden Speicheldrüsen von

Kruppomenia minima. Hier indessen liegen sie viel mehr ventral und ist auch ein Lumen vorhanden, welches bei *Cyclomenia* nicht nachweisbar ist (Fig. 19). Die Quantität des Secrets aber in den Drüsen wird gewiß die Größe des Lumens beeinflussen.

Lepidomenia hystrix hat 2 große kuglige Speicheldrüsen, welche getrennt zur linken und rechten Seite der Radula ausmünden [(2), p. 16]. Speichelgänge scheinen nicht anwesend zu sein.

Echinomenia corallophila ist inbezug auf den Bau der Speicheldrüsen wahrscheinlich mit *Lepidomenia* verwandt [(2), tab. 2, fig. 9].

Paramenia (Pararrhopalia) pruvoti. Hier sind 2 Paare von Speicheldrüsen vorhanden. Das dorsale Paar zeigt zwei gelappte Anhäufungen von Drüsenzellen, welche sich getrennt in die dorsale Wand des Pharynx öffnen. Das ventrale zeigt einen ähnlichen Bau; das Secret aber wird von 2 Speichelgängen aufgenommen und dem Pharynx zugeführt [(4), p. 771].

Vielleicht sind also die dorsalen Speicheldrüsen ohne Ausführungsgänge mit denen von *Cyclomenia* und *Kruppomenia* homolog. Die ventralen mit ihren Speichelgängen findet man bei den genannten Formen nicht wieder.

Paramenia impeza zeigt dieselben Verhältnisse; die Speichelgänge der ventralen Speicheldrüsen sind sehr distinkt [(4), p. 786].

Paramenia sierra. Bei dieser Form fehlen die dorsalen Speicheldrüsen der andern Arten von *Paramenia*. Es sind nur 2 ventrale

vorhanden, welche denen der vorigen Formen ähnlich sind [(4), p. 788]. Diese Form entfernt sich deshalb mit Rücksicht auf den Bau der Speicheldrüsen weiter von *Cyclomenia* als *Paramenia impeza*. Dasselbe gilt für

Ismenia ichthyodes. Die langen Speicheldrüsen bestehen aus kompakten Massen von Drüsenzellen. PRUVOT beschreibt sie, wie folgt: „elles sont formées d'une masse compacte de cellules glandulaires, à noyau petit parfaitement sphérique. — Dans la portion la plus ventrale de chaque glande, le tissu devient moins compact et se creuse d'une lumière centrale où l'on distingue, amassées vers le centre, les vagues traînées filamenteuses continues avec les cellules glandulaires de la région dorsale qu'on trouve chez toutes les espèces à glandes salivaires dépourvues de conduits excréteurs. Mais ici toute la glande semble se continuer insensiblement en haut avec un large canal très pelotonné, assez irrégulier, qui paraît déboucher bientôt par un orifice distinct de celui de son congénère au sommet de la radula. Elles représentent donc la paire des glandes ventrales et il n'y aurait pas de glands dorsales“ [(4), p. 784]. Leider bildet PRUVOT sie nicht ab; es scheint mir, daß sich hier an beiden Seiten ein unregelmäßiger Drüsengang entwickelt hat. Diese ventralen Speicheldrüsen lassen sich deshalb wieder nicht mit den Speicheldrüsen von *Cyclomenia* vergleichen.

Dinomenia verrucosa und *hubrechtii*.

Im Gegensatz zu den andern Formen, welche eine distiche Radula besitzen, haben diese beiden Arten lange schlauchförmige Speicheldrüsen, wie man sie bei den meisten Arten von *Proneomenia* findet. Bei *Dinomenia verrucosa* öffnen sie sich nicht direkt in den Pharynx, sondern in ventrale Blindsäcke dieses letztern. Doch sind auch hier Andeutungen vorhanden, welche darauf hinweisen, daß mögliche Verwandtschaftsbeziehungen mit Formen wie *Paramenia impeza* bestehen. Von den Speicheldrüsen von *Dinomenia hubrechtii* nämlich schrieb ich: „around the two salivary glands and against the wall of the intestine a peculiar glandular tissue is found: unicellular strongly granular glands, grouped in lobes. They begin directly behind the point where the salivary glands originate, and extend a considerable distance distally. Any opening of these glands cannot be discerned“ [(15), p. 12]. Eine direkte Öffnung dieser Anhäufungen von Drüsenzellen konnte ich zwar nicht finden; doch

glaube ich, daß sie ihr Secret den beiden langen schlauchförmigen Organen übergeben und daß diese letztern deswegen als Speichelgänge zu betrachten sind. So hat man bei *Dinomenia hubrechtii* denselben Zustand wie bei *Paramenia impeza*, aber mit dem Unterschied, daß die Speichelgänge sich viel stärker entwickelt haben. Bei *Dinomenia verrucosa* nun fehlen die Drüsenanhäufungen und bleiben nur die Speichelgänge, in deren Wand sich Drüsenzellen befinden, übrig. So gibt es eine gewisse Entwicklungsreihe: die kompakten Anhäufungen von Drüsenzellen mit engen und unregelmäßigen Drüsen- gängen (*Ismenia*), die Anhäufungen von Drüsenzellen mit schon besser entwickelten Speichelgängen (*Paramenia*), die Anhäufungen, welche nicht mehr kompakt sind mit langen schlauchförmigen Speichelgängen (*Dinomenia hubrechtii*) und endlich nur lange schlauchförmige Speichelgänge mit Drüsenzellen in den Wänden (*Dinomenia verrucosa*).

Einen ähnlichen Zusammenhang zwischen verschiedenen Formen von Speicheldrüsen, nämlich zwischen den gelappten Speicheldrüsen von *Proneomenia* (*Amphimonia*) *neapolitana* und den schlauchförmigen Drüsen der *Proneomenia*-Arten, beschreibt THIELE; nach ihm soll *Proneomenia amboinensis* eine Zwischenform darstellen [(12), p. 736].

PRUVOT hat zuerst versucht, einen Stammbaum der Solenogastren aufzustellen. Bei diesem Versuch, welchen ich für verfehlt halte, weil primitive und sekundäre Merkmale bei den Solenogastren gemischt vorkommen und es deswegen keine primitiven Solenogastren gibt, hat PRUVOT natürlich auch die Radula erwähnt [(14), p. XI]. Er unterscheidet eine polystiche und distiche Radula, ebenso wie SIMROTH. Weiter wiederholt er seine schon früher ausgesprochene Meinung, daß die Speicheldrüsen getrennt ausmünden bei disticher und vereint bei polysticher Radula. Hieraus folgt: „que la radula distique présenterait un état plus primitif que la radula polystique“ [(14), p. XI]. Wie ich genügend bewiesen zu haben glaube, ist die letztgenannte Meinung nicht begründet.

PRUVOT gibt eine Herleitung der Radula aus einer hypothetischen Ahnenform [(14), p. XII]. Diese hätte 1 Paar symmetrische Zähne und 2 Speicheldrüsen, welche links und rechts von diesen Drüsen ausmündeten, besessen. Aus einer solchen Ahnenform — dieses muß man zugeben — könnte sich die distiche Radula, wie dies von PRUVOT beschrieben wurde, sehr gut entwickelt haben. Die Radula

einer solchen Ahnenform aber ist ganz und gar unbekannt, und wäre sie auch bekannt, so bliebe noch immer die Frage zu beantworten: woher hat die Ahnenform dieses Zähnepaar auf dem Boden des Pharynx? Überdies hätte sie 2 schlauchförmige Speicheldrüsen. Weiter schreibt PRUVOT: „les conduits salivaires sont toujours deux tubes simples non ramifiés [14], p. XI]. Dies ist bestimmt unrichtig, wie wir bei Formen wie *Proparamenia* und *Proneomenia amboinensis* sehen können; gerade die gelappten Speicheldrüsen mit ihren mehr oder weniger entwickelten Speichelgängen weisen auf Verwandtschaft mit den Anhäufungen von Drüsenzellen bei Formen wie *Paramenia* und *Ismenia* hin. Deshalb glaube ich nicht, daß PRUVOT eine glückliche Ahnenform gewählt hat. Eine solche ist auch mir nicht bekannt; doch kommt es mir vor, als ob uns in *Cyclomenia* eine Form vorliege, von welchen sich die andern Formen — wenigstens in bezug auf Radula und Speicheldrüsen — mehr oder weniger deutlich herleiten lassen. Wie ich mir einen solchen Zusammenhang vorstelle, werde ich jetzt auseinandersetzen.

Cyclomenia.

Zwei große Radulaplatten mit Zähnen befinden sich auf der Cuticula, welche den Pharynx bekleidet. Sie werden von den dorsalen Wandzellen der Radulatasche, welche eine Einstülpung der distalen Wand einer ventralen pharyngealen Aussackung darstellt, gebildet. Die Radula ist noch rein cuticularer Natur. Links und rechts mündet eine Speicheldrüse direkt in den Pharynx; diese Speicheldrüsen bestehen aus Anhäufungen von Drüsenzellen und besitzen keine Speichelgänge.

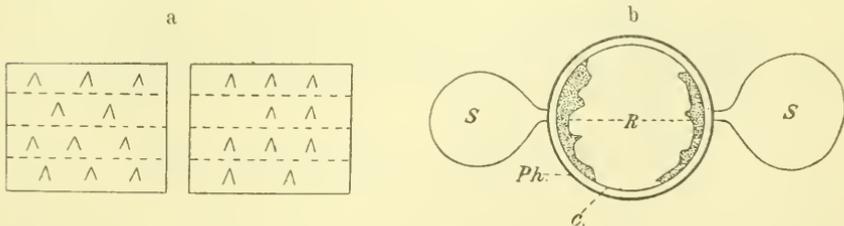


Fig. A.

In Fig. Aa sieht man beide Radulaplatten projiziert, in b eine ganz schematische Zeichnung des Pharynx (*Ph*), der Cuticula (*C*), der Radulaplatten (*R*) und der Speicheldrüsen (*S*), deren Mündungen

in demselben Schnitt mit der Radula gedacht werden; auch für die folgenden Figuren ist dies der Fall.

Kruppomenia.

Die Radula (Fig Bb *R*) hat sich an die ventrale Seite des Pharynx zurückgezogen und ist bedeutend kleiner. Die Radulatasche bildet nur einen kleinen ventralen Blindsack des Pharynx; in diesem werden die Zähne durch spezielle Zellen (Odontoblasten) gebildet. Durch Spaltung der großen Radulaplatten von *Cyclomenia* bildeten sich die hintereinander liegenden Zähne von *Kruppomenia*, welche sich zu kammförmigen Organen entwickelten (cf. die horizontalen Linien in Fig. Aa). Die Speicheldrüsen sind mit der Radula ventralwärts gerückt und münden links und rechts von dieser in den Pharynx (*S*). Die Cuticula ist verloren gegangen; ich konnte eine solche wenigstens nicht nachweisen.

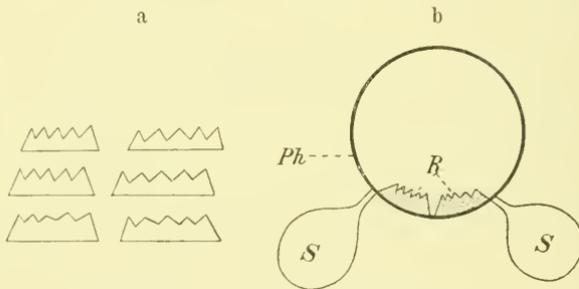


Fig. B.

Durch Vereinigung der beiden kammförmigen Radulahälften zu einer könnte vielleicht eine Radula, wie sie bei *Macellomenia* gefunden wird, entstanden sein.

Eine ganz andere Richtung der Entwicklung zeigen:

Lepidomenia und *Echinomenia.*

Die Radulaplatten von *Cyclomenia* spalten sich, ebenso wie bei *Kruppomenia*, in hintereinander liegende Zähne, diesmal aber sind diese nicht kamm-, sondern hakenförmig. Hierdurch entsteht das

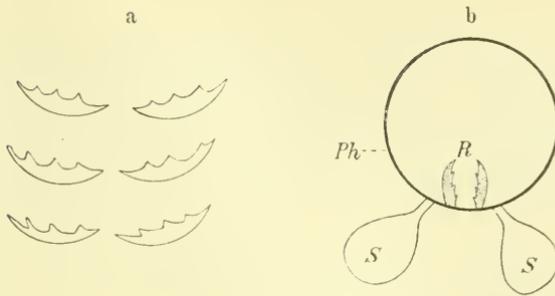


Fig. C.

typische und starke Raubtiergebiß. Die Speicheldrüsen liegen wieder ventral. Auch hier ging die Cuticula verloren (Fig. C a, b).

Paramenia (Pararrhopalia) pruvoti und *Paramenia impexa*.

Das Gebiß ist entwickelt wie bei *Echinomenia*. Die Speicheldrüsen (Fig. D b S) aber zeigen keinen direkten Anschluß an letztgenannte Form, sondern an *Cyclomenia*, weil sie eine dorsale Ausmündung in den Pharynx besitzen („papille rétropharyngienne“

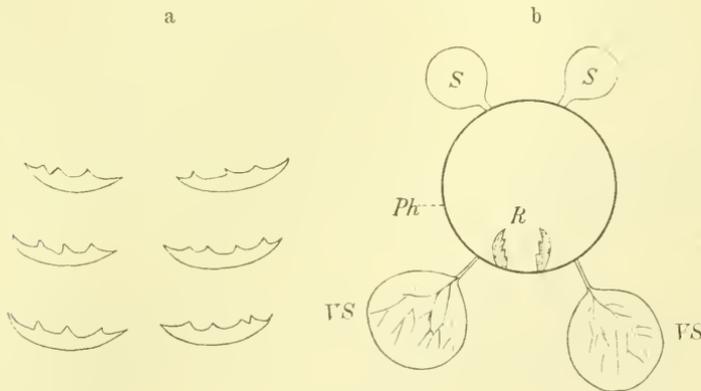


Fig. D.

PRUVOT [(4), p. 772]. Ventrale Speicheldrüsen (VS), welche eigene Speichelgänge besitzen, treten auf. Wie diese in Verbindung mit den dorsalen zu bringen sind, ist mir rätselhaft.

. *Paramenia sierra* und *Ismenia ichthyodes*.

Wie die vorigen Arten, nur fehlen die dorsalen Speicheldrüsen (S). Bei *Paramenia sierra* kommen verästelte Speichelgänge vor, während diese bei *Ismenia* eine lange und unregelmäßige Form besitzen.

Eine 3. Reihe entwickelte sich ebenfalls von *Cyclomenia* aus, parallel mit der 2., nur mit diesem Unterschied, daß die Cuticula erhalten bleibt. Die zwischenliegenden Stadien mit den dorsalen und ventralen kugligen Speicheldrüsen fehlen aber, so daß die nächstverwandte Form, *Dinomenia verrucosa*, schon schlauchförmige Speicheldrüsen (Fig. Eb Sp) besitzt.

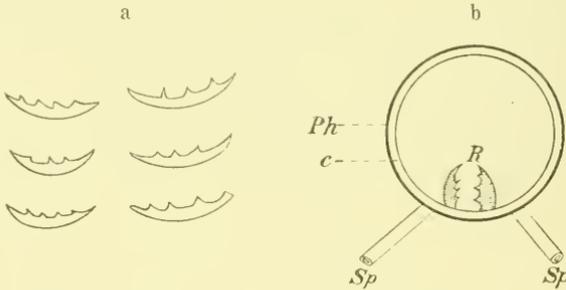


Fig. E.

Dinomenia hubrechtii zeigt, wie wir gesehen haben, mit ihren gelappten Speicheldrüsen, mehr primitive Verhältnisse und ist, auch des Baues der Radula wegen, mit *Proparamenia* verwandt.

Wie ist nun die polystiche Radula entstanden? PRUVOT hat sich hiervon eine Vorstellung gemacht. Er nimmt nämlich an, daß die 2 Zähne der distichen Radula sich nebeneinander legen und in Serien von nebeneinander liegenden Zähnchen umgebildet werden [(14), p. XIII]. Eine solche Vorstellung scheint mir plausibel zu sein, und es beweisen vielleicht die äußeren Zähne von *Proneomenia vagans*, welche gabelförmig und zweispitzig sind, eine solche Herkunft. Einen zweiten Beweis sieht PRUVOT in der Zunge von *Proneomenia thulensis*, welche nach THIELE gespalten sein soll [(11), p. 114]. Hierin kann ich PRUVOT ganz wohl zustimmen. Aber es bleibt noch eine zweite Möglichkeit über, daß nämlich die

polystiche Radula ganz einfach durch das Auftreten von sekundären Zähnehen neben den 2 Hauptzähnen entsteht, wovon man bei *Proneomenia weberi* und *longa* Andeutungen findet: die mittlern breiten Zähne stellen die ursprünglichen Zähne der distichen Radula dar, neben denen sich die kleinern Zähne später gebildet haben. Es wird aber in den meisten Fällen schwer sein zu finden, welchen Weg die Radulaentwicklung genommen haben mag. Jedenfalls stimmen PRUVOR's und meine Meinung, welche von mir schon früher veröffentlicht wurde [(15), p. 44], darin überein, daß die polystiche Radula sich aus der distichen entwickelt hat. Der doppelte Charakter der Radula von *Proneomenia weberi* und *longa*, die doppelte Radulatasche verschiedener Formen und die gespaltete Zunge von *Proneomenia thulensis* sind Beweise hierfür.

Da nun die polystiche Radula das eine Mal auf einer Cuticula, das andere Mal aber direkt auf dem Epithelium des Pharynx ruht, so schließen sich die Formen mit polysticher Radula teils an *Dinomenia*, teils an *Paramenia* an.

Die eine Richtung führt von *Dinomenia* nach

Proneomenia weberi und *longa* (Fig. Fa, b).



Fig. F.

Zum Schluß vereinigen sich beide Radulaportionen zu der einheitlichen Radula, und beide Speicheldrüsen verschmelzen und öffnen sich in den Pharynx. Dieser Vorgang läßt sich am besten in der von PRUVOR gegebenen Weise denken. So entsteht die Radula von

Proneomenia sluiteri (Fig. Ga, b).

Dondersia mit ihrer komplizierten Radula und vereinzelt Speicheldrüsen läßt sich noch am besten von diesem Stadium herleiten, und an *Dondersia* schließt sich *Stylomenia* an.



Fig. G.

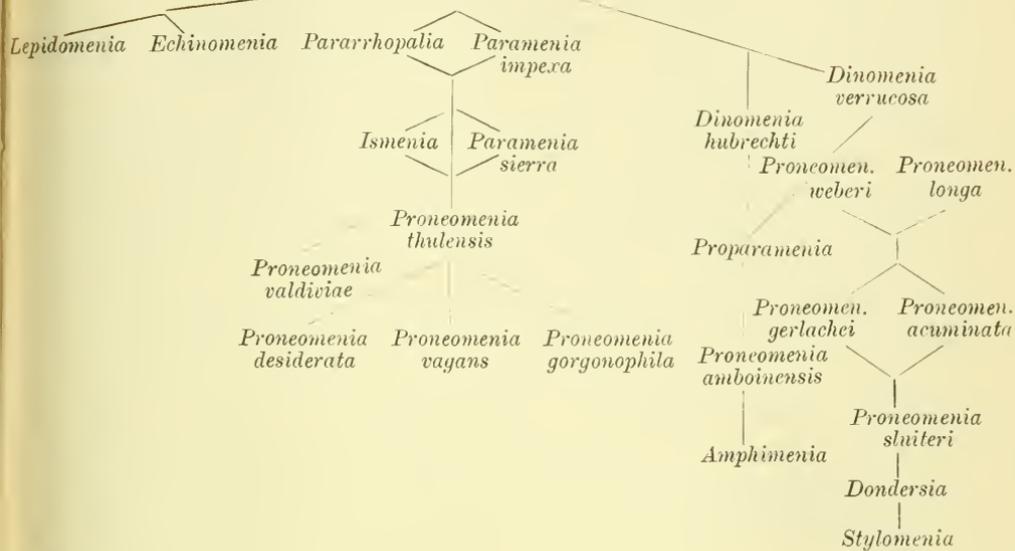
Eine Modifikation der Radula von *Proneomenia weberi* bildet die Radula von *Proparamenia bivalens*. Die Zähne entstehen frei in der (doppelten) Radulatasche, setzen sich aber auf einer chitinösen Lamelle fest, und hierdurch wird die Radula kammförmig. Die Speicheldrüsen repräsentieren aber ein älteres Stadium als bei *Proneomenia weberi*. Eine direkte Verwandtschaft mit *Proneomenia weberi* ist deshalb vielleicht weniger richtig; andererseits besteht Übereinstimmung mit *Dinomenia hubrechtii*. *Proneomenia amboinensis* und (*Amphimenia*) *ncapolitana* schließen sich wieder an *Proparamenia* an.

Die andere Richtung, in welcher sich die polystiche Radula entwickelte, führt von *Paramenia* zu *Proneomenia vagans*. Der Entwicklungsgang war derselbe wie bei *Proneomenia weberi*; nur fehlt die tragende Cuticula, auf welcher die Radula ruht, und sind nicht die mittlern, sondern die äußersten Zähne die größten. Hierzu gehören deshalb *Proneomenia thulensis*, *Proneomenia valdiviae* (?) und *Proneomenia vagans* (und *desiderata* und *gorgonophila*?).

Die Verwandtschaftsbeziehungen inbezug auf Radula und Speicheldrüsen könnte man, wie auf folgender Seite dargestellt, ausdrücken.

Ich muß noch einmal wiederholen, daß es nicht meine Absicht war, mit dieser Aufstellung einen Stammbaum der Solenogastren zu konstruieren. Demnach kann man sie weder mit der PRUVOT's [(14), p. XXI] noch mit meiner früher gegebenen [(15), p. 45] ohne weiteres vergleichen. Die Verwandtschaftsbeziehungen von *Macellomenia* und *Proneomenia australis* sind so problematisch (inbezug auf die Radula

Cyclomenia — Kruppomenia



wenigstens), daß ich diese beiden Formen nicht aufgenommen habe. Dasselbe gilt für *Chaetoderma*. Von dieser Form ist bis jetzt zu wenig bekannt: nur ist eine Verwandtschaft mit Formen mit disticher Radula, wie ich früher behauptete, sehr wahrscheinlich [(17), p. 363].

WIRÉN hat eine ausführliche Beschreibung der Radula der Solenogastren gegeben [(7), p. 82]. Er sagt, bei einigen Arten sei die Radula gut entwickelt, bei andern aber soll sie rudimentär sein. Hieraus schließt er: „Wir erblicken bei dieser Thiergruppe nicht die erste Entstehung einer Radula, sondern die letzten Anstrengungen dieses Organs in seinem Kampf ums Dasein“ [(7), p. 83], und weiter: „Die Vorfahren der letzt lebenden Solenogastren haben einst eine typische Molluskenradula gehabt“ [(7), p. 83]. Hierin kann ich ihm nicht zustimmen. Ich glaube nämlich nicht, daß die Radula der Solenogastren rudimentär genannt werden kann. Vergleicht man sie mit der Radula der andern Mollusken und speziell mit der ihrer nächsten Verwandten, der Chitonen, so könnte man sie vielleicht rudimentär nennen. Aber ein solcher Vergleich ist mindestens sehr gefährlich, und ich bin vollkommen THIELE'S Meinung, wenn dieser schreibt: „Ein etwas eingehender Vergleich des Radula-Apparates beider Tiergruppen (Chitonen und Solenogastren) zeigt die denkbar größten Unterschiede“ [(16), p. 314]. Daß die Radula sehr klein

und von einfachem Bau sein kann, ist richtig; rudimentär ist sie aber nicht. Im Gegenteil, ich glaube, daß sie sich selbständig in verschiedenen Richtungen entwickelt hat. Weiter schreibt WIRÉN: „Bei den Solenogastren ist die Radula ein cuticulares Gebilde“ [(7), p. 83]. Diese Meinung ist auf HUBRECHT'S Mitteilungen über *Proneomenia sluiteri* gegründet; wie wir aber sahen, wird die Radula von *Proneomenia sluiteri* nicht vom gegenüberliegenden Epithel gebildet, sondern wahrscheinlich wie bei *Proneomenia weberi* von Odontoblasten in der Radulatasche. Dennoch war die Radula der Solenogastren ursprünglich ein cuticulares Gebilde; so ist sie bei *Cyclomenia* rein cuticularer Natur. Später aber ging dieser Charakter verloren, und jetzt wird sie bei den meisten Formen von Odontoblasten gebildet. Deshalb kann ich natürlich auch WIRÉN'S Hypothese der Entstehung der Radula nicht annehmen [(7), p. 84], weil dieser behauptet, daß die Radula sich aus der Cuticula des Pharynx entwickelt hat. Wie die Radula entstanden ist, kann ich mir absolut nicht vorstellen und zwar deshalb nicht, weil die rein primitive Radula bei keiner Art gefunden wird. Das am meisten primitive Stadium zeigt *Cyclomenia*, aber schon bei dieser Form hat die Radula sich gewiß weit vom Ausgangspunkt entfernt.

Auch THIELE'S Meinung kann ich nicht teilen, wenn er sagt: „Wenn [nämlich bei der Stammform] eine Radula schon zugegen war, so stand sie sicherlich auf der denkbar niedrigsten Stufe: wahrscheinlich ein etwas stärker vorspringendes Fältchen der ventralen Schlundwand, dessen Epithel mit einigen kleinen, spitzen Chitinkappen besetzt war“ [(16), p. 410], schon deswegen nicht, weil ich in *Neomenia* nicht eine primitive, sondern eine in sehr bestimmter Richtung entwickelte Form zu sehen geneigt bin.

Im allgemeinen glaube ich, daß die Solenogastren viel weniger reduziert sind, als die meisten Forscher behaupten. Die Radula ist es bestimmt nicht, und in bezug auf das Herz habe ich schon früher diese Meinung verteidigt (18). Weiter sind mir das Integument mit seinen speziellen Bildungen, die Kiemen in der Kloake, welche meines Erachtens Neubildungen darstellen, die zum Teil verschmolzenen Kloakengänge mit ihren vielförmigen Anhängen und die Entwicklung der Mitteldarmdrüse von *Chaetoderma* ebenso viele Beweise dafür, daß die Solenogastren sich aus einer unbekanntem Ahnenform in einer sehr speziellen Richtung entwickelt haben.

Literaturverzeichnis.

1. HUBRECHT, A. A. W., *Proneomenia sluiteri* gen. et sp. n., in: Niederländ. Arch. Zool., 1881, Suppl., p. 1—75.
2. KOWALEVSKY, A. O. et A. F. MARION, Contributions à l'histoire des Solénogastres ou Aplacophores, in: Ann. Mus. Hist. nat. Marseille, Zool., V. 3, 1887.
3. HUBRECHT, A. A. W., *Dondersia festiva* gen. et sp. nov., in: DONDEBS Feestbundel, 1888.
4. PRUVOT, G., Sur l'organisation de quelques Néoméniens des côtes de France, in: Arch. Zool. exp. (2), V. 9, 1891.
5. HEUSCHER, J., Zur Anatomie und Histologie der *Proneomenia sluiteri*, in: Jena. Z. Naturw., V. 27 (N. F., V. 20), 1892.
6. WIRÉN, A., Studien über die Solenogastren, I., in: Kongl. Svenska Vet. Akad. Handl., V. 24, No. 12, 1891.
7. —, II., *ibid.*, V. 25, No. 6, 1892.
8. SIMROTH, H., Mollusca, in: BRONN, Class. Ordn. Thierreich, 1893.
9. THIELE, J., Beitr. zur vergl. Anatomie der Amphineuren, in: Z. wiss. Zool., V. 58, 1894.
10. PRUVOT, G., Sur deux Néoméniens nouveaux de la Méditerranée, in: Arch. Zool. exp. (3), V. 7, 1899.
11. THIELE, J., *Proneomenia thulensis*, n. sp., in: Fauna arctica (RÖMER u. SCHAUDINN), V. 1, 1900.
12. —, *Proneomenia amboinensis* n. sp., in: SEMON, Zool. Forschungsreisen, 1902.
13. —, *Proneomenia valdiviae* n. sp., in: Wiss. Ergebn. d. deutsch. Tiefsee-Exped. der Valdivia, 1898—1899, V. 3, 1902.
14. PRUVOT, G., Sur les affinités et le classement des Néoméniens, in: Arch. Zool. exp. (3), V. 10, 1902, Notes et Revue.

15. NIERSTRASZ, H. F., The Solenogastres of the Siboga-Expedition, in: Siboga-Exp., Monogr. 47, 1902.
16. THIELE, J., Die systematische Stellung der Solenogastren und die Phylogenie der Mollusken, in: Z. wiss. Zool., V. 72, 1902.
17. NIERSTRASZ, H. F., Neue Solenogastren, in: Zool. Jahrb., V. 18, Anat., 1903.
18. —, Das Herz der Solenogastren, in: Verhand. Kon. Akad. Wet. Amsterdam, V. 10, No. 2, 1903.
19. LO BIANCO, SALVATORE, Le pesche abissali eseguite da F. A. KRUPP col Yacht Puritan nelle adiacenze di Capri ed in altre località del Mediterraneo, in: Mitt. zool. Stat. Neapel, V. 16, 1903.
20. HOLMGREN, NILS, Studien über Cuticularbildungen, in: Anat. Anz., V. 22, 1903.
21. PELSENEER, PAUL, Mollusques, in: Résultats Belgica en 1897—1899, 1903.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel 39.

Kruppomenia minima.

- Fig. 1. Ein Exemplar. 55 : 1.
 Fig. 2. Hinterende eines der Exemplare. 55 : 1.
 Fig. 3. Querschnitt durch das Integument. 650 : 1.
 Fig. 4. Querschnitt durch das Integument des Hinterendes. 150 : 1
 Fig. 5. Spicula. 175 : 1.
 A vom Integument, B zur Seite der Bauchfurche.
- Fig. 6—12. Querschnitte durch das Vorderende. 120 : 1.
m Mundleisten, *HB* hintere Bauchdrüse, *VB* vordere Bauchdrüse, *GC* Cerebralganglion, *F* Flimmerhöhle, *Ph* Pharynx, *L. Sp* Linke Speicheldrüse, *R. Sp* Rechte Speicheldrüse, *M* Muskeln der Radula, *R* Radula, *Rs* Radulasche, *Md* Mitteldarm, *C* Coecum des Mitteldarms.
- Fig. 13—15. Querschnitte durch die Radula. 650 : 1. Siehe Text.
 Fig. 16—18. Desgl. von andern Exemplaren.
 Fig. 19. Querschnitt durch das Vorderende; siehe Fig. 6—12.

Fig. 20—21. Längsschnitte durch das Vorderende. 100 : 1.

Mc Mundcirren, *Mh* Mundhöhle, *F* Flimmerhöhle, *VB* und *HB* Vordere und hintere Bauchdrüse, *Ph* Pharynx, *BF* Bauchfalte, *Md* Mitteldarm, *R. Sp* Rechte Speicheldrüse.

Fig. 22—23. Längsschnitte durch die Radula. 650 : 1.

M Muskeln, *K* Knorpelzellen, *Ph* Pharynx, *R* Radula, *Rs* Radulatasche.

Fig. 24. Radula und Radulatasche, siehe Text. 650 : 1.

Tafel 40.

Fig. 25. Längsschnitt durch die Mitte des Tiers. 110 : 1.

Or Ovarium mit Eiern.

Fig. 26—32. Querschnitte durch das Hinterende. 110 : 1.

K Kiemen, *Ks* Kopulationsstacheln, *R* Rectum, *Kl* Kloake, *Kg* Kloakengänge, *Pr* präkloakales Organ, *P* Perikard, *Md* Mitteldarm, *Rs* Receptaculum seminis.

Fig. 33. Querschnitt durch das Hinterende. 110 : 1.

K Kiemen.

Fig. 34—39. Desgl. 100 : 1.

K Kiemen, *Kl* Kloake, *R* Rectum, *Pr* präkloakales Organ, *Kg* Kloakengänge, *Ks* Kopulationsstacheln.

Fig. 40. Längsschnitt durch das präkloakale Organ. 275 : 1.

Fig. 41—43. Längsschnitte durch das Hinterende. 90 : 1.

Dt Dorsoterminals Sinneswerkzeug, *K* Kiemen, *Kl* Kloake, *Bf* Bauchfalte, *Pr* präkloakales Organ, *P* Perikard, *R* Rectum, *Md* Mitteldarm, *Ks* Kopulationsstacheln, *Kg* Kloakengang.

Fig. 44—46. Querschnitte durch die Kopulationsstacheln. 450 : 1.

Ks Kalkstäbe, *S* Scheide, *Ms* Muskelschicht, *D* Drüse.

Fig. 47—49. *Cyclomenia holosericea*.

Fig. 47—48. Siehe Text. 200 : 1.

Fig. 49. Siehe Text. 650 : 1.

Tafel 41.

Fig. 50—59. *Dondersia festiva*.

Fig. 50—54. Radula. 300 : 1. Siehe Text.

Fig. 55—59. Radula. 300 : 1. Siehe Text.

Fig. 60—62. *Dondersia annulata*.

Fig. 60—62. Radula. 650 : 1. Siehe Text.

Fig. 63. *Proneomenia sluiteri*.

Fig. 63. Radula. 650 : 1. Siehe Text. ¶

Fig. 64—70. *Proneomenia weberi*.

Fig. 64. Isolierte Radula. 300 : 1.

Fig. 65, 66. Radula. Siehe Text. 300 : 1.

Fig. 67. Radula. Siehe Text. 300 : 1.

Fig. 68. Horizontalschnitt durch die Radulatasche. 170 : 1.

Od Odontoblasten, *C* Cuticula, *S* Septum.

Fig. 69. Längsschnitt durch die Radulatasche. 170 : 1.

Fig. 70. Querschnitt durch Radula und Radulatasche. 170 : 1.

Fig. 71—74. *Proparamenia bivalens*.

Fig. 71. Ein Zahn der Radula. Siehe Text. 650 : 1.

Fig. 72. Desgl.

Fig. 73. Umrisse zweier Zähne, welche sich zum Teil decken. 650 : 1.

Fig. 74. Querschnitt durch die Radulatasche. Siehe Text. 300 : 1.

Fig. 75—79. *Dinomenia verrucosa*.

Fig. 75. Radulazähne. 300 : 1.

Fig. 76. Querschnitt durch die Radula im Pharynx. 170 : 1.

Fig. 77. Querschnitt durch die Radulatasche. 50 : 1.

Fig. 78. Desgl., mehr distal. 150 : 1.

Fig. 79. Querschnitt durch die Radula beim Übergang in den Pharynx. 170 : 1.

Fig. 80. *Dinomenia hubrechtii*.

Fig. 80. Radulazähne. Siehe Text. 650 : 1.

*Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.*

The Morphology of a Solenogastre.

By

Harold Heath.

(Leland Stanford Jr. University, California.)

With Plates 42-43 and 1 figure in the text.

Several years ago a number of marine invertebrates were sent to the zoological laboratory of Stanford University that had been collected in Alaska by the late Mr. CLOUDSLEY RUTTER of the United States Fish Commission. Among these was a small vial containing two solenogastres (one mutilated) that bore the inscription „from crevices in a cinder taken near Yakutak“. No additional data are given and consequently we are left in ignorance concerning the method of their capture which as the next paragraph shows was probably in water of considerable depth.

A number of additional specimens of this species which I have named *Limifossor talpoideus* (1903, ♂) were taken in Alaska by the U. S. F. C. Str. Albatross during the summer of 1903 in the Lynn Canal (Sta. 4258) at a depth of 300—318 fathoms and in Chatham Straits (sta. 4264) where the depth was 282—293 fathoms. In both cases their habitat was the tenacious green mud that abounds in these localities. A few individuals were kept in an aquarium for some time, living in a normal way apparently (cf. HEATH 1904, 1) and forming extensive burrows immediately beneath the surface of the ooze (hence the specific name *talpoideus*, mole-like).

External features.

In preserved material the prothorax is not so prominent as in other *Chaetodermatidae* but in living specimens the anterior eighth of the body is often distinctly swollen (Fig. 1) becoming at times almost globular especially when the animal is in the act of burrowing. The remaining regions are approximately of the same calibre tapering but slightly in the branchial portion. The superficial color of the body is silvery white owing to the presence of innumerable spicules but the abundance of dark brown granules in the liver and of food material in the digestive tract shining through the translucent body wall usually alters this to a gray or lead color. The smallest specimens measure 6 mm in length and 1 mm in average diameter while the largest was 12 mm long and 2 mm in diameter. This index of 1:6 is remarkably constant for all individuals.

A dorsal sense organ is present in the form of a well developed groove at the posterior end of the body (Fig. 8 *dso*). It is surrounded by small spines which are absent over the sensory area itself (Fig. 13) though this is covered by a thin continuation of the external cuticle. The constituent cells are high columnar elements with sub-central nuclei and contain yellowish granules that become brown after treatment with osmic acid. It is innervated by two small branches of nerves from the posterior dorsal ganglion.

The mouth, almost terminal in position, has the form of a vertical slit and is bounded ventrally by the buccal sensory plates (Mundschild) and more dorsally by small spines that cover the prothorax generally. The buccal-plate consists of two distinct triangular areas over which the cuticle is unusually thick (Figs. 2, 4). These plates extend half way along the sides of the mouth which more anteriorly is bounded by the general body surface that here bears somewhat larger spines than those of the immediate vicinity. As is noted in connection with the muscular system this region is very contractile, one half moving in unison with the other or independently of it. The extremes of the movement are shown in Fig. 2. The underlying cells are essentially as in the genus *Chaetoderma* and are innervated by ten large nerves arising from as many ganglia attached to the brain.

Beneath the mouth and buccal sensory plate there is a deep furrow (the halbmondförmige ventrale Grube of WIREN) that for want of an English equivalent may be termed the semicircular

groove. In fully extended specimens (as in Fig. 3) this has no connection with the mouth, being merely an inpushing of the body wall with cuticle and spicules throughout its entire extent. Where the pharynx has been retracted and the muscles attached to the blind end of this depression are in a state of contraction the pit is deepened to such an extent that the mouth and frontal sense organs are drawn within it (Fig. 19).

As in other members of the family the cuticle is relatively scant in amount and the spicules form a single layer. Generally speaking these are directed backward making an angle of 30 degrees or even less with the underlying hypodermis. Those surrounding the cloacal opening are radially arranged, and as Fig. 8 shows, form an angle with the spines covering the body generally. In fully developed specimens the spicules are triangular or leaf-like in form (Fig. 21) and gradually increase in size from those of 0,02 mm length in the region of the mouth to others 0,38 mm long surrounding the branchial region.

Internal anatomy.

The hypodermis is relatively very thin and its cell boundaries are frequently invisible. The component cells are cubical in form and contain dense centrally placed nuclei. Beneath some of the spines a basal cell with comparatively large spherical nucleus is plainly visible while in others it has become reduced to a dense mass attached to the base of the spicule. Whether other elements than the basal cell are operative in the formation of the spicule it is impossible to state.

The musculature of the body wall consists of the usual layers, circular, diagonal and longitudinal, which exhibit no peculiarities save that they are of less than average thickness. Sections show that on each side of the mid ventral line the longitudinal muscles are considerably thickened, as they are in *Pr. slüteri* (HUBRECHT'S fig. 24) or in practically all of the *Neomeniidae*, and that between them a gap exists (Fig. 5), visible as a dark streak in living and preserved material, which corresponds to the usual position of the foot. In other words the somatic muscles retain their primitive condition although all external indications of the foot have disappeared.

The relatively large mouth opening leads into a canal which in fully expanded specimens proceeds almost directly backward to unite with the pharynx at the front end of the radula (Fig. 3). Its

epithelial lining consists of small cubical cells and is developed into a number of pronounced longitudinal folds covered with a heavy cuticle which acts as a protection against the great teeth of the radula. The limits of the pharynx are not sharply defined yet judging from other molluscs it may be said to include the wide space into which the tongue projects and the dorsal salivary glands open. Behind this last named region the oesophagus arises as a slender tube and passes backward into the stomach.

The walls of the subradular part of the pharynx have been shown to to be modified in two species of solenogastres (HEATH, 1904) into sense organs which, judging from their structure and nerve supply, are doubtless the homolog of the subradular organ in the chitons and certain prosobranchs. In the present species this structure exists yet not with the characteristic sharpness of the chitons nor of *Proneomenia hawaiiensis*. The cells form a single group in the mid line (Fig. 4 *s. r. o.*) and possess a considerable degree of glandular activity, yet judging from their special nerve connections originating in the labio-buccal system (Fig. 7, *s. c.*) we must look upon this as a true subradular organ. The component cells shade rather abruptly from the low cubical elements of the pharynx in general into the high columnar cells of the group in question and as noted are more or less glandular.

HALLER (1883) described gland cells in the subradular organ of *Chiton siculus* but their presence has been denied by others. However in certain species of chitons that I have examined, notably *Trachydermon raymondi*, glandular products undoubtedly exist in many of the subradular cells. On the other hand I have not recognized them in several other species of chitons nor in *Proneomenia hawaiiensis* so it appears that there is considerable variation in this respect in the amphineura. The same holds true for the subradular organ itself. As just remarked it is prominently developed in the chitons and in *Proneomenia hawaiiensis* (and apparently in *Pr. slūiteri*). On the other hand no trace of it nor of its nerve supply has been found in the genus *Chaetoderma*. In *Rhopalomenia scandens* the subradular ganglia are not well defined and the organ itself is not clearly differentiated. From such scant data we seem to be justified in the belief that in the solenogastres this organ tends to disappear as the radula vanishes.

At a point corresponding closely to the forward end of the radula in Fig. 3 the cells of the dorsal and lateral walls of the

pharynx become abruptly thicker and on each side of the mid line are developed into a prominent diverticulum (Fig. 4. *s. g.*). In addition to the slender supporting cells with centrally placed nuclei there are large numbers of gland cells each with a basal nucleus and an abundance of a glandular secretion. In the later stages the granules become confluent and pass out through minute pores in the overlying cuticle. In position and probably in function these organs correspond to the dorsal salivary glands of other solenogastres.

The radula and its attendant muscles are enormously developed and indicate active predatory habits but further evidence concerning the nature of the food is lacking for in all the specimens the stomach is practically empty and the contents of the intestine is merely diatoms, sponge spicules and inorganic debris. As Fig. 14 shows the radula is of the distichous type and contains 28 transverse rows. Each tooth is accurately represented in Figs. 12, 14. There is no visible suture between the inner smaller projection and the outer horn-like cusp, which are therefore to be considered parts of a single tooth.

As may be seen in Fig. 17 a basement membrane is present, clearly visible between the teeth but elsewhere so closely fused with their bases as to be almost invisible. In the early stages of their development and during their passage down the radula sac the two rows are in close contact and the basement membrane is continuous across the mid line; but at the point of entry into the pharyngeal cavity a cleft appears between the radular supports (Fig. 11) into which the epithelium supporting the basement membrane projects. It will be seen that the two rows continue to remain in close proximity to each other but in reality are separated by a wide extent. Under such circumstances the basement membrane splits along the mid line, a half remaining with each row of teeth. This peculiar condition of affairs is a device to allow the opening and closing of the teeth in the act of collecting food (see page 714).

As HEUSCHER (1892) remarks the relations of the various groups of cells at the posterior end of the radula sac are strikingly similar to those of the prosobranchs and chitons figured by RÖSSLER (1885) and in the present species the resemblance is even more close than is described for *Pr. sluiteri*. The odontoblasts form two conspicuous groups on either side of the mid line and are composed of not less than 100 cells each. They are of the usual high and slender type and are finely granular with the exception of the cytoplasm adjoining the

free outer surface which is homogeneous. The cells forming the basement membrane while not so large as in some of the pulmonates are nevertheless more conspicuous than in the prosobranchs and chitons. As Fig. 17 shows each cell is more or less triangular in cross section and the distal extremity is indented where it comes in contact with the basement membrane. The enamel cells (Zellhaufen of RÖSSLER) occupy the bottom of the radula sac and are in direct contact with the epithelium on the dorsal side (oberes Epithel) and ventrally with the odontoblasts with which they gradually blend. These enamel cells are rectangular in outline but anteriorly become more globular or polyhedral and extending forward between the odontoblasts surround the teeth until the latter become exposed in the pharyngeal cavity. They appear to form a well defined and regular sheath one or two cells deep about the greater portion of each tooth, especially the great cusp, which more dorsally comes into intimate contact with the „oberes Epithel“. The material secreted by these cells was supposed by RÖSSLER to form an enamel-like substance about the newly developed tooth and in the present case this material is distinctly visible as a superficial coat that stains darkly with haematoxylin.

I have not made an exhaustive study of the formation of the radula but the evidence so far as it goes supports the observations of RÖSSLER. Concerning the length of the secretory activity of the matrix cells there is little to be said conclusively. It is difficult to explain the definite relations of the enamel cells to the teeth on any other assumption than that they are continually proliferated; but whether the odontoblasts and matrix cells of the basement membrane are likewise renewed I am not at this time prepared to say.

Immediately behind the salivary glands the character of the alimentary tract changes abruptly. A cross section of this region shows that the dorsal wall is much folded longitudinally and consists of high slender cells containing an abundance of some secretion which reacts essentially as that of the buccal tube. Laterally the cells of this character change to low cubical elements which form a fold at the sides of the radular supports and are also continuous at this point with the epithelial lining of the radular tube. More posteriorly the oesophageal canal narrows, its ventral wall also becomes thrown into folds (Fig. 5) and in this condition it passes backward and unites with the stomach.

In this species the stomach is sharply differentiated from the remainder of the digestive tract and occupies the major portion of the visceral cavity between the hinder border of the radula and its supports and the anterior end of the gonad and liver. Its epithelial lining is fashioned into a number of heavy folds (12—15 transverse ridges in one specimen) that gradually blend into those of the oesophagus. The constituent cells throughout are essentially alike differing merely in height. In a typical condition each is columnar with basal spherical nucleus and cytoplasm packed with innumerable greenish-yellow granules which become intensely black after treatment with osmic acid. Surrounding the stomach are a very few muscle and connective tissue fibres some of which penetrate the epithelial folds. In every case the contents of this organ consisted of a finely granular coagulum with an occasional diatom and numbers of the large secretory granules that have been passed in from the liver.

In most cases the intestine leaves the posterior end of the stomach close to the dorsal side in the mid line (Fig. 3) and immediately ventral to this union the liver opens by a separate single pore. This latter organ is relatively voluminous, filling much of the space beneath the gonad between the stomach and cloacal chamber where it ends blindly (Fig. 8). Its walls are provided with numerous irregular folds extending far into the lumen of the gland and are heavily laden with dark brown glandular products which give the animal a slaty-gray color in life. Sections show that these secretory products occur in practically every hepatic cell and that they belong to two distinct classes. All the cells in the region of the gonad are comparatively dense and compact, with basal nuclei (Fig. 10), and are almost completely filled with small glandular masses that become black after treatment with osmic acid but are little affected by carmine and logwood stains. Distal portions of the cells become constricted off and soon dissolve in the liver cavity.

The glandular products of the remaining liver cells are of somewhat larger size and sooner or later unite to form a central mass that in advanced stages almost fills the cell. In these compound bodies the central portions ultimately become liquified and stain a bright crimson, while the outer portions as well as the smaller granules elsewhere in the cell assume a yellowish-green tint after treatment with boraxcarmine. With the rupture of the cell wall these bodies make their escape and accumulate in large numbers in the stomach and to a much less extent in the neighboring portions

of the intestine. As they proceed down the digestive tract they become smaller, uniformly granular and usually dissolve entirely though it is not an uncommon thing to find them in the excreta in the cloaca.

The intestine, of practically the same calibre, throughout, makes its way by a fairly direct route (usually to the right of the mid line) to the front end of the pericardium. Here it bends abruptly downward and passing beneath the cloaca opens to the exterior in the mid line (Fig. 8). Its epithelial lining forms five or six longitudinal folds and appears to be ciliated throughout its entire extent, certainly in all but the rectal portion. The cells are chiefly columnar and contain varying amounts of some secretion that is strongly affected by osmic acid and but little with the ordinary stains. In addition to these elements the anterior half of the gut is abundantly supplied with another type of gland cell whose secretion is deeply stained with haematoxylin.

Vesicular and even cartilage-like supports are absent in this species, their place being taken by two greatly developed and compact masses of connective tissue with an admixture of muscle fibres. Together these form an ovoid body (Figs. 11, 16) upon which the radula rests and to which several muscles attach that are in part responsible for the movements of the teeth (see page 715). In the mid line these supports are near together and are firmly united by small bands of muscle that will be described later. In front their upper surfaces are in close contact where the exposed portions of the radula rest upon them but farther backward they separate to allow the radula tube, and more ventrally the great muscle No. 1. to pass between them.

The various muscles of the anterior end will now be described in detail after which an attempt will be made to define their respective functions.

No. 1. The largest muscle directly attached to the radula supports is this bundle which may be termed the tooth adductor. As may be seen from Figs. 3, 5, 15 it is roughly cone-shaped and anteriorly attaches to the sides and bottom of the posterior end of the posterior end of the epithelial fold projecting between the radula supports. Farther backward additional fibres appear and become increasingly more numerous until they cover the entire under surface of the radula tube as far back as the insertion of the pharynx retractors. Still more posteriorly its fibres become united with those

of the radula supports. In early life this muscle is probably distinctly paired for in adult specimens a delicate connective tissue septum along the mid line divides it for some distance anteriorly.

No. 2. Another pair of muscles (tooth abductors), each of not more than one fourth the size of the foregoing (Fig. 15), are also attached to the bottom of the epithelial fold between the front ends of the supports but anterior to the insertion of No. 1. A considerable number of its fibres also attach to the epithelium immediately beneath the first five or six teeth of each row. All these minor bands pass round the outside of each radular support to which they attach about half way back after having spread out, fan-like, to a considerable degree.

No. 3. Immediately in front of the first pair of teeth a small muscle unites the extreme anterior tips of the radular supports (Fig. 4).

No. 4. The supports are also united by an extensive yet relatively thin sheet of muscle which binds together the dorsal borders throughout their middle portion (Fig. 16).

No. 5. Two small muscles attach to the latero-dorsal wall of the radula sac immediately in front of the point where this commences to open into the pharynx. More posteriorly the fibres from each side unite on the dorsal side of the sac where they are attached immediately in front of the insertion of the radula protractors (Fig. 7, 8).

No. 6. Between the insertion of the radula protractors and the foregoing muscle, and apparently blending with them are several small longitudinal fibres immediately ventral to the digestive tract (Fig. 5).

No. 7, 8. Up to the present time the muscles considered are chiefly concerned, as we shall see, with movements of the teeth and do not take part in the greater motions of the radula as a whole and of its supports. These are produced by several highly developed muscles among which are the two pairs of radula protractors (Fig. 7). The more dorsal pair attaches to the sides of the radula sac not far from its posterior end and a very few of its fibres in most if not all cases also unite with the ventral oesophageal wall. Passing outward and forward as a fan-shaped band it attaches to the body wall.

The ventral pair (8) attaches to the ventral side of the radula sac in the same section as that occupied by No. 7. It also passes forward parallel with the foregoing muscle and attaches to the body wall.

No. 9, 10, 11. The foregoing are all the muscles which attach to the radula and its supports but there are numerous others that undoubtedly operate in producing some of their movements. The most conspicuous of these are three great bands on each side that attach to the body wall and anteriorly unite with the pharynx and base of the semicircular groove. In Fig. 7 these are represented somewhat diagrammatically and appear to be parts of a single muscle but surface views show distinctly that such is not the case.

The more dorsal muscle (9, Fig. 7) a short distance anterior to its origin on the body wall penetrates the space between Nos. 7 and 8 and extending forward breaks up into a great number of lesser fibres that interlace most intricately on the forward wall of the pharynx and also attach to the wall bounding the semicircular groove.¹⁾

No. 10. The middle band also attaches to the body wall and passes almost horizontally forward to break up into a large number of subordinate bands that likewise surround the subradular portion of the pharynx or attach to the wall of the semicircular groove.

No. 11. This muscle is considerably shorter than 9 or 10 but like them is attached to the body wall and on the other hand to the pharynx but in a more ventral position. Some of its fibres also pass to the body wall adjoining the semicircular groove.

No 12. The anterior pharyngeal wall is also supplied with a pair of powerful muscles attached on the other hand to the body wall lateral to the section occupied by the salivary glands. Some of its more superficial ventral strands spread out over the subradular wall of the pharynx where they interlace with bands from 9, 10 and 11. The greater number of the more deeply seated fibres attach to the anterior wall of the gut from the region held by the three foregoing muscles to the junction with the buccal tube, where certain of the bands unite with a few of the muscles (No. 13) encircling the buccal wall.

No. 13. A strong circular band and two or three smaller ones surround the alimentary canal from the front of the pharynx to a

1) For the sake of clearness a considerable space has been left in Fig. 7 between the pharyngeal wall and the semicircular groove, only a very few muscle bands traversing the cavity. In reality hundreds of fibres extending in all directions between these two points leave only a few minute passages through which the blood courses.

point half way to the mouth opening. As just noted some of their fibres are continuous with a portion of the foregoing muscle.

No. 14. One large and several very much smaller pairs of muscles are inserted in the wall surrounding the semicircular groove and radiating outward and backward attach to the body wall.

No. 15. On the dorsal side of the body are several pairs of muscles usually small (the largest shown in Fig. 7), that attach to the buccal wall chiefly in the region of the mouth opening and passing backward and dorsally unite with the somatic muscles.

No. 16. A few small bands attach to the body wall in the dorsal (or lateral) side of the animal and encircling the alimentary canal and the semicircular groove unite with the body wall ventrally (or laterally). Other muscles of much smaller size and extent but with similar attachments are more or less irregularly distributed in every quadrant.

No. 17. A fairly strong muscle is attached to the ventral wall of the oesophagus a short distance behind the dorsal salivary gland. Passing outward and downward it attaches to the body wall.

Nr. 18. Numerous small fibres attach to the front subradular wall of the pharynx and extending forward attach to the body wall in the neighborhood of the semicircular groove.

The foregoing are the more important muscles of the anterior part of the body. It is not possible from surface views to gain an accurate idea of the remainder and the work of reconstructing them from sections is well nigh impossible. It may be said that they comprise several small fibres radiating from the buccal wall to the body wall; a few from the buccal tube to the semicircular groove; many from the semicircular groove to the body wall; and a few scattered bands from the oesophagus to the body wall. These practically fill all the head cavity anterior to the salivary glands.

In regard to the mode of operation of these muscles ¹⁾ a number of facts appear with considerable clearness. In the first place the general movements of the radula and its supports are essentially

1) I have examined several cleared and mounted specimens and have carefully studied some of these same individuals when they had been sectioned and I feel confident that the foregoing muscles constitute the more important or at all events the more highly developed ones in the head region. Furthermore in regard to their mode of operation I may say in defense of the following paragraphs that they are the result of a careful study of models.

the same as in other molluscs, the front portion moving, in the act of collecting food, from a position represented in Fig. 3 through an arc that brings the forward teeth close to the entrance of the stomach (Fig. 19). In the second place it has been shown that from the point of entrance into the pharynx to their extreme anterior end the two rows of teeth separate along the mid line and the epithelial layer to which they are attached penetrates deep within the anterior portions of the radula supports. As the rows of teeth diverge and their long bases shift to the outer rounded surface of the supports their tips become more and more inclined outward (Fig. 11). This position they hold in a state of rest.

As I have shown (HEATH, 1899) in *Cryptochiton stelleri* the teeth are not passively drawn toward the stomach in the act of feeding but as they glide by the mouth opening the sides of the radula are involuted thus causing the great major lateral teeth of the opposite sides to interlock. Essentially the same process takes place in this species. As the tongue sweeps past the mouth opening the tips of the teeth of the opposite sides are brought almost in contact their appearance being at this time as shown in Fig. 14. This movement is largely due to the great tooth adductor (No. 1) that as we have seen attaches to the bottom and sides of the deep epithelial fold penetrating the space between the forward ends of the radula supports. By the contraction of this muscle the epithelium, that seems to be somewhat loosely attached to the tongue in this region is drawn still deeper within the supports which brings the teeth on the inner curved face (of the supports) with their tips directed inwardly. From sections it appears certain that the supports themselves are not wholly passive during this operation but undergo changes in shape, probably not very extensive, that also aid in producing the effect in question.

NIERSTRASZ (1903, fig. 10) figures a muscle in *Chaetoderma challengerii* that appears to resemble the tooth adductor (No. 1) in this species. However he assigns to it the function of radula retractor so that its attachments must be different from what they are in the present case. A glance at Fig. 3 will show that even should the septum bounding the head cavity posteriorly be rigid (which it certainly is not) the contraction of muscle No. 1 could not by any possible play of the imagination cause the radula to swing into the position shown in Fig. 19.

Muscle No. 2 in its action opposes No. 1, pulling the teeth and

the intervening membrane upon the outside of the radula supports. As fig. 15 shows this causes an unusually wide separation of the teeth of the opposite sides.

Nos. 3 and 4 obviously admit a certain degree of separation of the supports but prevent an excessive amount of disunion.

No. 5 acts, like muscle *m* (PLATE, 1897) in the chitons, to pull back the antero-lateral walls of the radula sac thus exposing as far as possible all the functional teeth.

Obviously the contraction of the major part of muscles 7 and 8 results in bringing the radula and its supports closer to the mouth opening, which as I know from personal observation is frequently opened widely during the act of feeding. They are definite protractors.

While watching one individual of this species in the act of feeding my attention was directed to the violent rhythmical movements of the semicircular groove. At intervals of 5 or 10 seconds it would be greatly deepened, the buccal sensory plate (Mundschild) and mouth opening being drawn into it for a considerable distance (as in Fig. 19) after which they would reappear as the groove again became shallow. Having examined the muscular system I am now convinced that these movements are associated with the retraction of the radula; that by the contraction of muscles 9, 10, 11 and 12 the semicircular groove is deepened, the subradular wall of the pharynx is pulled dorsally and somewhat backward and the front end of the radular supports are forced upward as in Fig. 19. The tongue is depressed probably by the action of some of the fibres of No. 7 whose contraction tends to elevate the posterior ends of the radula supports and certainly by the action of numerous small fibres radiating forward to the body wall from the front end of the pharynx (No. 18) and bottom of the semicircular groove. The pressure of the blood in all probability is an active agent.

The action of the remaining muscles of the head region need not be specifically noted. Obviously they are concerned in the active movements of the front end of the body when in the act of burrowing, collecting food, etc. and the result of their contraction may be understood in a general way after an examination of Fig. 7.

Summing up the chief movements of the radula in the act of feeding: the tongue is swept past the mouth opening by the contraction of muscles 9, 10, 11 and 12. During the process the tips of the teeth of opposite sides which have been separated by No. 2 are brought together by No. 1 and the food

firmly held until in the neighborhood of the stomach. The tongue is then depressed by muscles of group 18, probably by some fibres of No. 7 and by the pressure of the blood that also evaginates the semicircular groove to some extent and so carries the subradular pharyngeal wall and the radular supports with it.

The head cavity is bounded posteriorly by a septum or diaphragm as well developed as in the chitons. With the exception of the openings of the aorta and pedal sinus it is an imperforate, dense and comparatively thick sheet of connective tissue that occupies a position between the stomach and radula (Fig. 3).

In most specimens the pericardial cavity is roughly trihedral in form (Fig. 8), the base resting upon the cloacal wall and the apex reaching a point anteriorly close to the posterior end of the gonad. Its walls appear to consist almost entirely of connective tissue fibres of extreme delicacy and are suspended to the body and cloacal walls by numerous small radiating muscle and connective tissue bundles. The lining epithelium, like that covering the heart, is very thin and composed of cells with indistinct cell boundaries though of considerable extent judging from the spaces separating the pale homogeneous nuclei. The heart in all the specimens is a tubular organ composed of heavy muscular walls that show no distinct subdivisions. It invariably contains large masses of cells which occupy the interstices between the muscles. These may function as a blood corpuscle producing organ though it is worthy of note that while each of the constituent cells has the general form and appearance of a corpuscle it is fully twice the diameter of the latter.

The aorta leaving the front end of the heart passes forward holding at first a position between the halves of the gonad about equidistant between the dorsal and ventral surfaces, but near the middle of the animal it gradually inclines toward the dorsal side (Fig. 10). Throughout its entire extent it is a well defined tube with walls composed of connective tissue and muscle fibres and in several places showing indications of an endothelial lining which certainly exists in the section near to the heart. In most if not all solenogastres the aorta passes almost at once into the space between the dorsal surface of the gonad and the body wall but in this species while such a sinus is present its connection with the aorta is by means of relatively short and seemingly few vessels located here and there throughout the gonad. In a ventral direction

other branches pass from the aorta between the halves of the reproductive gland but owing to the absence of corpuscles it is impossible to trace their course. Having arrived at the front end of the gonad the aorta, gradually increasing in size, passes along the dorsal wall of the stomach and opens into the head cavity (Fig. 3).

Attention has already been directed to the fact that the head cavity is separated from the visceral sinus by a well defined septum perforated only by the aorta and pedal sinus. While the first of these vessels terminates with the septum the pedal sinus, having passed through the relatively small opening of the diaphragm and again expanded, extends forward along the ventral side of the body to a position a short distance behind the front end of the radula supports in Fig. 3. From this point forward it rapidly diminishes in size and communicates with the head cavity by numerous openings. It is a most interesting fact that the pedal sinus behaves as though the foot persisted.

As is well known the anterior diaphragm in the chitons is in contact with the hinder end of the radula, is opposite the front end of the foot and the pedal sinus and aorta do not extend beyond it anteriorly. Now if the chitons and solenogastres have been derived from a common stock, as appears to be the case, the relations of the pedal sinus and diaphragm in the present case may be explained by the assumption that the radular apparatus increased in size carrying the septum backward; that since the foot persisted in its original relations and disappeared at a considerably later date it and its attendant vessels were not implicated in the shifting.

From Figs. 5, 10 it will be seen that while the pedal sinus continues to hold a mid ventral position and so pursues its course to the hinder end of the body it is accompanied on each side by a lateral sinus wide enough to include the pedal and generally the pallial cord. The lateral sinuses contain irregular clumps of relatively large spongy cells sometimes held together by delicate connective tissue fibres which in the neighborhood of the pedal sinus are quite compact and effectually prevent the escape of blood except through definite sinuses of irregular course that more laterally become ill defined. The cells composing the groups are irregular in form, highly granular in appearance and contain large spherical actively staining nuclei. In general appearance they resemble the concretment bearing plasma cells described by Brock (1883) for certain gastropods or the elements that occur in great numbers in the foot and mantle

of the chitons and it is possible that we have to do with an excretory apparatus. The membrane bounding the lateral sinuses is penetrated by numerous minute pores so that the blood readily passes into the visceral cavity.

In the posterior end of the body the blood from the pedal and visceral sinuses unites and at once passes into the afferent branchial vessel which holds a position below the ventral gill retractor and passing through the gill lamellae enters the efferent vessel occupying a corresponding position above the dorsal gill retractor. From here it passes backward and enters the hinder end of the heart thus completing the circulation.

Compared with other solenogastres the corpuscles are remarkably few in number, being not more than one third as abundant as in *Pronoemia hawaiiensis*. In living specimens the blood is distinctly red, the head and especially the gill region having a pinkish hue but whether the haemoglobin is carried by the corpuscles or plasma I do not know. The general appearance of the blood cells is shown in Fig. 20. In a considerable number of cases the nucleus is distinctly bilobed as though in the first stages of amitotic division.

The main features of the nervous system may be determined from specimens treated with the ordinary stains but the finer details such as some of the commissures and even the more important nerves arising from the larger ganglia are absolutely invisible after such treatment. On the other hand these elements appear with considerable clearness in specimens fixed in VOM RATH'S fluid which is thoroughly washed out in 70% alcohol; and it may be added that all the other tissues of the body are finely preserved and clearly defined.

The brain, situated in the usual position, is very clearly bilobed in form and is closely associated with five pairs of ganglia that almost cover its anterior and ventral faces (Fig. 7). Fibres from the brain enter at least eight of these masses each of which originates another great nerve that makes its way to the buccal sensory plate. It seems remarkable that this latter structure should be supplied with ten nerves and these of relatively huge size and yet there are no indications that the fibres have any other destination. More posteriorly the connectives from the pedal, lateral and labio-buccal ganglia pass into the brain. As is shown in Fig. 7 the pedal and lateral connectives unite a considerable distance from the brain while the labio-buccal fibres join more dorsally.

The pedal cords hold the usual position along the ventral side

of the body but are separated by such a wide interval that it has been possible to trace commissures in only a few places. Latero-pedal connectives on the other hand have been found to exist with considerable regularity from one end of the body to the other. The position of the lateral cords is accurately shown in Figs. 7, 8 and requires no farther comment.

After separating from the pallio-pedal connectives the labio-buccal cords pass backward imbedded in the thin muscular sheath of the digestive tract and unite with the labio-buccal ganglia (Fig. 7). These are relatively large elongated bodies superficially placed in the depression separating the salivary gland from the pharynx proper. From the anterior end of each a commissure originates and passes over the dorsal wall of the digestive tract immediately in front of the salivary glands. This nerve corresponds to the dorsal commissure that I have found in *Rhopalomenia scandens* and *Proneomenia hawaiiensis* and is probably the homolog of the dorsal buccal commissure in the chitons. From the hinder end of each ganglion the inferior commissure arises and passes backward beneath the digestive tube and above the radula a short distance posterior to the level of the salivary glands. In close proximity to the origin of this latter nerve a delicate fibre arises from each buccal ganglion and courses backward on the dorsal side of the oesophagus close to the mid line. Several small ganglia occur along its course and there are indications that minute nerves arise therefrom but whether these form a plexus as they are known to do in the pteropod, *Corolla spectabilis* for example, it is not possible to determine from sections.

The subradular commissure, devoid of any well defined ganglia so far as I am able to determine, forms an extensive loop encircling the forward pharyngeal wall in the neighborhood of the subradular organ described on page 706. As Fig. 7 shows this cord is attached to the forward end of the labio-buccal ganglia as in *Proneomenia hawaiiensis* and *Rhopalomenia scandens* (see page 727). I have not been able to find any labial commissure passing beneath the radula in the usual fashion. In *Rhopalomenia* it is relatively short but here, if it exist at all and passes beneath the radula, its length must be relatively great.

Posteriorly the pedal and lateral cords gradually approach each other and finally unite in a well defined ganglionic enlargement (ganglion post. inf.) at the base of the cloacal cavity (Figs. 8, 18). From this point a relatively small commissure passes upward against

the inner face of the outer limb of the kidney and unites with the superior posterior ganglion, a relatively large nerve mass closely applied to the posterior cloacal wall which it equals in breadth. From this ganglion apparently all the nerves that innervate the various organs of the hind end of the body have their origin. A number of small fibres arise from it at the junction with the commissure from the pedal and pallial cords. Some of their branches may be followed for considerable distances over the cloacal wall, in some cases almost to its outer opening, while one small branch is distributed to the cells that guard the external renal opening. Three or four other divisions, more dorsal in position, pass backward and finally become lost among the somatic muscles.

On either side of the mid line two strong nerves arise from the dorsal side of the superior ganglion. Each soon divides and of the two resulting branches the ventral one enters the base of the gill and, in close proximity to the efferent branchial sinus, passes along the upper surface of the dorsal gill retractor. In this position it may be followed to a point close to the apex. The dorsal branch soon takes a position between the pericardial and cloacal walls and dividing once or twice passes backward and finally penetrates the muscles at the extreme hinder end of the body. Two small twigs on each side of the mid line may be followed to the base of the dorsal sense organ.

The two ventral branches from the superior ganglion arise from the under side immediately opposite the dorsal nerves. They rapidly penetrate the ventral gill retractors and are consequently somewhat difficult to follow but material killed in VOM RATH'S fluid and examined with an oil immersion lens shows that throughout the first part of their course they pass down the dorsal wall of the rectum until they reach the junction of the ventral gill wall with the cloacal wall. Here each divides, one portion continuing its course along the rectum to the anal opening while the other bends abruptly outward and enters the gill. Almost at once it enters the blood sinus (afferent branchial vessel) and adjacent to the fibres of the ventral gill retractor makes its way to the tip.

The paired gonad extends from the posterior end of the stomach to the pericardial cavity with which it is in communication by two relatively long and slender ducts (Figs. 6, 8). The sexes are separate and in several cases the germ cells had made their escape into the pericardial cavity.

The coelomoducts (LANKESTER, 1900) have the form of simple tubes extending from the pericardium to separate exits in the cloacal chamber (Figs. 6, 8). Their inner openings are located in the inferolateral angles of the pericardial cavity and are guarded by high pyriform cells that show no signs of cilia. On the other hand the succeeding portion of the canal, of very small calibre, is composed of cubical elements covered with a heavy ciliated coat. This section makes its way forward to the outside of the dorsal gill retractor and unites abruptly with the glandular portion, which although a single tube is so sacculated that it becomes a relatively voluminous structure. Its walls are composed of more or less cubical cells in which the small spherical nucleus is usually basal and the cytoplasm scant in amount owing to the presence of one or two great vacuoles. The general structure bears a fairly close resemblance to certain chiton kidney tissue yet there is no positive proof that it possesses an excretory function. The outer openings are on each side of the anus a short distance anterior to it and though very minute in preserved material are nevertheless well defined. Their presence is further indicated by the surrounding cells which are high and slender and probably sensory judging by the small nerves in their vicinity.

It is an interesting fact that the developing egg cells are surrounded by a follicular membrane, composed of very thin flat cells, with invisible boundaries and flattened disc-like nuclei. Whether these elements develop any cuticular processes such as SCHWEIKART (1904) so accurately describes for the chitons it is impossible to state for all the eggs are in an immature condition.

General considerations.

Since the publication of SPENGLER'S (1881) work on the nervous system of molluscs, in which von JHERING'S group of the Amphineura (chitons and solenogastres) was removed from the „Vermes“ and placed in the Mollusca, the solenogastres have enjoyed comparative quiet in this group. It is to be admitted however that certain features of their organization have not been fully understood and have appeared to be without a counterpart in other classes of molluscs as a few zoologists have vigorously contended. Chief among these is THIELE (1902) whose knowledge of the comparative anatomy of the solenogastres and molluscs generally has led him to the belief that „die Solenogastren sind eine mit Gordiiden und Anneliden nächst

verwandte Gruppe von Würmern, welche durch die Beziehung, in welche der Uterus zum Herzen getreten ist, sowie durch Anfänge einer Radulabildung zu den Mollusken hinüberführen, unter denen die Chitoniden besonders durch die Erhaltung der Lateralstränge ihnen am nächsten stehen.“

In the following paragraphs it is not intended to attempt a discussion of all the objections raised by this and other authors but merely to try to show that some of them, of the most fundamental character, may bear a different interpretation.

It is generally conceded that the typical members of the genus *Chaetoderma*, such as *Ch. nitidulum*, are the most highly modified species of solenogastres, the greatly reduced radula and the absence of a foot being the more apparent marks of a highly specialized condition. In other words a foot was present in the ancestral solenogastre and the radula was probably typically located and developed. Concerning the general shape of the body it is difficult to speak. It now appears that as the foot diminished in size the mantle proportionately increased, finally covering the greater part of the animal but leaving the mantle cavity and its complex at the posterior end of the body.

The foot, as we now know, contained two sets of glands designated by HUBRECHT (1881) the anterior and posterior pedal, the first named opening into the forward end of the mantle furrow the second accompanying the foot throughout its entire extent. In *Limifossor* all external traces of the foot have disappeared yet a space in the ventral somatic muscles, the overlying pedal sinus and perhaps a few gland cells in the anterior end of the body point to its former existence.

Considerable difficulty has been encountered in the attempt to compare the pedal glands of the solenogastres with corresponding structures in the chitons. In the adults of the last named group the only true pedal gland is in the form of scattered pyriform cells which, in some species at least, are imbedded in the deeper tissues of the foot while the duct leads to an outlet between the epithelial cells. Neglecting the fact that the gland is diffuse it differs in no fundamental respect from the post-pedal gland of the solenogastres.

In regard to the homologies of the anterior pedal gland the problem is by no means so easy of solution. SIMROTH (1893) makes the remark that the so called larval pedal gland in young chitons „sehr an die vordere Flimmerhöhle (Fußdrüse) der Aplacophoren

erinnert", and the study of the post-larval stages of members of this group seems to show conclusively that the resemblance is more than superficial. As is well known from the researches of KOWALEVSKI (1883) a mass of gland cells early appears in the chiton larva at the anterior border of the foot and in later embryonic life these open into a deep depression which in turn communicates with the exterior by numerous intercellular channels. This author made no study of the later stages of chiton development and consequently the complete history of this organ is wholly unknown.

In looking up the subject in a series of embryos of *Trachydermon raymondi*, a fairly common species of chiton inhabiting the western shores of the United States, I have been able to determine the fate of this organ in a more definite way. KOWALEVSKI looked upon this gland as a larval structure and in my study of the development of *Ischnochiton* (HEATH, 1899) I considered this view correct and I have now no reason to modify my opinion for this organ grows but little after the metamorphosis of the larva and disappears at a comparatively early stage (within considerably less than a year). However it is of prime importance to note that before it vanishes it takes up a position beneath the buccal mass, still retaining its connection with the exterior for a long time. In the solenogastres it is a functional organ throughout life and not only occupies a position beneath the buccal mass but usually envelopes it to a considerable degree. Nevertheless except for the disparity of bulk a fundamental resemblance exists in both groups and I have no doubt whatever that they are homologous organs.

While the anterior pedal gland sometimes opens into the ventral furrow without any direct connection with the foot there are several species in different genera where there is a longitudinal ridge which in *Proneomenia hawaiiensis* appears to be merely the anterior end of the foot. It is not improbable that this projection packed with ductules was not particularly serviceable in the movements of the animal and accordingly has come to be separated from the foot proper.

The comparison of a set of organs as plastic as those composing the digestive system is, at the present time at least, of relatively small value. The general divisions, as the fore, mid and hind gut and such organs as the dorsal and ventral salivary glands, the stomach and liver doubtless have their recognized homolog in other classes of molluscs but a comparison of the finer details such as the

buccal cirri, buccal ridges (Mundleisten), and buccal plate (Mundschild) is much more involved.

With the radula the case is different. In the present species it has been remarkably conservative, retaining its basement membrane and developing from sets of cells which, as has been shown previously, are strikingly like what exists in the chitons. WIREN (1892) and THIELE (1902) have maintained that a typical radula does not exist among species known to them for not only is the radula small but the teeth are exceedingly minute, without a basement membrane and seemingly developed from cells without any homolog outside of the group. Nevertheless WIREN himself has called attention to the close approximation of the radula in *Proneomenia acuminata* to this structure in the typical glossophora and HEUSCHER (1892) has emphatically done the same for *Pr. sluiteri*. It is possible that a more attentive examination of certain species may disclose the presence of a basement membrane though it is an undoubted fact that the radula is in a degenerate condition in some species and is wholly wanting in others. In a species from Hawaii belonging to genus *Myzomenia* so far as my limited study permits me to judge there is a distichous radula which in its fully developed state seems to lack a basement membrane. However in the bottom of the radula sac where the teeth develop normally one is clearly present but it soon becomes so closely applied to the teeth as to become almost invisible and the difficulty of recognizing it is increased by the fact that where the radula opens into the mouth the membrane splits along the mid-line as in *L. talpoideus*.

The presence of a typical radula in *Limifossor talpoideus* (and in another undescribed species of the same genus) and of a subradular organ characteristically located and innervated points unmistakably to the fact that these organs existed in the ancestral form which in this and several other important respects was related to the chitons and prosobranchs.

The musculature of the solenogastres and other molluscs does not appear to be a system upon which much dependence can be placed in determining the broader relationships of the larger groups. In the present species for example there is certainly no close thoroughgoing resemblance to what we find in *Ch. nitidulum* and the similarity to the *Neomeniidae*, judging from the study of *Proneomenia hawaiiensis* and *Neomenia vampyrella*, is not much closer. The same is true when we extend the comparison to the complex

system of muscles in the chitons or for that matter to other classes of mollusca. It is possible that a deep seated resemblance exists but in view of the fact that there are not more than half a dozen species of molluscs whose musculature has been carefully studied such data are at present not of great value.

There appears to be no very strong reason for a disbelief in the homology between the mantle cavity and its complex in the solenogastres and other molluscs. Without doubt typical ctenidia do not exist in the *Neomeniidae* but in the *Chaetodermatide* they certainly do. In comparing the gill of the present species with one from *Cryptochiton stelleri* it is evident that each has a central axis, with ciliated lamellae, those of one side alternating with the others, similarly related afferent and efferent sinuses each of which contains or is in close proximity to a nerve from the lateral cord, and even in the arrangement of the high ciliated epithelial cells along the upper and lower surfaces of the axis the two coincide. To consider, in the face of such remarkable resemblances, that the branchiae of solenogastres and chitons have had an independent origin and that therefore those of the first group are pure simulacra is certainly taxing our faith in the evidence supplied by comparative anatomy without yielding any adequate result.

Regarding the polybranchiate character of the chitons there is very little to determine if it be primitive or not. The hope has been expressed that the study of the development of the ctenidia might throw some light upon the subject but in the examination of three species (*Isch. magdalenensis*, *Isch. regularis* and *Trachydermon raymondi*) I have found that the most posterior gill arises first at a time when the surface of the body becomes too small to supply sufficient oxygen. In the above named species this occurs when the young are about 1.5 mm in length. Within a very short time another gill appears anterior to the first and so on at very definite time and space intervals the more anterior ones appear. Each gill arises as a small cone-shaped projection which soon develops two or three lamellae to which others are added as the gill increases in size. There is nothing from these facts to determine whether two gills were present in the primitive state or a larger number.

The great difference in the size of the foot in the solenogastres and chitons and in the relative mass of the mantle is correlated with many differences in the plan of the circulatory system and yet as the study of *Limifossor* clearly shows there is an even more

fundamental resemblance between the two than has been generally recognized. Not only is the heart similarly located in both groups but in the relation of the aorta to the gonad and head cavity there is a similarity. The distribution of blood to the gonad in *Limifossor* could not be accurately determined but in *Proneomenia hawaiiensis* the aorta sends off branches which penetrate between the halves of the gland and enter a sinus along its mid ventral line. From here they pass dorsally along the sides of the gonad and open into the visceral cavity very much as PLATE (1897) has shown to be the case with the chitons. Another very important feature is the septum bounding the head cavity behind and the relation of the aorta to it. The peculiar position of the anterior part of the pedal sinus has been explained on page 717.

On the other hand it cannot be denied that the thinness of the mantle and the smallness of the foot are correlated with many peculiarities. The visceral artery is absent and all of the blood leaves the head cavity through one opening, that of the pedal sinus. Beyond the septum two lateral sinuses appear surrounding the pedal nerves while the lateral nerves are exposed in the visceral cavity. It is a significant fact however that these differences are concerned chiefly with the ventral half of the body or exactly that portion of the animal which, in the diminution of the foot, has been most modified.

While many fundamental resemblances between the nervous systems of the solenogastres and chitons have been recognized by zoologists generally it is also well known that as hitherto described the correspondence is by no means complete. THIELE (1902) especially has called attention to the fact that the so called buccal systems have very few points in common. In a recent paper describing a subradular organ and its nerve supply in the solenogastres I have shown that the correspondence is remarkably close, more so in fact than I recognized at that time.

Referring to the diagram A it will be seen that in the prosobranchs the labial ganglia, attached to the cerebral ganglia, by connectives are also united with the buccal system in which the commissure passes dorsal to the radula. In *Lottia gigantea*, which has been most carefully worked out in my laboratory by Mr. W. K. FISHER (1904), the buccal ganglia also give off nerves which very nearly form a collar about the pharynx and finally it is a

most important fact that the labial ganglia are connected with a typical subradular system.

Comparing this part of the nervous system with what exists in the chitons it will be seen that the so called sub-cerebral portion of the oesophageal ring behaves exactly as the labial system of prosobranchs. It is connected with the buccal nerves which form a complete ring about the pharynx above the radula sac and with the subradular ganglia. These relations have been described heretofore (PLATE, 1901) and are readily determined from an examination of the accompanying figures.

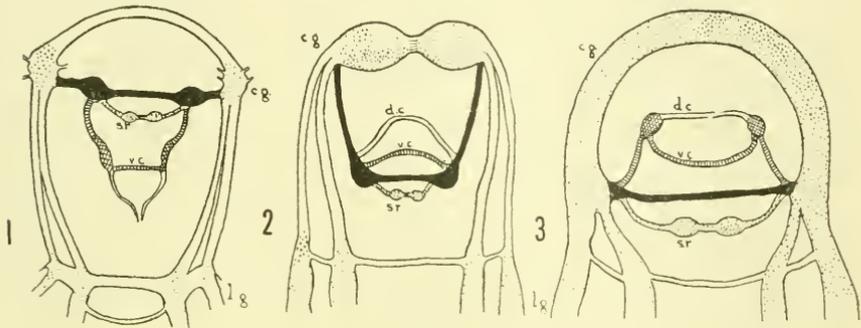


Fig. A.

Anterior portion of nervous system somewhat diagrammatic, of (1) prosobranch, (2) solenogastre and (3) chiton. *cg* cerebral ganglion; *dc* dorsal buccal commissure; *lg* lateral nerve cord; *sr* subradular ganglia; *vc* ventral buccal commissure. The labial system is in heavy black.

In the solenogastres the centralization of the ganglion cells has resulted in the formation of relatively long connectives to the pedal and lateral ganglia and in bringing the cerebral nerve masses close together upon the dorsal side of the digestive tube. Nevertheless the relations of what I consider to be the labio-buccal system have not been disturbed and exhibit a close similarity to the foregoing groups.¹⁾ In both species of solenogastres which I have studied (*Proneomenia hawaiiensis* and *Rhopalomenia scandens*) the labial connectives are of relatively great length, especially in the genus

1) In a paper on the subradular organs of solenogastres (1904) I believed that the nerve supply of these bodies originated in the buccal system and finding a commissure dorsal to the radula considered that the other fibres from the labial ganglia innervated the wall of the gut. A renewed study of sections shows that there is a true labial commissure which is described in the body of the text.

Rhopalomenia. In the neighborhood of the openings of the ventral salivary glands they connect with ganglia¹⁾ which in turn are very closely associated with four commissures. Comparing these last named fibres with similarly related structures in the chitons and the prosobranchs it is evident that they correspond to the labial, subradular and dorsal and ventral (anterior and posterior) buccal commissures. In *Pronomenia*, where a well defined radula is present, it is comparatively easy to homologize these but in *Rhopalomenia* where this organ is the merest diverticulum and all of the ventral commissures in close proximity to it the task is most difficult.

In *Pronomenia* the subradular connectives spring from the inner side of the labial nerve masses and unite with ganglia in close proximity to the sensory areas. Their relations are therefore typical. For *Rhopalomenia* I have figured a similar state of affairs, though well defined subradular organs are absent. The dorsal buccal commissure arises on the labial connectives some distance anterior to the labial ganglia while the ventral buccal commissure arises from the ganglia themselves and passes dorsal to the radula in characteristic fashion. In *Rhopalomenia* the dorsal commissure originates from the labial connectives but relatively close to the labial ganglia while the ventral commissure, of relatively large size, originates from the posterior borders of these nerve masses. In this genus a third ventral commissure exists which I consider corresponds to the labial since it gives rise to two symmetrical nerves which soon break up into a large number of fibres passing into the pharyngeal wall where they soon become lost to view after passing toward the mouth somewhat as in the prosobranchs. In *Pronomenia* a nerve arises from each labial ganglion, and is also distributed to the pharyngeal wall but as each courses through great masses of muscles I have not been able to follow it far nor determine if it is in reality part of a true commissure.

The great theoretical importance attaching to the relations of the gonad, pericardium and coelomoducts have been the subject of many discussions from the advent of HUBRECHT's beautiful paper on *Pronomenia sluiteri* down to the present time. Several authors have called attention to the resemblance to the annelids in this respect and have noted the modified condition in the majority

1) In both species of solenogastres the buccal ganglia are not sharply differentiated and are probably partially fused with the labial.

of mollusca, of which only a few maintain a direct (cephalopods) or indirect (certain gastropods, pelecypods and scaphopods) possibly caenogenetic connection between gonad and pericardium.

HALLER (1882) reports that a transient connection exists between the gonad and pericardial cavity in *Chiton siculus* but this is certainly not invariably the case among the chitons. In *Ischnochiton regularis* and *Isch. mertensii* the gonad very early appears as a proliferation of cells of the anterior wall of the pericardium. In certain cases these are arranged in two groups while at other times they are continuous across the mid line but the subsequent appearance of two cavities in the midst of these cells on each side of the mid line and of the development of a median septum as in the solenogastres clearly points to the paired nature of this organ. Subsequently these two cavities fuse, obliterating the septum save at the anterior and posterior ends where it persists for a considerable length of time. Concerning the development of the gonoducts I cannot speak positively as my work is not complete. They appear to be formed almost entirely as outgrowths of the coelom (gonad) but they are of exceedingly small size at first and require more careful study than I have as yet given them.

PLATE speaks of a specimen of *Acanthopleura echinata* 15 mm long in which the gonoduct was in the form of a very slender ectodermic invagination which was not yet in contact with the wall of the gonad. It was with much surprise therefore that I found the gonad, containing clearly defined primordial cells, opening to the exterior through definite though thread-like gonoducts in several species of chitons some of which were not over one thirtieth of their adult length. In the young of *Ischnochiton magdalenis*, *I. regularis*, *I. mertensii*, *Katharina tunicata*, *Trachydermon raymondi* and a number of other species none of which were more than 3 mm in length the gonad and its outlets had developed and bore the same relations as in the sexually mature animal. Although I have very carefully examined the above named species I have never yet seen the cavity of the gonad communicating with the pericardium. In all probability such a relation existed primitively but at the present day it appears to have vanished.

Finally I would emphasize with PLATE the necessity of using typical members of a group in instituting comparisons and of laying especial stress on the broader features of their organization. Highly modified solenogastres do indeed exist and even in the more primitive

forms many characters are without a counterpart elsewhere. Nevertheless as WIRÉN, PELSENEER, PLATE and others have maintained the relations of the nervous system, gonad, pericardium and coelomoducts are sufficient to stamp the solenogastres as true mollusca and for the present at least to confine them within the class Amphineura.

Literature cited.

1883. BROCK, J., Untersuchungen über die interstitiellen Bindesubstanzen der Mollusken, in: Z. wiss. Zool., V. 39.
1904. FISHER, W. K., The anatomy of *Lottia gigantea* GRAY, in: Zool. Jahrb., V. 21, Anat.
1882. HALLER, BÉLA, Die Organisation der Chitonen der Adria, I. Theil, in: Arb. zool. Inst. Wien, V. 4.
1883. —, Die Organisation der Chitonen der Adria, II. Theil, *ibid.*, V. 5.
1899. HEATH, HAROLD, The development of *Ischnochiton*, in: Zool. Jahrb., V. 12, Anat.
1903. —, The function of the Chiton subradular organ, in: Anat. Anz., V. 23.
- 1904 (1). —, The habits of a few Solenogastres, in: Zool. Anz., V. 27.
- 1904 (2). —, The nervous system and subradular organ in two genera of Solenogastres, in: Zool. Jahrb., V. 21, Anat.
- 1904 (3). —, A new genus and species of Solenogastres, in: Zool. Anz., V. 28.
1892. HEUSCHER, G., Zur Anatomie und Histologie der *Proneomenia sluiteri*, in: Jena. Z. Naturw., V. 27.
1881. HUBRECHT, A. A. W., *Proneomenia sluiteri* g. et sp. n., in: Nederl. Arch. Zool., Suppl.
1877. v. IHERING, H., Vergleichende Anatomie des Nervensystems und Phylogenie der Mollusken, Leipzig.
1883. KOWALEVSKI, A., Embryogénie du *Chiton polii* (Philippi) avec quelques remarques sur le développement des autres Chitons, in: Ann. Mus. Hist. nat. Marseille, V. 1.
1900. LANKESTER, E. R., The Enterocoela and the Coelomocoela, in: A Treatise on Zoology, part 2, London.

1902. NIERSTRASZ, H. F., The Solenogastres of the Siboga-Expedition, in: Siboga-Exp., Monogr. 47.
1903. —, Neue Solenogastren, in: Zool. Jahrb., V. 18, Anat.
1899. PELSENER, P., Recherches morphologiques et phylogénétiques sur les Mollusques archaïques, in: Mém. couronnés Acad. Belgique, V. 57.
1897. PLATE, L. H., Die Anatomie und Phylogenie der Chitonen, in: Zool. Jahrb., Suppl. 4 (Fauna Chilensis, V. 1), p. 1—243.
1899. —, Theil B., *ibid.*, Suppl. 5 (V. 2), p. 15—216.
1901. —, Theil C., *ibid.*, p. 281—600.
1885. RÜSSLER, R., Die Bildung der Radula bei cephalophoren Mollusken, in: Z. wiss. Zool., V. 41.
1904. SCHWEIKART, ALEX., Beiträge zur Morphologie und Genese der Eihüllen der Cephalopoden und Chitonen, in: Zool. Jahrb., V. 21, Anat.
1893. SIMROTH, H., Mollusca, in: BRONN, Klass. Ordn. Thierreich., Leipzig.
1881. SPENGLER, J. W., Die Geruchsorgane und das Nervensystem der Mollusken, in: Z. wiss. Zool., V. 35.
1902. THIELE, J., Die systematische Stellung der Solenogastren und die Phylogenie der Mollusken, *ibid.*, V. 72.
1892. WIRÉN, A., Studien über die Solenogastres, I. Chaetoderma nitidulum, in: Svenska Vet.-Akad. Handl., V. 24.
- , II. Chaetoderma productum, Neomenia, Proneomenia acuminata, *ibid.*, V. 25.

Explanation of plates.

The following abbreviations have been used in the explanation of the figures:

<i>a</i> anus	<i>oc</i> oesophagus
<i>b</i> brain	<i>p. c</i> pedal ganglion
<i>bc</i> buccal commissure	<i>pl</i> lateral ganglion
<i>b. g</i> labio-buccal ganglion	<i>per</i> pericardium
<i>br</i> gill	<i>p. s</i> pedal sinus
<i>cl</i> cloaca	<i>r. s</i> radula support
<i>c. p</i> gonoduct	<i>s</i> anterior vertical septum
<i>f. o</i> buccal plate	<i>s. c</i> subradular commissure
<i>gon</i> gonad	<i>s. g</i> salivary gland
<i>hl</i> heart	<i>sr</i> dorsal gill retractor
<i>int</i> intestine	<i>sto</i> stomach
<i>liv</i> liver	<i>sro</i> subradular organ
<i>m</i> mouth	<i>vr</i> ventral gill retractor
<i>n</i> nerve to buccal plate	<i>v. s</i> ventral diaphragm.

Plate 42.

Fig. 1—18 muscles of buccal mass.

Fig. 1. *Limifossor talpoides*, side view, living specimen. 5:1.

Fig. 2. Anterior end, living specimen, showing extremes of motion of the frontal sense organ. 15:1.

Fig. 3. Anterior end, longitudinal section, giving relations of digestive tract, radula and blood sinuses. The dorsal aorta is shown opening into head cavity in slightly diagrammatic fashion. The middle constriction of the stomach is unusual.

Fig. 4. Section through anterior end of radula and frontal sense organ. Animal in same state of contraction as Fig. 19. 33:1.

Fig. 5. Section through middle of radula and supports of same individual. 33:1.

Fig. 6. Dorsal view of organs of posterior end of body.

Fig. 7. Lateral view of buccal mass showing more important muscles that operate the radula and its supports.

Fig. 8. Lateral view of organs of posterior end of body.

Fig. 9. Section through hinder end of pericardium and gills. 33:1.

Fig. 10. Section through middle of body. 33:1.

Fig. 11. Dorsal view of radula and supports; portion of dorsal pharyngeal wall removed.

Fig. 12. Side view of radula. 135:1.

Plate 43.

Fig. 13. Section through dorsal sense organ. 135:1.

Fig. 14. Dorsal view of radula. 135:1.

Fig. 15. Diagram of radula and muscles that open and close the teeth.

Fig. 16. Radula supports and dorsal uniting muscle.

Fig. 17. Longitudinal section through posterior end of radula sac.

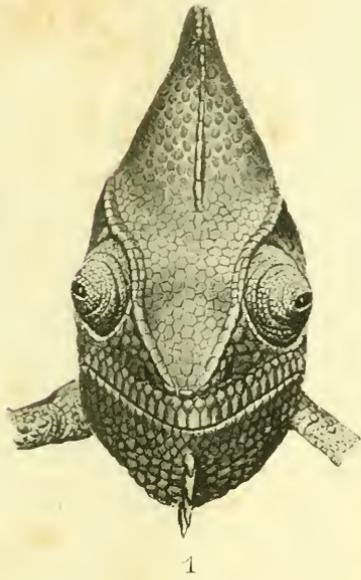
bm basement membrane; *bmc* matrix cell of basement membrane;
ec enamel cells; *od* odontoblasts. 135:1.

Fig. 18. Posterior end of nervous system, showing chief branches.

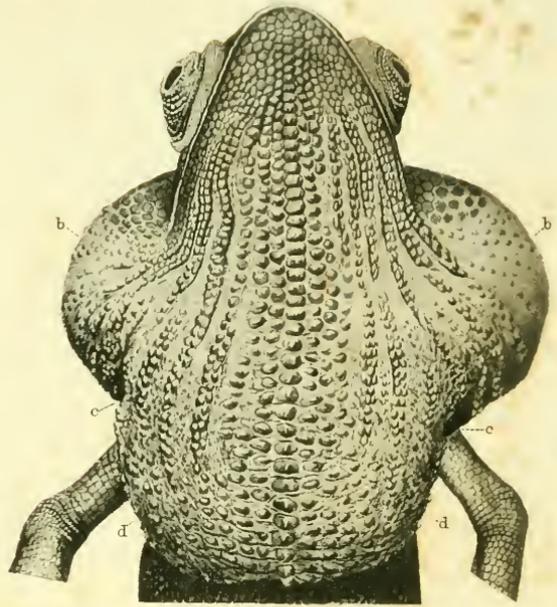
Fig. 19. Side view of radula and supports in fully elevated condition. From cleared specimen.

Fig. 20. Blood corpuscles. 460:1.

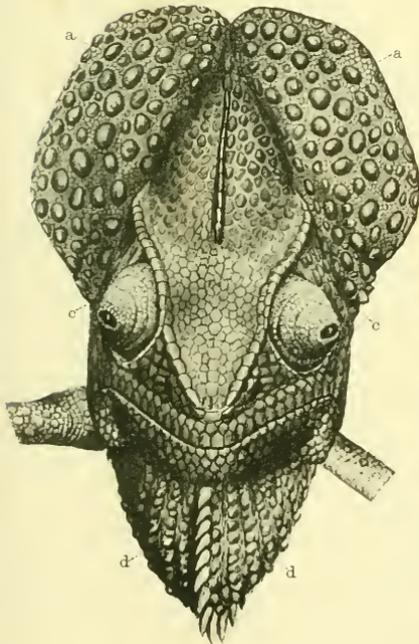
Fig. 21. Spicula from middle of body, front and side views. 110:1.



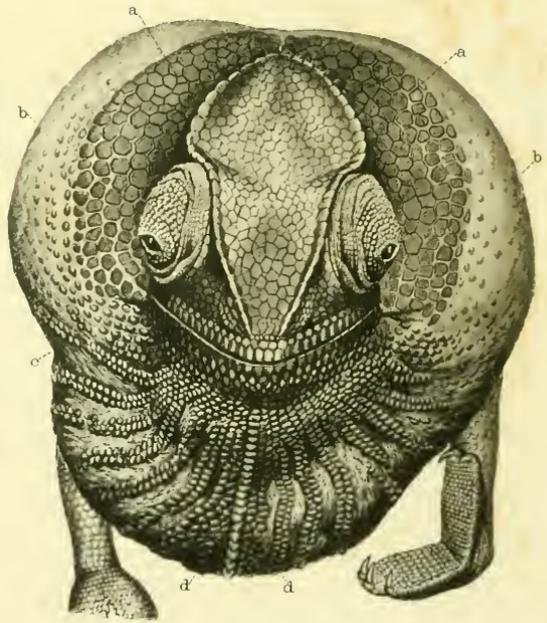
1



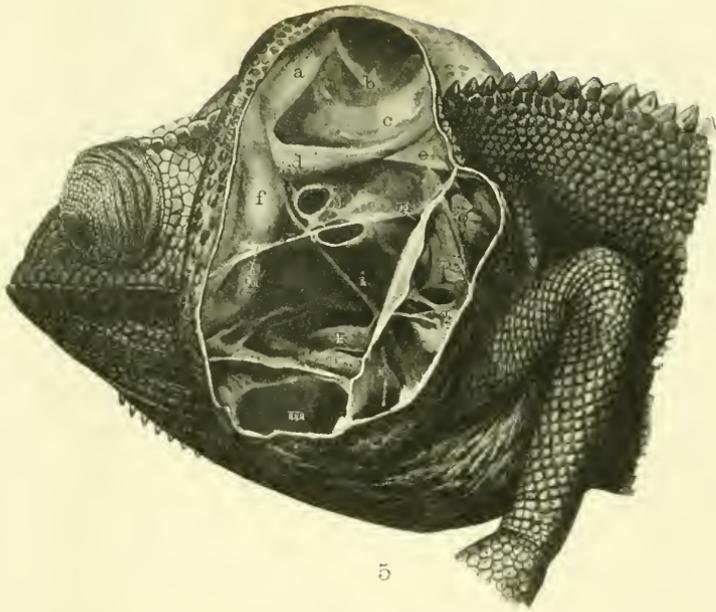
3



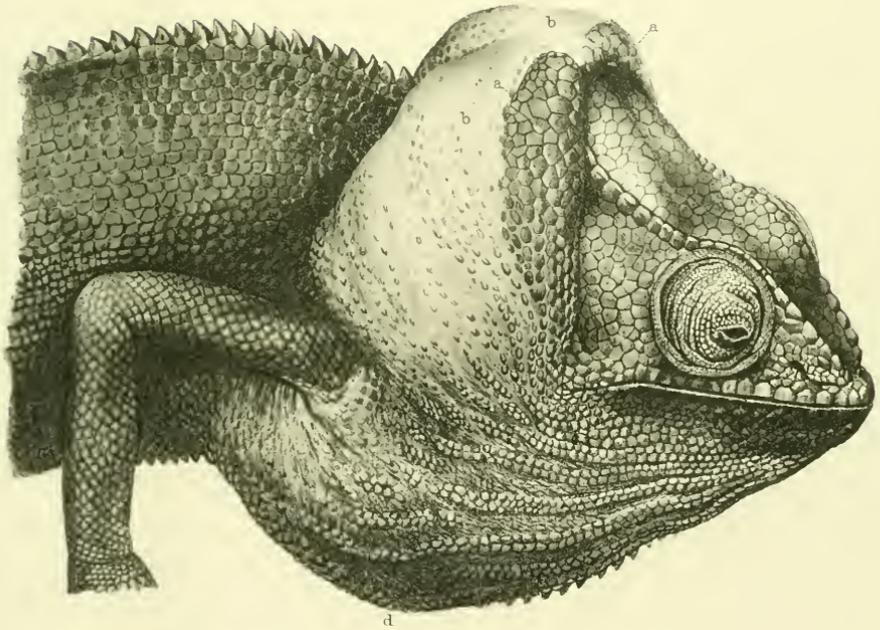
2



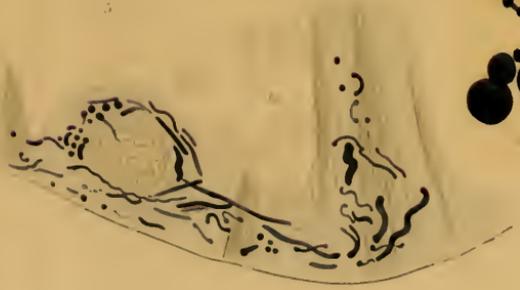
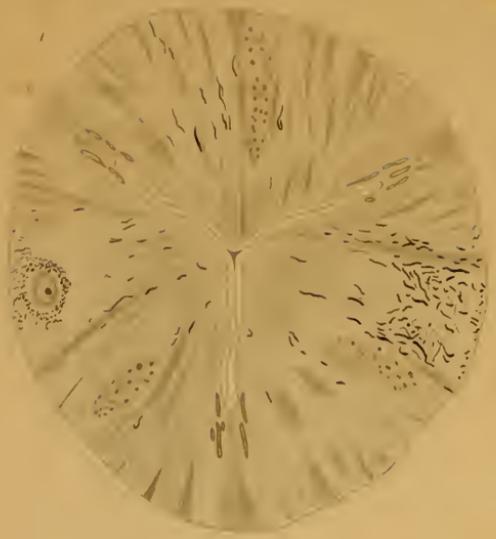
4



5



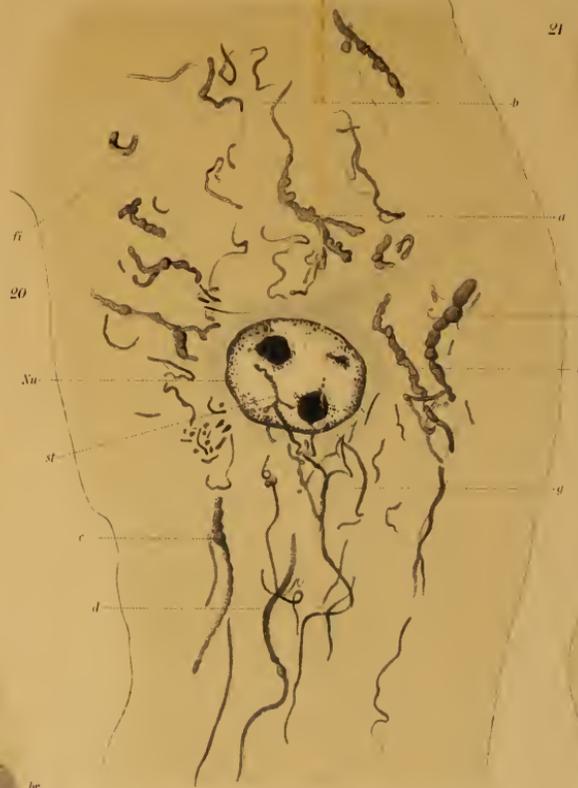
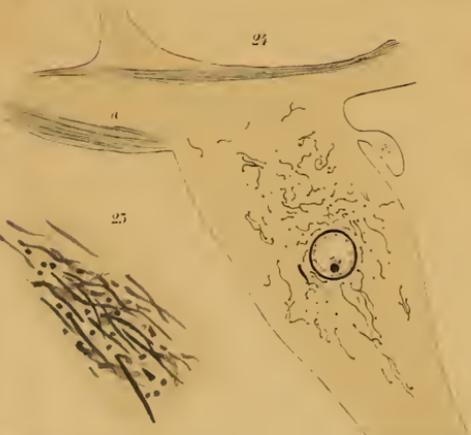
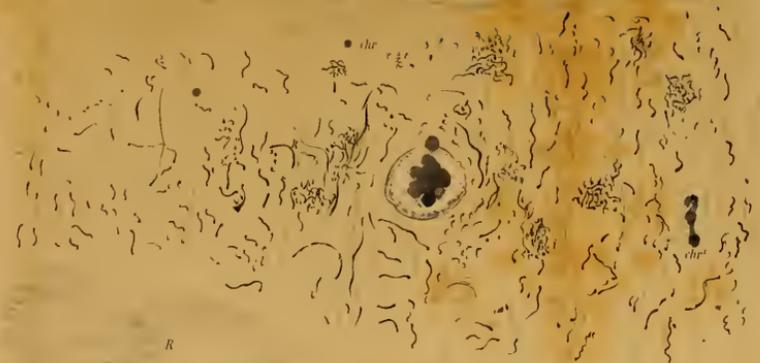
6







19



21



22



28



29



50



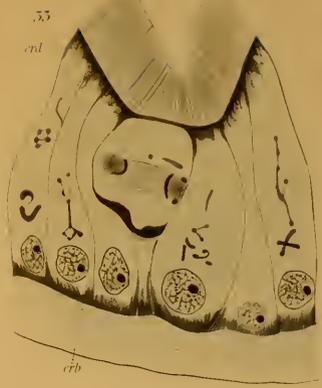
51



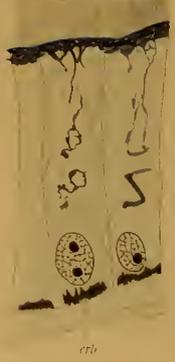
52



53



55



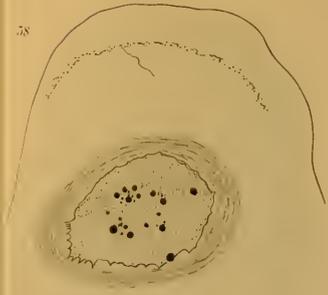
56



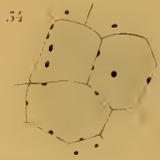
57



58



54



59



50



end

erb

erb

41



42



43

44

72



A hand-drawn diagram of a cell. It features a dark blue, tangled network of lines. To the right of this network is a small circle containing four dots. The entire structure is enclosed within an irregular, roughly circular boundary.

73



A hand-drawn diagram of a cell. It contains a prominent red, branching, tree-like structure. A small blue circle is positioned to the right of the main structure. The cell is enclosed in an oval boundary.

74



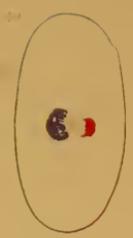
A hand-drawn diagram of a cell. It features a large, red, C-shaped or hook-like structure. A small blue circle is located above the structure. The cell is enclosed in an oval boundary.

75



A hand-drawn diagram of a cell. It has a blue nucleus at the top and a red, somewhat circular structure below it. The cell is enclosed in an oval boundary.

76



A hand-drawn diagram of a cell. It contains a blue nucleus and a red structure, similar to the one in diagram 75. The cell is enclosed in an oval boundary.

77



A hand-drawn diagram of a cell. It shows a nucleus with several dots inside and a red structure to its right. The cell is enclosed in an oval boundary.

78



A hand-drawn diagram of a cell. It features a nucleus with four dots and a grid-like structure above it. The cell is enclosed in an irregular boundary.

79



A hand-drawn diagram of a cell. It contains a blue nucleus and a red structure. The cell is enclosed in an oval boundary.

80



A hand-drawn diagram of a cell. It shows a nucleus with several dots and a ring of red dots surrounding it. The cell is enclosed in a circular boundary.

81



A hand-drawn diagram of a cell. It features a nucleus with several dots and a red structure. The cell is enclosed in a rectangular boundary.

82



A hand-drawn diagram of a cell. It contains a nucleus with several dots and a red structure. The cell is enclosed in an irregular boundary.

83



A hand-drawn diagram of a cell. It shows a nucleus with several dots and a red structure. The cell is enclosed in a rectangular boundary.

84



A hand-drawn diagram of a cell. It features a nucleus with several dots and a red structure. The cell is enclosed in a circular boundary.

85



A hand-drawn diagram of a cell. It contains a nucleus with several dots and a red structure. The cell is enclosed in a circular boundary.

86



A hand-drawn diagram of a cell. It shows a nucleus with several dots and a red structure. The cell is enclosed in a circular boundary.

87



A hand-drawn diagram of a cell. It features a nucleus with several dots and a red structure. The cell is enclosed in a circular boundary.

88

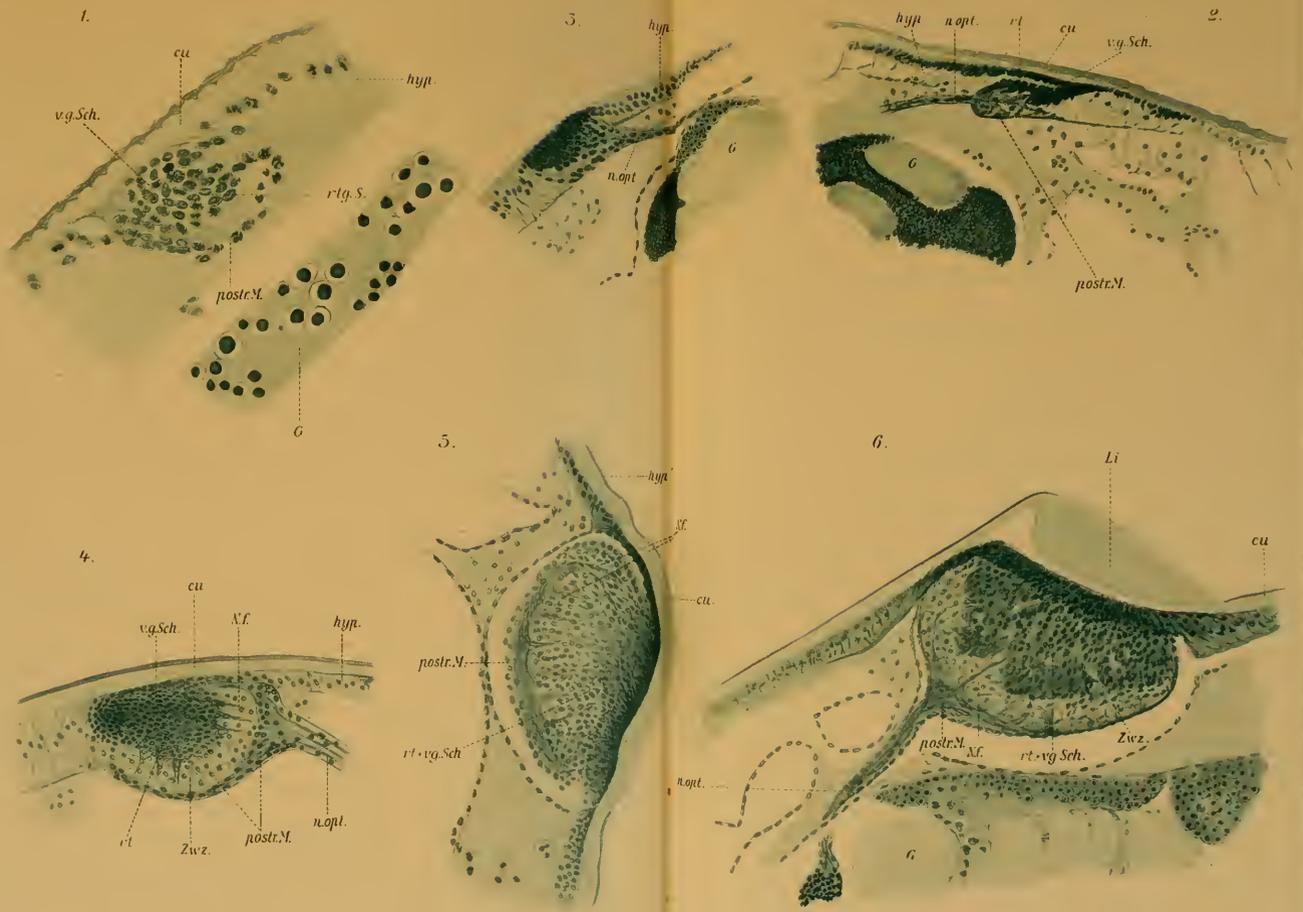


A hand-drawn diagram of a cell. It contains a nucleus with several dots and a red structure. The cell is enclosed in a rectangular boundary.

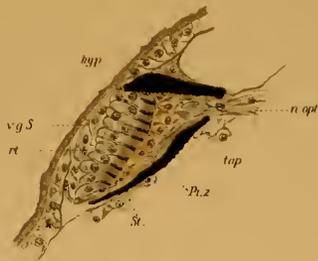
89



A hand-drawn diagram of a cell. It shows a nucleus with several dots and a red structure. The cell is enclosed in a circular boundary.



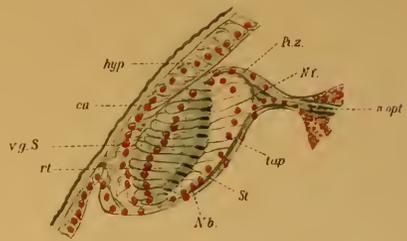
7



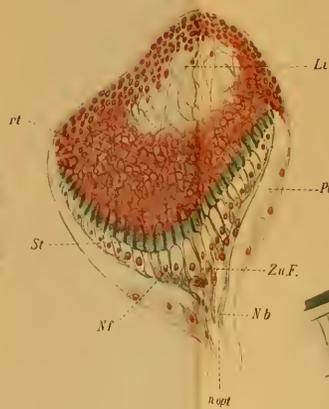
8



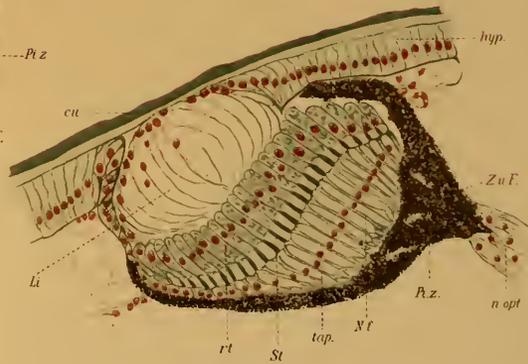
9



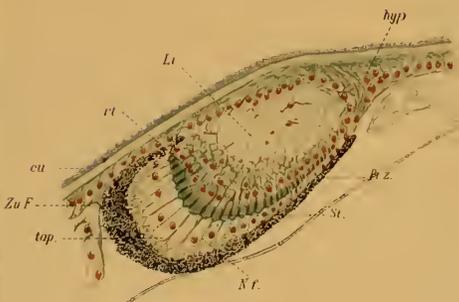
11



12

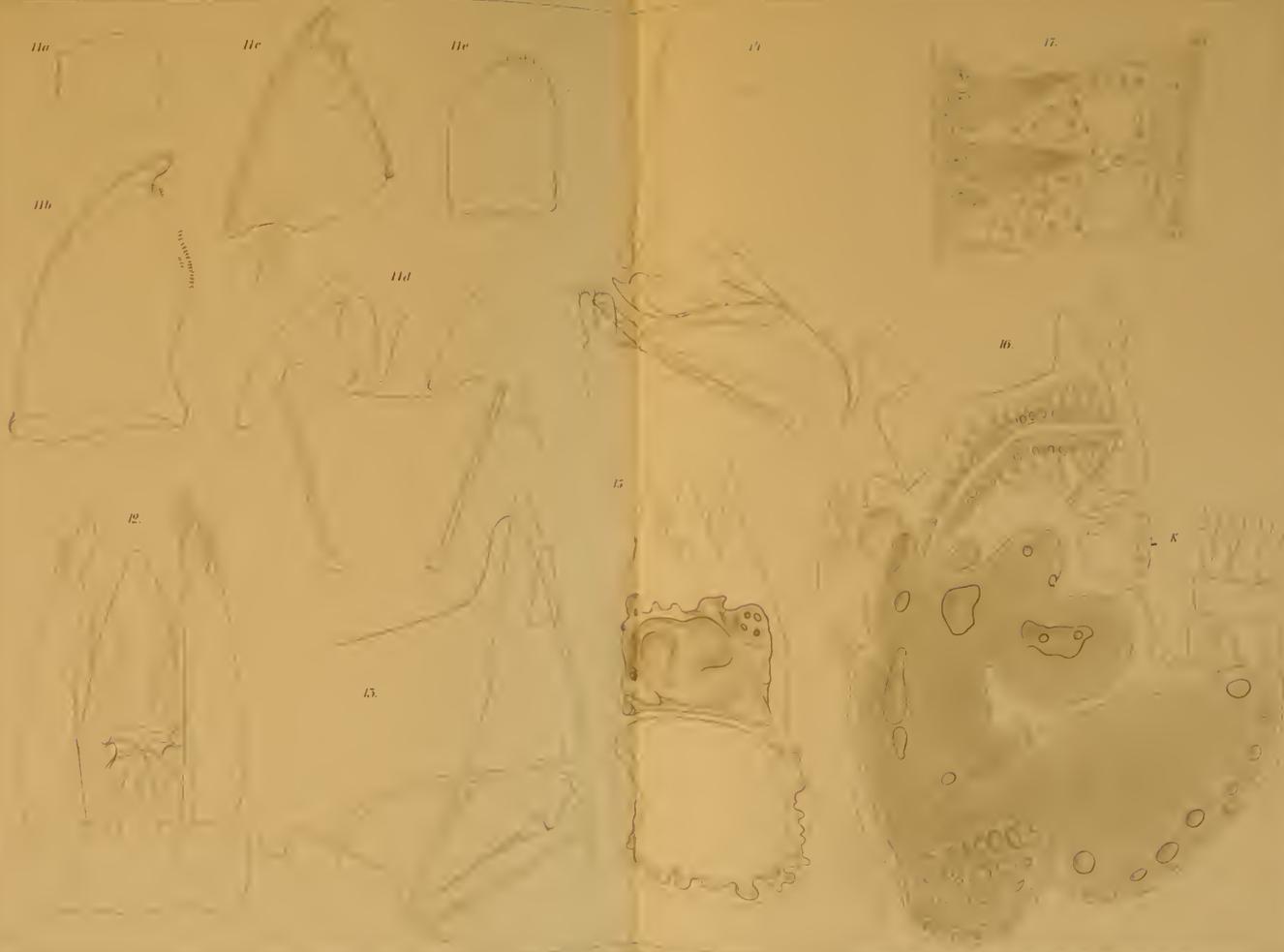


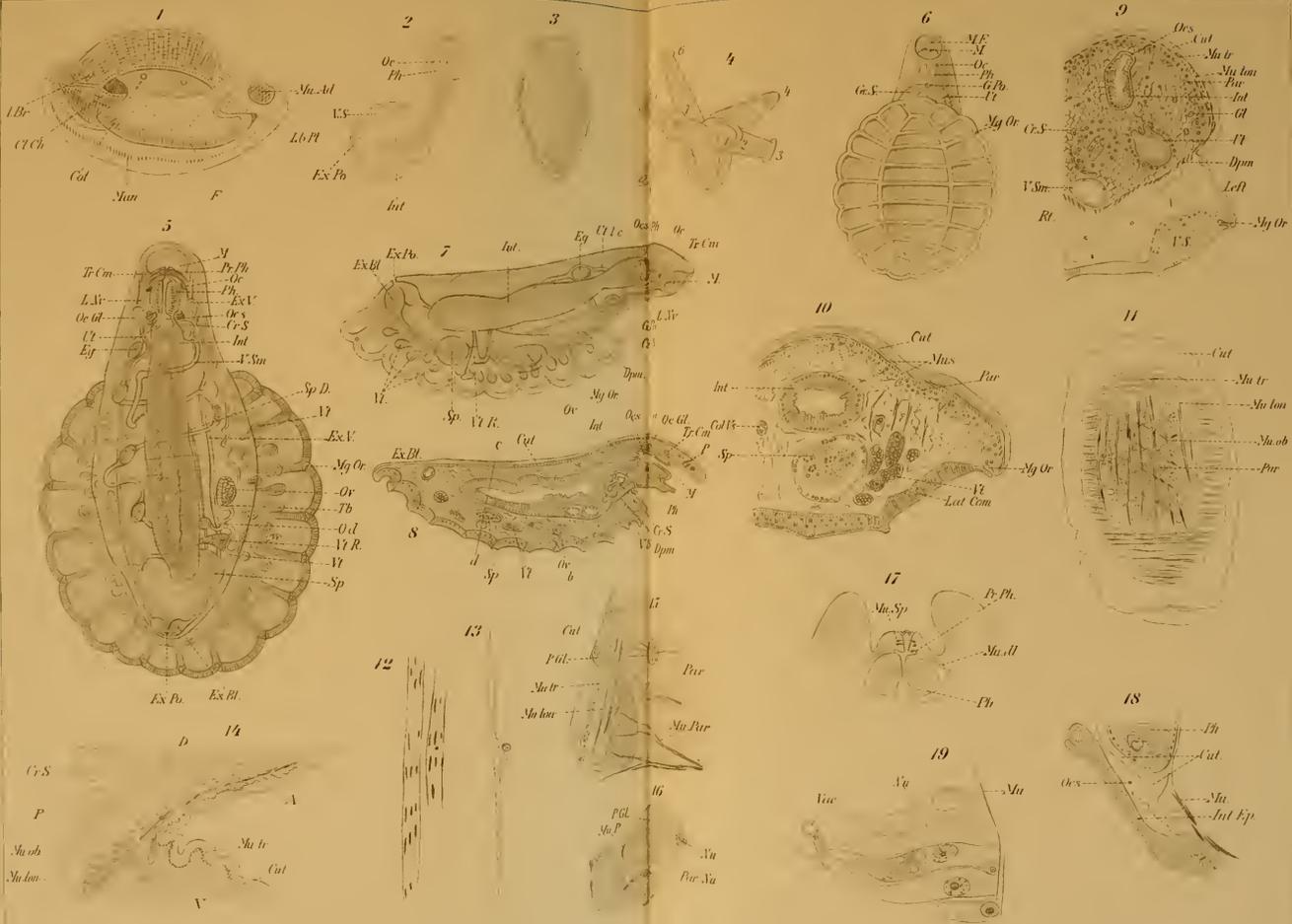
10





1/2
1/3
1/4
1/5
1/6
1/7
1/8
1/9
1/10
1/11
1/12
1/13
1/14
1/15
1/16
1/17
1/18
1/19
1/20
1/21
1/22
1/23
1/24
1/25
1/26
1/27
1/28
1/29
1/30
1/31
1/32
1/33
1/34
1/35
1/36
1/37
1/38
1/39
1/40
1/41
1/42
1/43
1/44
1/45
1/46
1/47
1/48
1/49
1/50
1/51
1/52
1/53
1/54
1/55
1/56
1/57
1/58
1/59
1/60
1/61
1/62
1/63
1/64
1/65
1/66
1/67
1/68
1/69
1/70
1/71
1/72
1/73
1/74
1/75
1/76
1/77
1/78
1/79
1/80
1/81
1/82
1/83
1/84
1/85
1/86
1/87
1/88
1/89
1/90
1/91
1/92
1/93
1/94
1/95
1/96
1/97
1/98
1/99
1/100











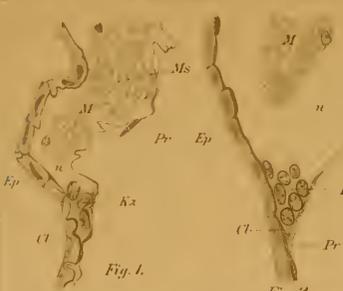


Fig. 2.



Fig. 3b



Fig. 6.

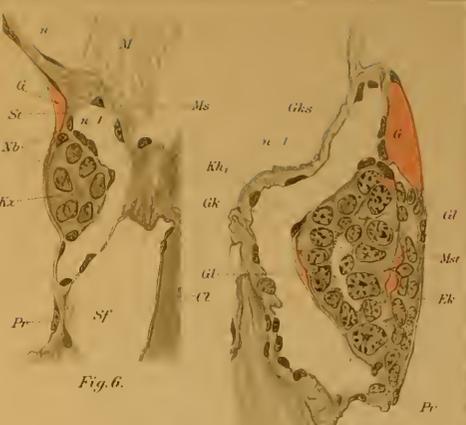


Fig. 10b

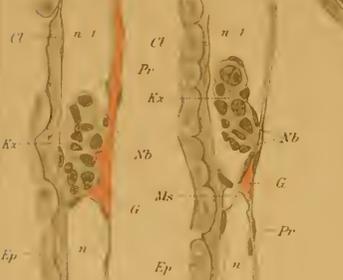


Fig. 4a



Fig. 4b



Fig. 5.

Fig. 3c



Fig. 9.



Fig. 10a



Fig. 7.

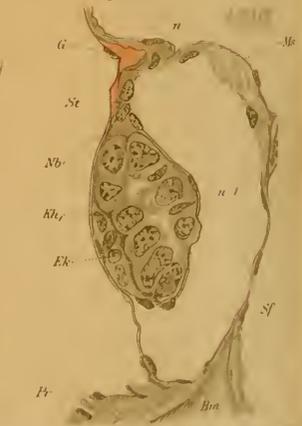


Fig. 8.



Fig. 11.

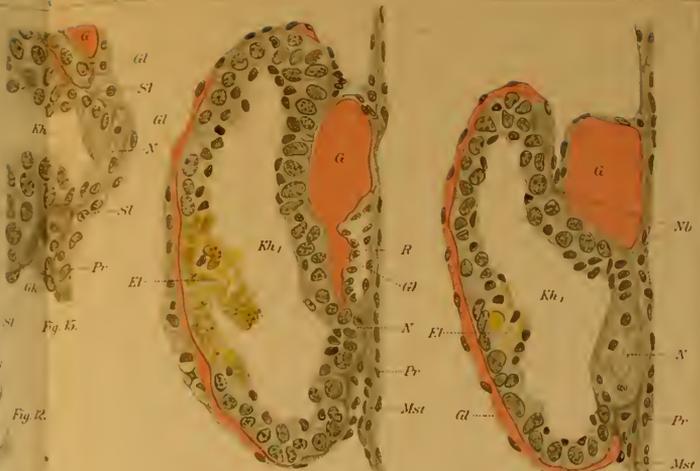


Fig. 13.

Fig. 16a.

Fig. 16b.



Fig. 14.

Fig. 15.



Fig. 17.

Fig. 18.



Fig. 19^a



Fig. 19^b



Fig. 20.



Fig. 25.



Fig. 26^a



Fig. 26^b



Fig. 21.



Fig. 24.



Fig. 22.



Fig. 23.



Fig. 27.

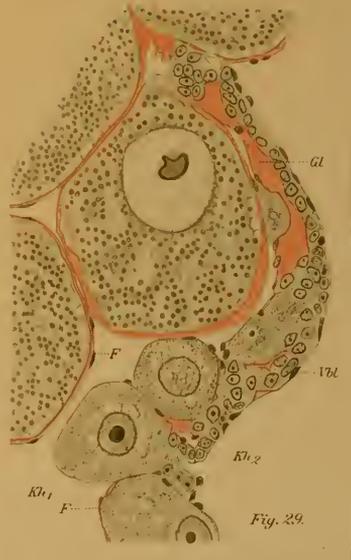


Fig. 29.



Fig. 28.



Fig. 33.



Fig. 34.

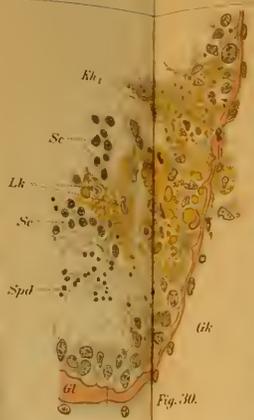


Fig. 30.



Fig. 39.

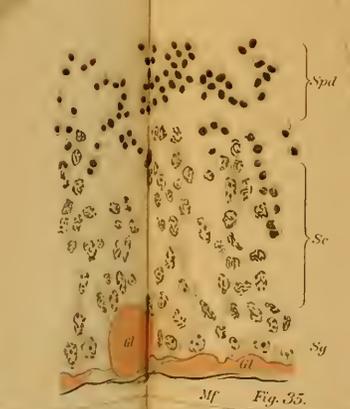


Fig. 35.



Fig. 31.



Fig. 36^a

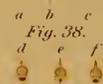


Fig. 38.



Fig. 36^b

Fig. 37.



Fig. 40.



Fig. 41.



Fig. 42.





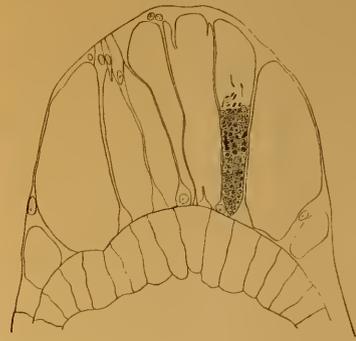
6



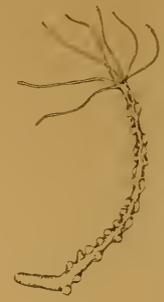
7



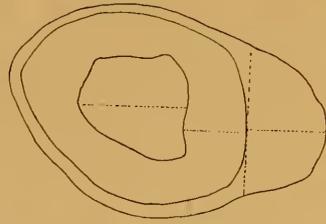
8



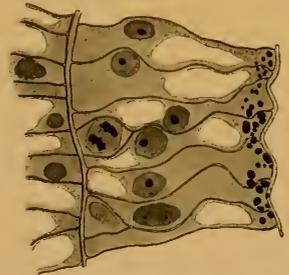
9



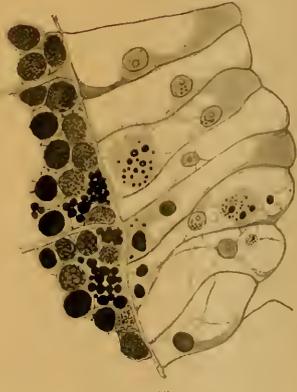
10



11



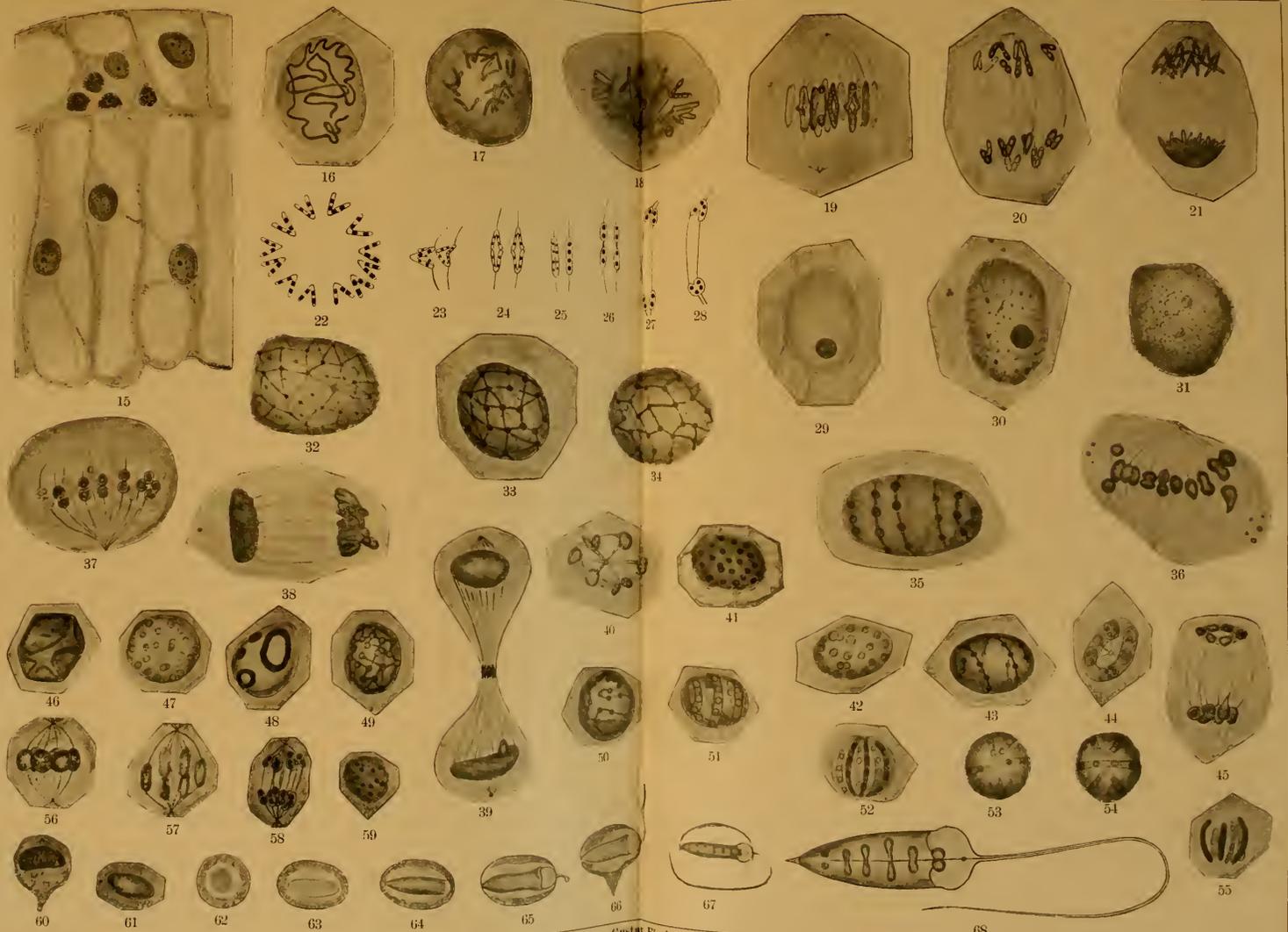
12

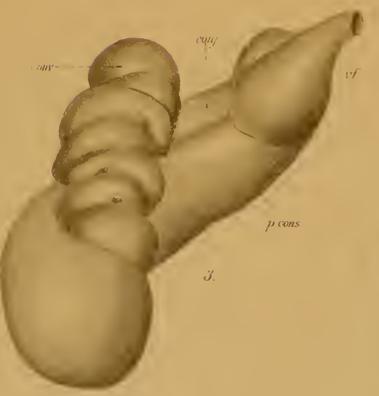
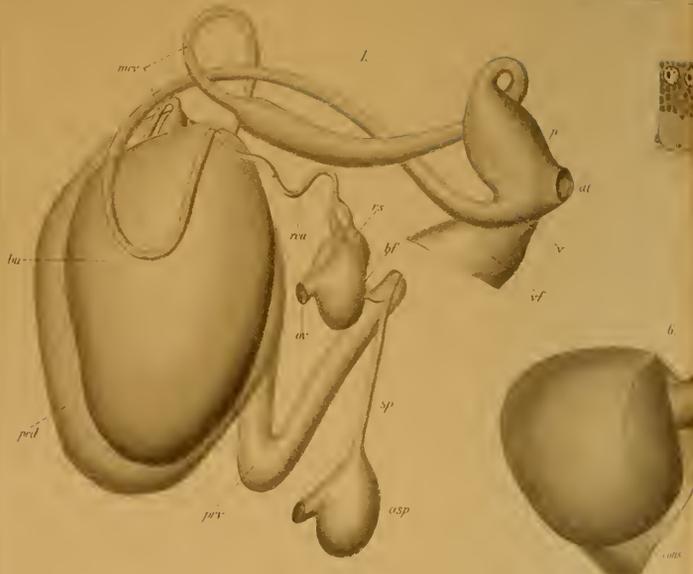


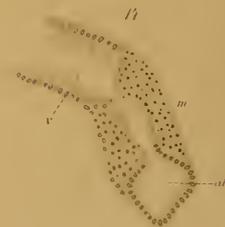
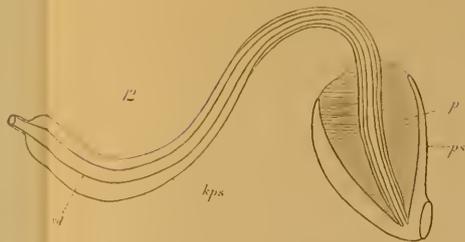
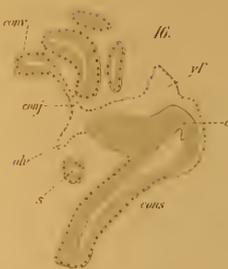
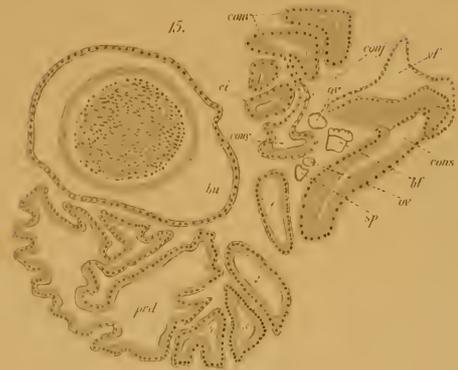
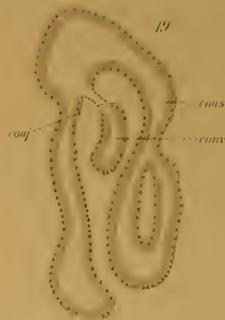
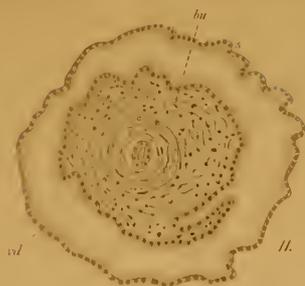
13

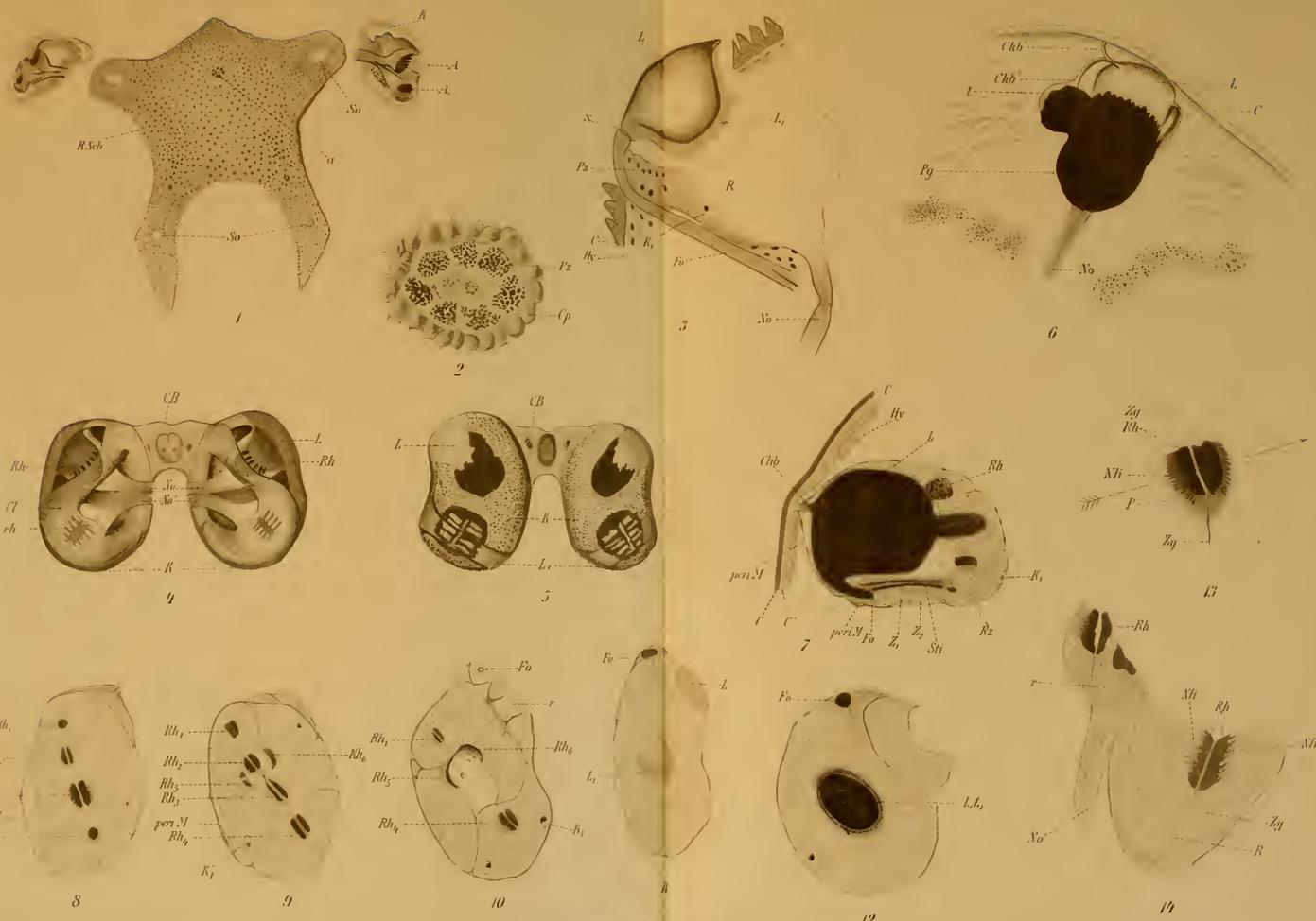


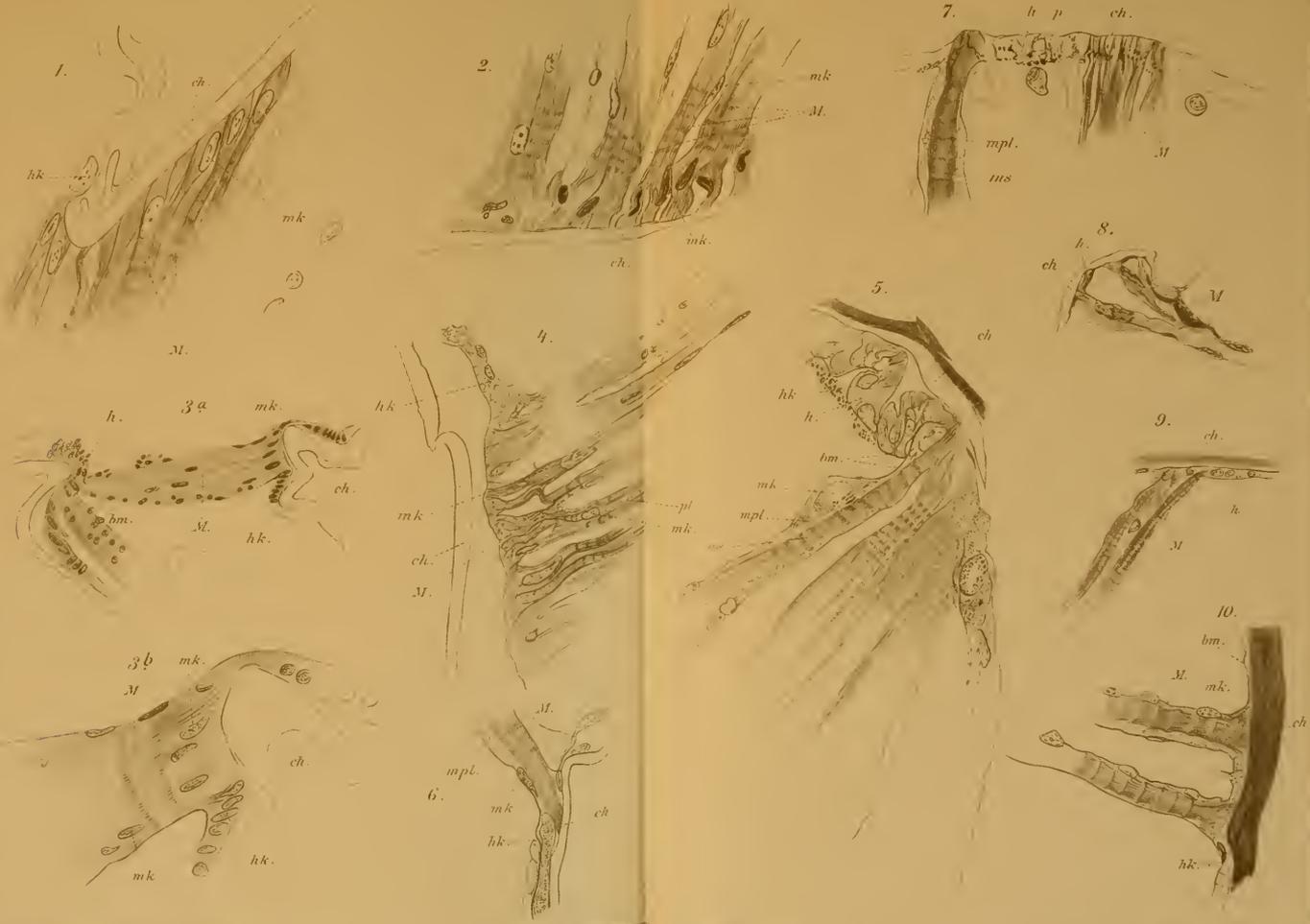
14



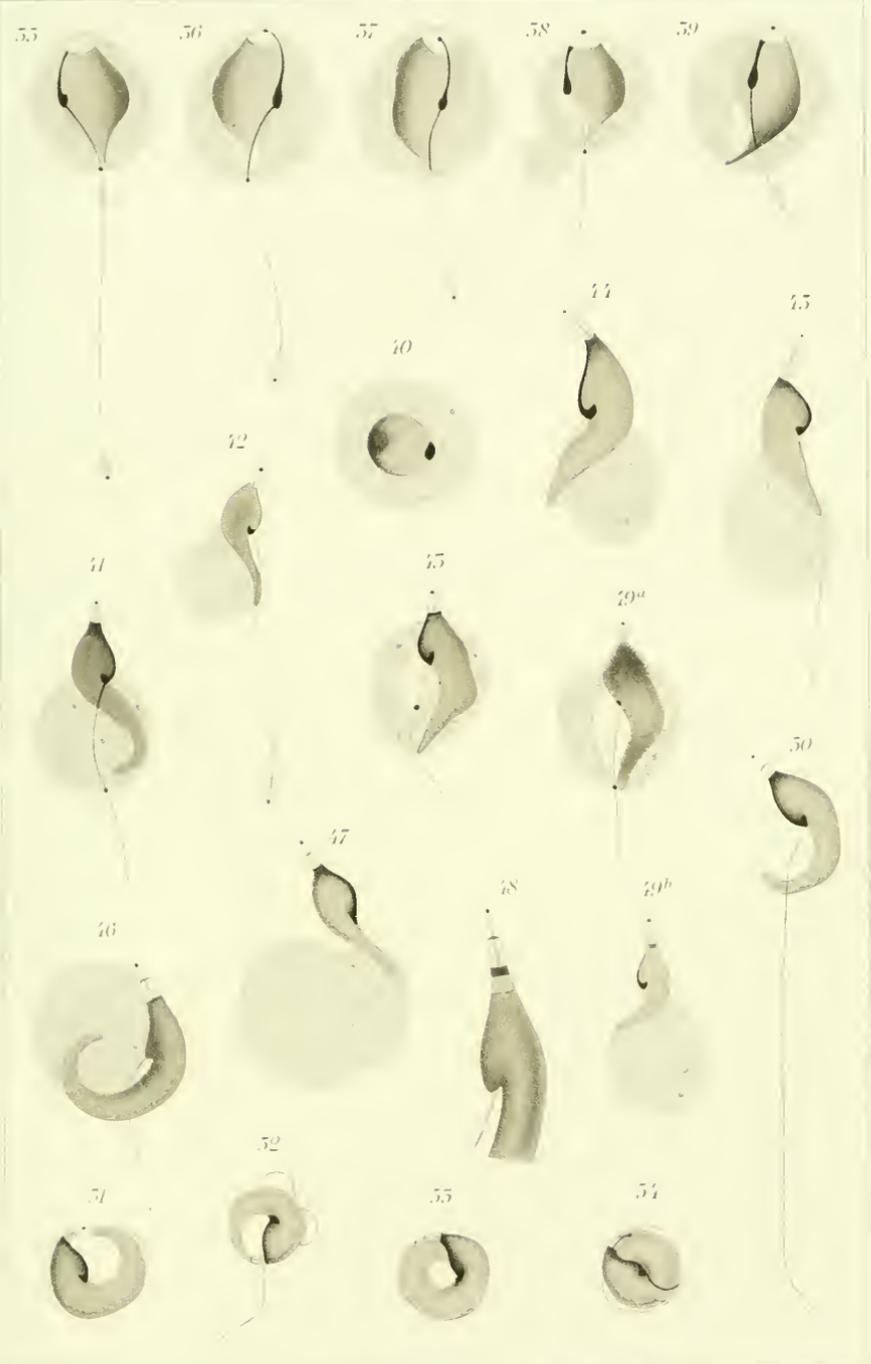


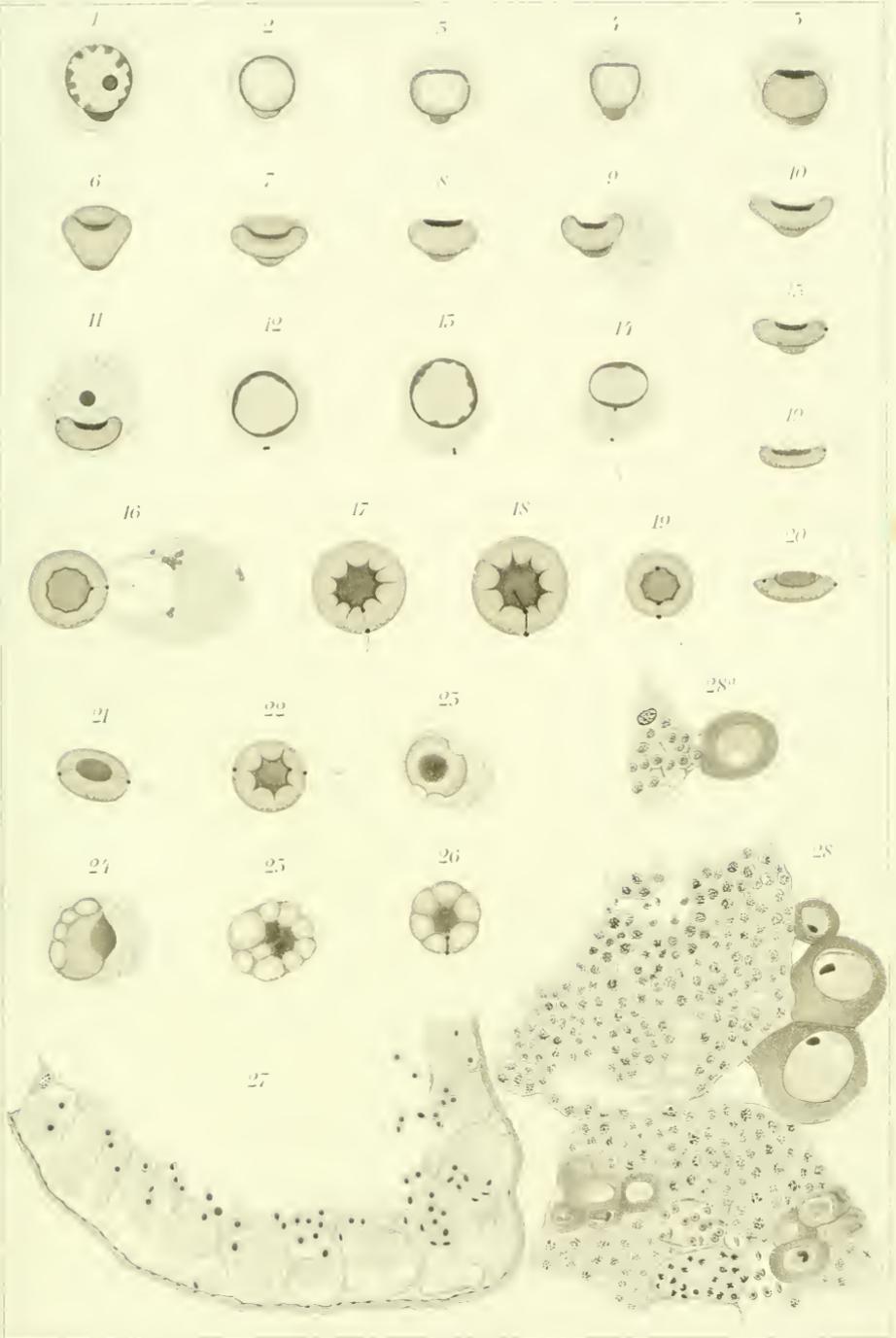


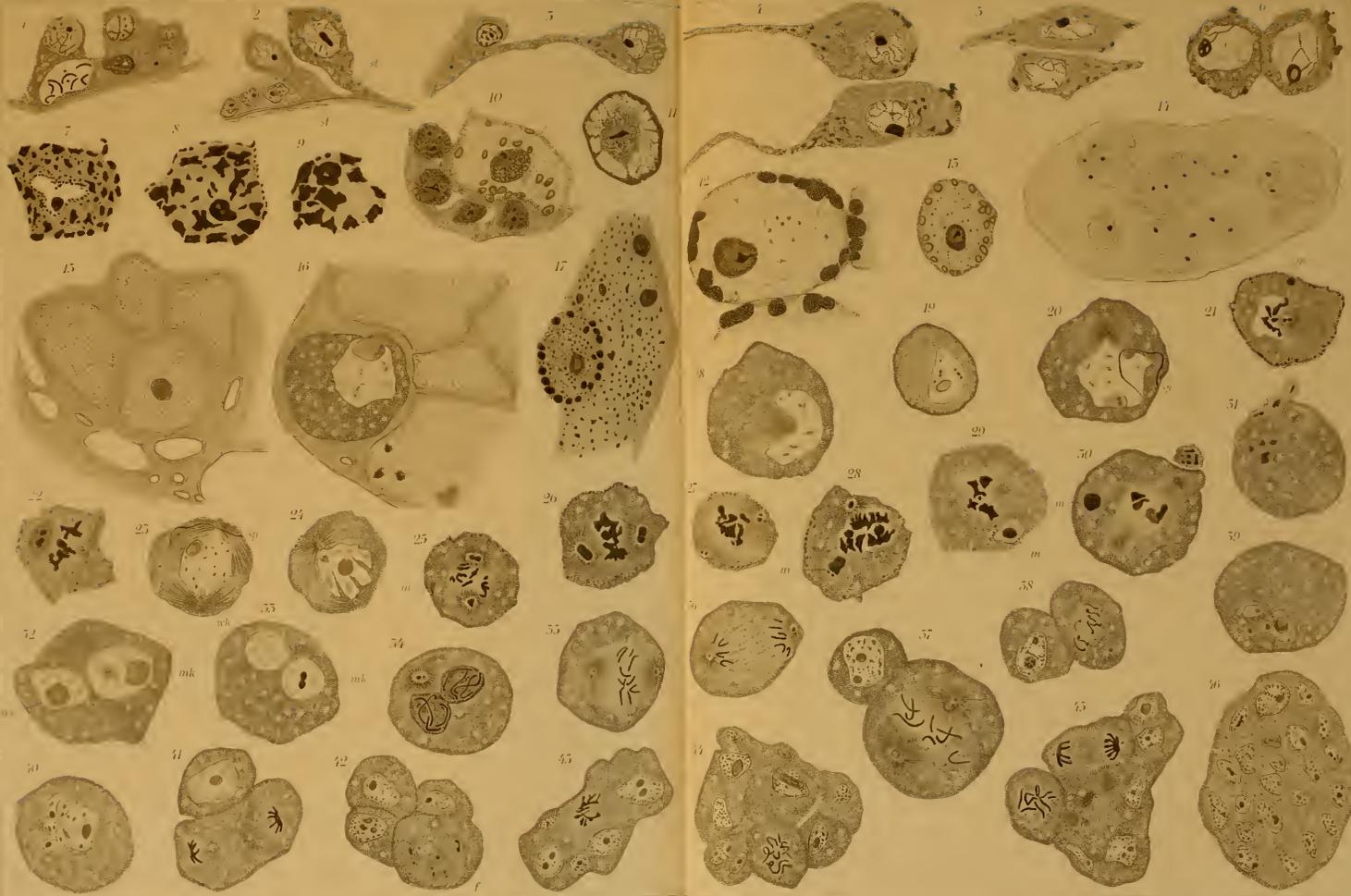






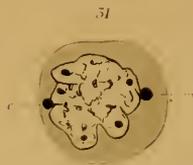
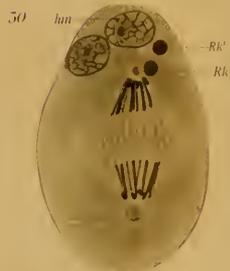
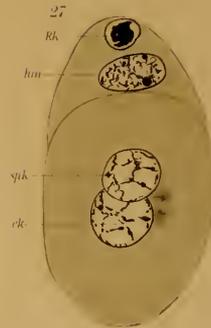
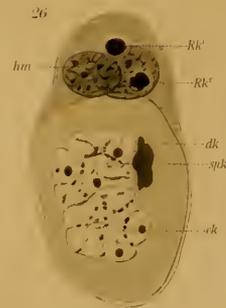
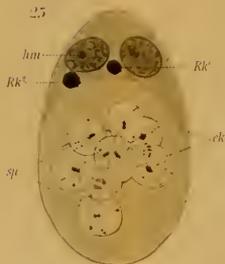
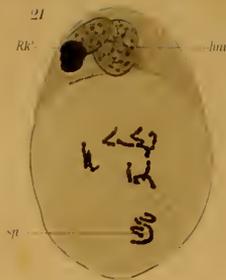


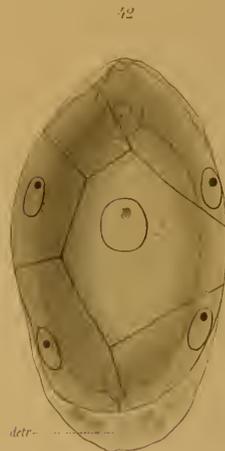
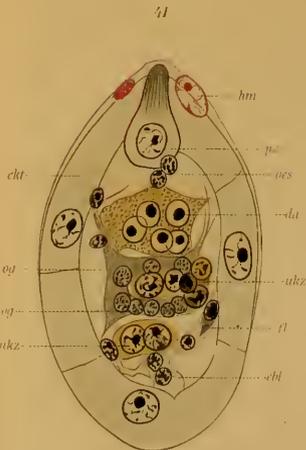
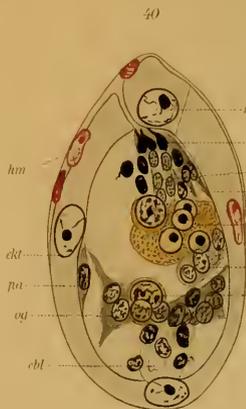
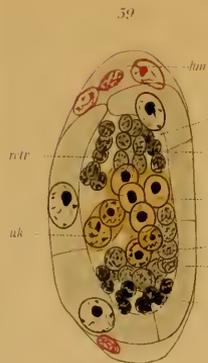
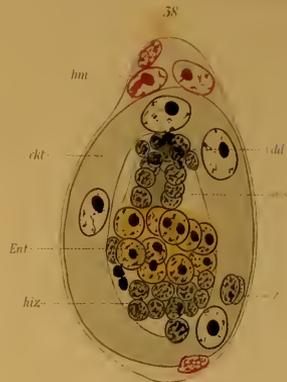
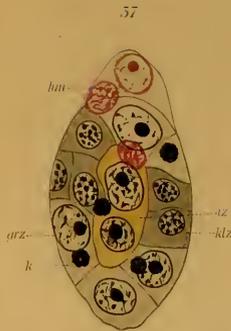
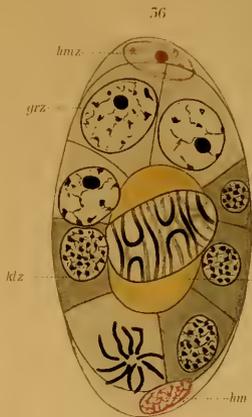
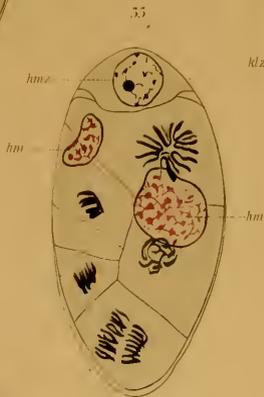
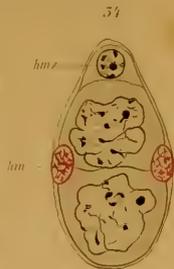




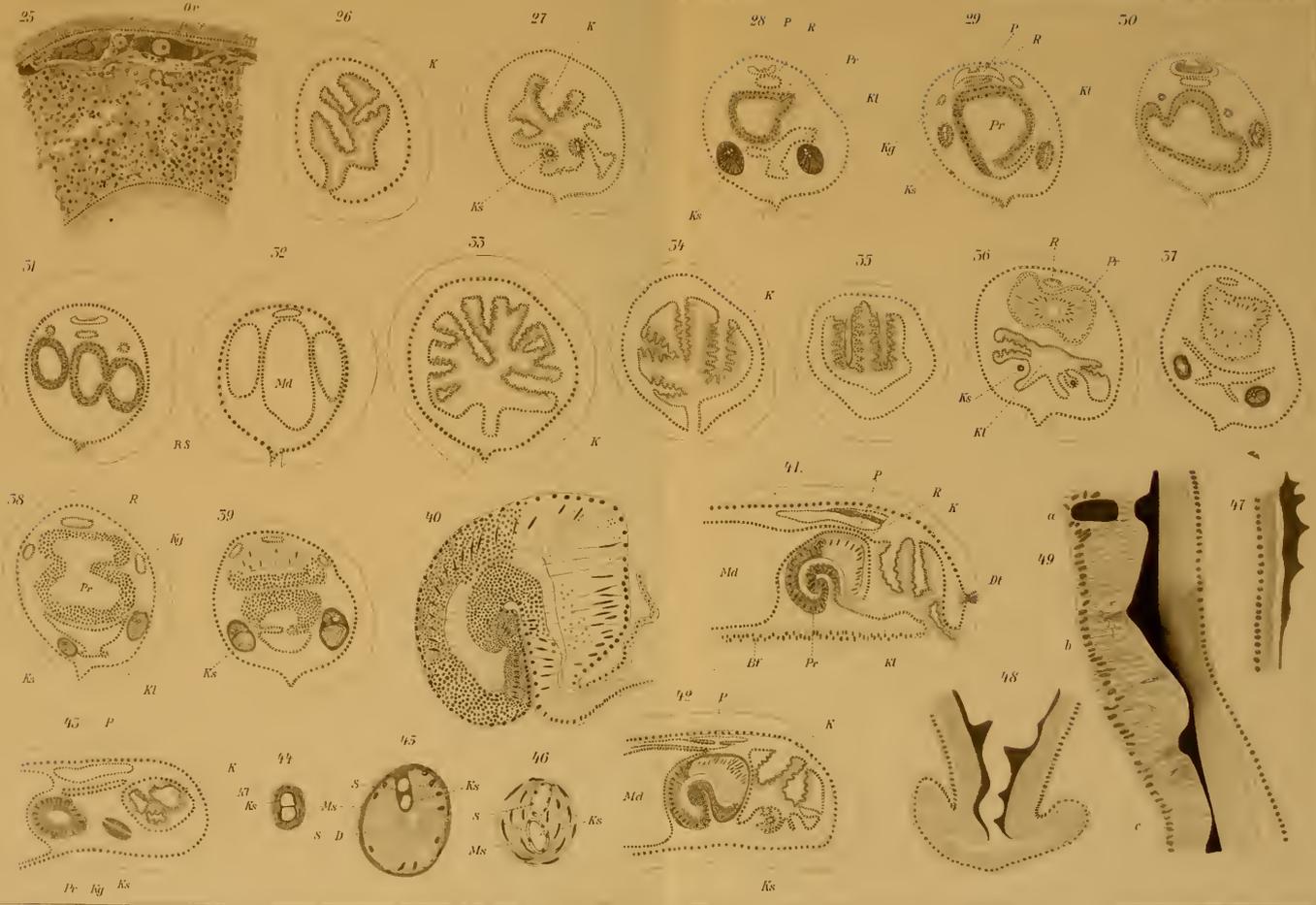




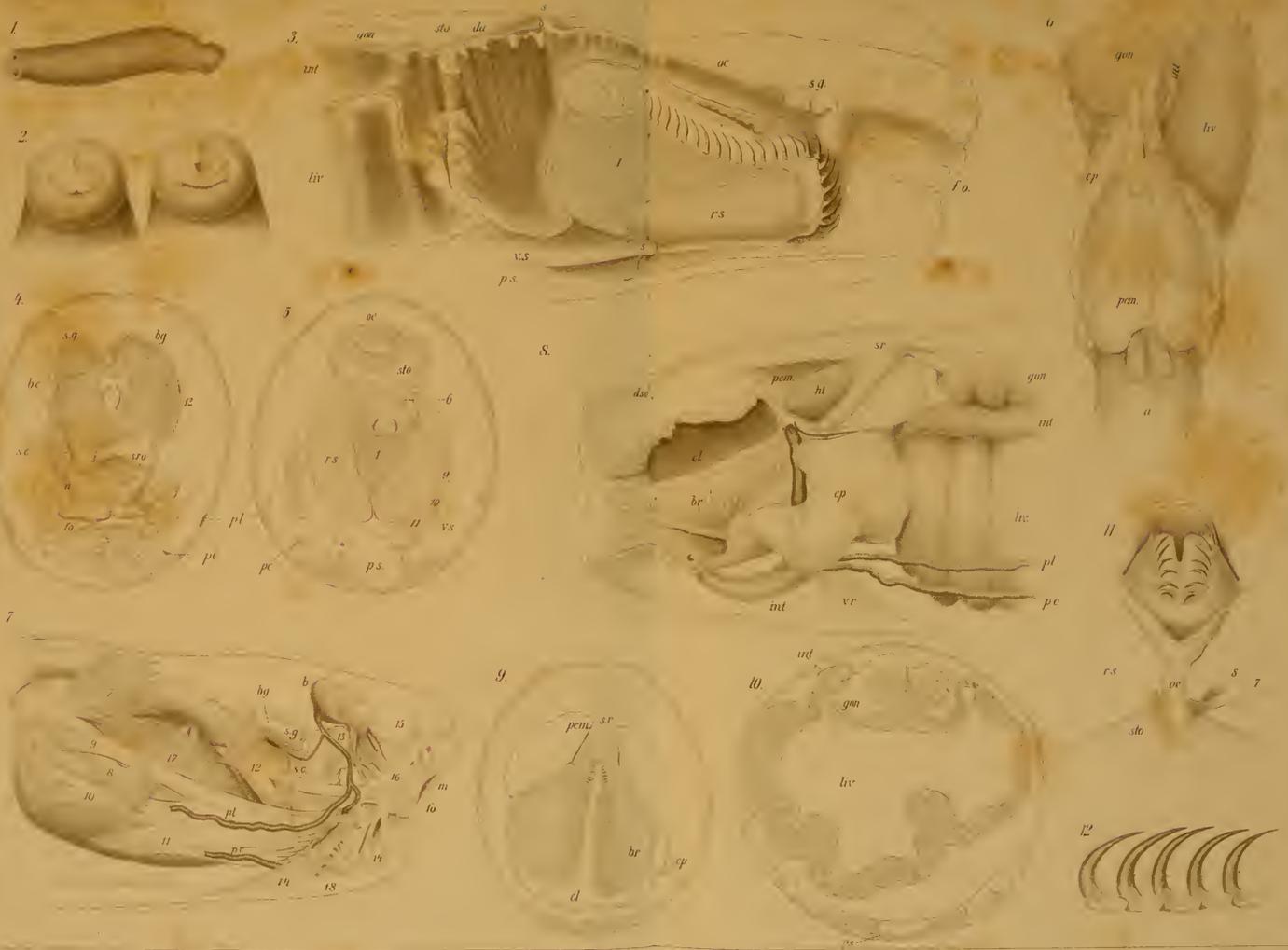












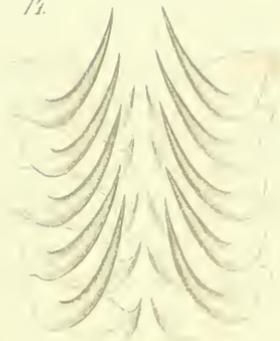
13.



10.



14.



17.



15.



19.



18.



20.



21.



pl

pc

MBL WHOI Library - Serials



5 WHSE 04629

1608

