

A R B E I T E N

AUS DEN

ZOOLOGISCHEN INSTITUTEN

DER

UNIVERSITÄT WIEN

UND DER

ZOOLOGISCHEN STATION IN TRIEST.

BEGRÜNDET VON

CARL CLAU S

FORTGEFÜHRT VON

DR. KARL GROBBEN

O. Ö. PROFESSOR

UND VORSTAND DES I. ZOOLOG. INSTITUTES
AN DER UNIVERSITÄT WIEN

UND

DR. BERTHOLD HATSCHEK

O. Ö. PROFESSOR

UND VORSTAND DES II. ZOOLOG. INSTITUTES
AN DER UNIVERSITÄT WIEN.

TOM. XVII.

Mit 23 Tafeln und 53 Textfiguren.

WIEN, 1909.

ALFRED HÖLDER,

K. U. K. HOF- UND UNIVERSITÄTS-BUCHHÄNDLER,
BUCHHÄNDLER DER KAISERLICHEN AKADEMIE DER WISSENSCHAFTEN,
I., ROTENTURMSTRASSE 13.

Alle Rechte vorbehalten.

1342

XVII. Band.

Inhalt.

	Seite
Gvidon Sajovic , Anatomie, Histologie und Ersatz der Borstenorgane bei <i>Lumbricus</i> . Mit zwei Tafeln	1
Jovan Hadzi , Einige Kapitel aus der Entwicklungsgeschichte von <i>Chrysaora</i> . Mit zwei Tafeln und 15 Abbildungen im Texte	17
Leopold Fulmek , Das Rückengefäß der Mallophagen. Mit zwei Tafeln	45
Jovan Hadzi (Zagreb), Über die Nesselzellwanderung bei den Hydroidpolypen. Mit zwei Tafeln und zwei Abbildungen im Texte	65
Mat. Heric , Zur Kenntnis der polydisken Strobilation von <i>Chrysaora</i> . Mit einer Tafel und einer Textfigur	95
Giuseppe Dalla Fior , Über die Wachstumsvorgänge am Hinterende und die ungeschlechtliche Fortpflanzung von <i>Stylaria laeustris</i> (<i>Nais proboscidea</i>). Mit zwei Tafeln	109
Alois Rogenhofer , Zur Kenntnis des Baues der Kieferdrüse bei Isopoden und des Größenverhältnisses der Antennen- und Kieferdrüse bei Meeres- und Süßwasserkrustazeen. Mit einer Tafel	139
Richard Czwiklitzer , Die Anatomie der Larve von <i>Pedicellina eehinata</i> . Mit einer Tafel und zwei Textfiguren	157
Franz Leo Weber , Über Sinnesorgane des Genus <i>Cardium</i> . Mit zwei Tafeln	187
Gustav Stiasny , Eine atlantische Tima im Golfe von Triest. Mit einer Tafel	221
Jovan Hadzi (Zagreb), Über das Nervensystem von <i>Hydra</i> . Mit zwei Tafeln und zwei Figuren im Text	225
Paul Grošelj , Untersuchungen über das Nervensystem der Aktinien. Mit einer Tafel und 22 Textfiguren	269
Franz Mayerhofer , Untersuchungen über die Morphologie und Entwicklungsgeschichte des Rippensystems der urodelen Amphibien. Mit zwei Tafeln und neun Textfiguren	309
Karl Miestinger , Die Anatomie und Histologie von <i>Sterrhurus fusiiformis</i> (Lühe) 1901. Mit zwei Tafeln	359

Anatomie, Histologie und Ersatz der Borstenorgane bei *Lumbricus*.

Von

Gvidon Sajovic.

(Mit zwei Tafeln.)

Einleitung: In der vorliegenden Arbeit will ich eingehender die anatomischen und histologischen Verhältnisse der Borstenfollikel sowie den Ersatz der Borsten beim *Lumbricus* beschreiben. Das Thema wurde mir von Herrn Prof. Dr. B. HATSCHEK auf den Vorschlag des Herrn Assistenten am II. zoologischen Institute, des a. ö. Prof. Dr. K. C. SCHNEIDER gegeben und infolgedessen wurde mir auch ein Arbeitsplatz im II. zoologischen Institute zugewiesen.

Methode: Zum Studium verwendete ich die Schnittmethode, die hier allein Aussicht versprach, und fertigte vorwiegend Schnitte von 4—6 μ Dicke an, an denen im allgemeinen die histologischen Verhältnisse der Borstenfollikel vollkommen genügend erkannt werden können. Nur das Studium der Borstenbildung erfordert dünnere Schnitte von 2—3 μ Dicke. Als Konservierungsflüssigkeit gebrauchte ich: PERÉNYISCHE Fl., Sublimat, Alkohol abs. und Sublimatalkohol. Die besten Dienste leisteten mir PERÉNYISCHE Fl. und Sublimatalkoholmischung. Von den Färbungen erwiesen sich am zweckdienlichsten die Färbemethode mit HEIDENHAINSEHEM Hämatoxylin und die VAN GIESONSche Färbung.

Material: Ich untersuchte vor allem *Allolobophora foetida* und *Lumbricus rubellus* Hoffm., nebenbei kamen auch *Lumbr. polyphemus* und *Lumbr. communis* in Betracht. Bei allen Arten gelangte ich zu denselben Resultaten.

Geschichtlicher Überblick.

Wohl wenige Formen des Tierreiches wurden so oft und vielseitig untersucht wie *Lumbricus*. Was speziell die Untersuchung

der histologischen Verhältnisse des Follikels und die Entwicklung der Borsten betrifft, sind als die ältesten zwei Werke das von SIEBOLD¹⁵⁾ und das von GRUBE³⁾ zu erwähnen. Eine eingehendere Untersuchung haben wir erst EHLERS^{3, 4)} zu verdanken, der uns in seinen Arbeiten eine nähere Beschreibung der Borstenorgane gab. In der ersten Abteilung seines Werkes konnte er noch keine Aufklärung geben, zu welcher Klasse das Gewebe gehört, welches scheidenartig das Ende^{*)} der Borsten umgibt. Er vermutet, daß dies ein kontraktiles Gewebe sein muß. In der zweiten Abteilung gibt er unter Verbesserungen schon an, „die von ihm erwähnte Borstenscheide sei eine Einstülpung von der äußeren Haut her“; er gibt uns jedoch keine weitere Aufklärung über die Beschaffenheit derselben. Bezüglich der Borstenbildung ist er der Ansicht, daß „die Borsten offenbar aus dem gleichen Chitingewebe gebildet werden, welches den Stoff der Körperwandung darstellt“.

Zu derselben Zeit hat LEYDIG¹⁹⁾ in seinem Werke hervorgehoben, „daß die Borsten in den drüsenartigen Eintiefungen der Haut entstehen und daß sie Chitingebilde sind, welche durch Abscheidung und Schichtung einer einzigen Zelle ihren Ursprung hernehmen“.

CLAPARÈDE¹⁾ wäre für die Ansicht EHLERS, wenn sie sich mit der geweblichen Beschaffenheit des Follikelfundus (Follikelkopfes) vereinigen ließe. Er meint: man könne theoretisch annehmen, „daß das Borstenscheidewebe ein modifiziertes Hypoderma sei“; da jedoch der Grund des Sackes nichts von der Struktur der Hypodermis bietet, kommt er zum Schlusse, „die Borstensäckchen seien Stellen, wo die Hypodermis in das Bindegewebe des Peritoneums übergeht“. An der Stelle, wo die Borsten den Leibesschlauch durchbrechen, beschreibt er: „maschenlose, große Protoplasmainseln, in welchen die Kerne in regelmäßigen Kreisen gelagert sind“. Bei der Betrachtung der Borstenbildung kommt er zu solch befremdendem Resultate, daß er sich selbst darüber wundert. Er nimmt nämlich an, daß die Borstenfollikel als abgeschnürte Gefäßdivertikel zu betrachten sind — eine Ansicht, die ganz unzulässig ist.

Von KOWALEWSKY, HATSCHEK und SEMPER wurde für die Borstenbildung die Ansicht vertreten, die Borsten seien als Mesoblastgebilde aufzufassen.

Im Jahre 1884 erschien das Werk VEJDOVSKÝS¹⁸⁾, in welchem er sich näher mit dem Borstenfollikel und der Borstenbildung be-

*) Ende ist hier gleichwertig mit dem in der Haut steckenden Teil der Borste gemeint.

schäftigte. Er klärte auf, daß „die vermeintlichen Protoplasmainseln“ CLAPARÉDES, in welchen die Kerne eingelagert erscheinen, „echte, mit spindelförmigen Kernen versehene Fadenzellen vorstellen“. Ihm fiel als dem ersten die fädige Struktur des Follikels auf (Fadenzellen): doch ließ er sich auf eine nähere Untersuchung derselben nicht ein. Was die Bildung der Borste anbetrifft, so nimmt VEJDOVSKÝ an, daß sie als Produkt einer einzigen Zelle aufzufassen ist, und verwies vor allem auf diesbezügliche Arbeiten HORSTS und LEYDIGS. Auf der entsprechenden Zelle soll eine feinfaserige Kuppel entstehen, welche, von der Mutterzelle genährt, aufwächst und von den seitlichen Zellen durch eine Chitimmembran getrennt ist. Wichtig ist seine Angabe: „das Proximalende der jüngsten Borstenspitze steht in direktem Zusammenhange mit dem Plasma der Bildungszelle“.

Zwei Dezennien nach dem Erscheinen des Werkes VEJDOVSKÝS gab K. C. SCHNEIDER¹⁴⁾ eine genauere Beschreibung der Verhältnisse der Borstenorgane. Wie bei weitem die Mehrzahl der Forscher, vertritt auch er die Ansicht, daß die Borstenfollikel als ektodermale Einstülpungen zu betrachten sind. In dem Follikel unterscheidet er zwei Zellarten: Zellen mit kleinem, länglichem Kern und fladenartige großkernige Zellen (Borstensbildungszellen). Von den letzteren wird immer je eine zur Borstenbildung bestimmt, die anderen sind als Ersatzzellen zu betrachten. Die Borste besteht aus feinen Längsfibrillen, die durch eine Kittsubstanz zusammengehalten werden, und verdankt ihren Aufbau einer einzigen, ziemlich umfangreichen Bildungszelle. Er beschreibt ferner die stark faserige Struktur der Bildungszelle, welche letztere sich seiner Meinung nach auch an der Bildung der seitlichen Follikelwand beteiligt. Wie bei den Chaetopoden (Sigalion) schien ihm die Fibrillenstruktur der Bildungszelle in direktem Zusammenhang mit den Fibrillen neu entstehender Borsten, doch konnte er den Zusammenhang bei Lumbricus nicht sicher feststellen.

Zu erwähnen wären noch die Arbeiten von ALEXANDER SCHEPOTIEFF.^{16, 17)} Bemerkenswert ist, daß er den Borstenfollikel in die „Epidermaltasche“ (Follikelhals mit der Grenzzone) und in „die echte Borstentasche“ („Follikelkörper“ + „Follikelfundus“) gliedert. Im histologischen Bau und Borstenbildung gibt er nur bereits Bekanntes an. STUMMER-TRAUNFELS²⁰⁾ bestätigt in seiner Arbeit durch die Befunde in dieser Frage hauptsächlich die diesbezügliche Ansicht K. C. SCHNEIDERS, welche SCHEPOTIEFF unbekannt blieb.

Diese gedrängte Übersicht der wichtigsten Arbeiten auf diesem Gebiete möge genügen. Die übrigen Forscher (OERSTED, VOGTYUNG, RATZEL, HESSE, MICHAELSEN, LANG, CLAUS-GROBEN u. a.), die in ihren Werken dieses Thema berühren, stellen sich auf die Seite der einen oder anderen soeben erwähnten Anschauungen, geben uns jedoch nichts Neues. Meine Aufgabe war es nun, möglichst eingehend die Struktur des Follikels und die Entwicklung der Borste zu untersuchen.

Hauptborstenorgan.

An der Stelle der Polychaetenparapodien finden wir bei *Lumbricus* sowie bei der ganzen Gruppe der Oligochaeten einfache Borstenorgane, welche als ektodermale Bildungen aufzufassen sind. Diese finden sich längs des ganzen Wurmkörpers mit Ausnahme des ersten und des letzten Segmentes in vier Längsreihen, und zwar in zwei ventrolateralen und in zwei dorsolateralen angeordnet. Sie haben bekanntlich die Form eines kleinen Zylinders und bestehen aus folgenden wesentlichen Bestandteilen: *a)* Borstenfollikel mit Cuticularscheide, *b)* Borste, *c)* Bewegungsapparat und Umhüllungsgewebe.

a) Borstenfollikel mit Cuticularscheide: Der Borstenfollikel ist eine ektodermale Einstülpung. Am Follikelmund sieht man, wie sich die Cuticula und das Epiderm nach innen einschlagen und die Borstenscheide liefern (Tab. I, Fig. 1). Den Borstensack selbst teile ich in folgende drei Teile: 1. Follikelhals mit der Grenzzone, 2. Follikelkörper, 3. Follikelfundus (Tab. I, 4). Dies geschieht nicht weniger aus Rücksicht auf Differenzen in der geweblichen Beschaffenheit, als aus praktischen Übersichtsgründen.

1. Follikelhals mit der Grenzzone: Als Follikelhals möchte ich den Teil des Borstensackes bezeichnen, in welchem noch die Cuticula vorhanden ist. Gleich auf den ersten Blick bemerkt man, daß bereits in der Nähe der Umschlagsstelle des Epithels in den Borstensack in dem ersteren eine Veränderung vorgeht. Während wir sonst unter den Epithelzellen zahlreiche Drüsenzellen finden, suchen wir in der Umgebung des Borstenfollikels nach solchen umsonst. In den Sack einbiegend verändern die Epithelzellen rasch ihre Form (Tab. I, Fig. 1). Sie nehmen an Höhe ab und gestalten sich kubisch. An der Grenze zum Follikelkörper zeigt der Hals einen auffallenden Charakter; er ist leicht ringartig verdickt und besteht vorwiegend aus den grobkernigen Faserzellen;

diesen Teil nenne ich, zum Unterschiede von dem übrigen Follikelhals, Grenzzone (Tab. I, Fig. 2, Fig. 8 u. 9). Es ist zu bemerken, daß schon in den Zellen unmittelbar über dieser Stelle eine schwache Faserung wahrzunehmen ist. In der Grenzzone tritt sie besonders stark auf; vor allem sind bemerkenswert die für den Follikel besonders typischen Fasern (siehe Follikelfasern).

2. Follikelkörper: Unter dem Borstennodus*) verdünnt sich die Grenzzone und geht in jenen Teil des Follikels über, welchen ich als Follikelkörper bezeichne. In der zarten Wand, die vorwiegend aus kleinkernigen Follikelzellen gebildet wird, finden sich neben wenigen Zellkernen zahlreiche Fasern — Follikelkörperfasern (Tab. I, Fig. 4 u. 5).

3. Follikelfundus (Follikelgrund): Follikelfundus ist jener Teil des Borstensackes, welcher das Borstenende beiläufig in der Höhe des innersten Viertels der Borste umgibt (Tab. I, Fig. 6). Früher war für diesen Teil der Name „Follikelkopf“ in Gebrauch; es scheint mir jedoch passender, die Benennung „Follikelfundus(-Grund)“ einzuführen; erstens weil wir den oberen Teil als Follikelhals bezeichnet haben, zweitens eignet sich für das Sackende viel besser der Name „Grund“ (Fundus) als „Kopf“. Die zarte Wand des Follikelkörpers verdickt sich beim Übergange in den Fundus. In dem letzteren tritt wiederum eine mächtige Faserung auf und wir begegnen hier beiden Zellarten, doch handelt es sich im Gegensatze zum Follikelkörper hier vorwiegend um Faserzellen. Die Borstenbildungszelle ist nicht zu unterscheiden; entweder ist sie degeneriert oder nach Abschluß der Borstenbildung seitlich verschoben worden.

Mit dem Follikelfundus finden wir gewöhnlich durch einen Plasmastrang flaschenförmige Gebilde in Zusammenhang — die Ersatzborstenorgane. Sehr oft finden wir aber auch nur eine zellige Wucherung, welche als erste Anlage eines Ersatzborstenorganes zu betrachten ist.

Beim Herausfallen der Borste degeneriert vermutlich mit Ausnahme des Follikelhalses der ganze übrige Borstensack und an seine Stelle tritt ein entwickeltes Ersatzborstenorgan.

Cuticula: Die Cuticula verdickt sich am Eingange in den Borstensack etwas und verläuft dann, immer mehr sich verdünnend, bis zu der leichten Anschwellung der Borste, welche VEJDOVSKÝ

*) So wurde die leichte Anschwellung der Borste, die an der Grenze des Follikelhalses und -körpers liegt, von VEJDOVSKÝ genannt.

Nodus nennt. Etwas unterhalb des Nodus tritt sie durch Vermittlung der Spiralfasern und Tonofibrillen (siehe unten) mit der Borstenmuskulatur in Kontakt. Im großen und ganzen bewahrt sie ihre Struktur während des ganzen Verlaufes im Borstenfollikel; nur das innere Ende zeigt eine abweichende Beschaffenheit. Hier verdickt sie sich auf einmal wulstartig, färbt sich dunkler und zeigt in allem eine deutlich protoplasmatische Struktur. Trotz aller dieser Eigentümlichkeiten kann man jedoch leicht den Zusammenhang dieses Teiles mit der echten Cuticula nachweisen (Tab. I, Fig. 7 u. 9). Zu der Cuticula gehören feine Ringfasern (Querfasern), welche oberflächlich an ihr verlaufen und nur im Follikel nachweisbar sind (Tab. I, 3), wo sie sowohl in der typisch ausgebildeten Strecke, als auch am inneren modifizierten Wulst vorkommen. Innerhalb des letzteren finden sich übrigens noch mannigfaltige andere zarte Fibrillen vor, deren Verlauf nicht genauer analysiert werden konnte (Tab. I, Fig. 7).

Follikelzellarten: Während die Cuticula ihre Beschaffenheit im Borstensacke in der Hauptsache bewahrt, ändert sich dagegen das eingeschlagene Epithel vollkommen. Charakteristisch für den Borstensack sind zwei Zellarten — die kleinkernigen Follikelzellen und die großkernigen Faserzellen. Die ersteren bilden die eigentliche Follikelwand, in die die anderen nur eingelagert erscheinen. Ihr Protoplasma ist trübkörnig; Zellgrenzen konnte ich nicht wahrnehmen. Der Zellkern ist klein und länglich. Die Faserzellen unterscheiden sich von den Follikelzellen scharf durch ihre Größe und Struktur. In Rücksicht auf die letztere möchte ich sie als Faserzellen benennen (Tab. II, Fig. 4). Der von SCHNEIDER angewendete Name „Borstenbildungszellen“ scheint mir deswegen nicht für sie geeignet, weil vor allem in der Regel immer nur eine zur Borstenbildung berufen ist. Von den kleinkernigen Follikelzellen sind sie schon auf den ersten Blick durch ihr bei gewöhnlicher Färbung helleres Cytoplasma, durch ihre starkfaserige Beschaffenheit und durch ihren großen Zellkern leicht unterscheidbar. Im Follikelhals haben sie ungefähr kubi-sche Form, im Follikelfundus und im Ersatzfollikel erscheinen sie mehr abgerundet; im Follikelkörper schließlich sind sie abgeplattet, mit leicht vorgewölbtem mittleren Teil, der den großen Zellkern enthält. Das trübkörnige Protoplasma ist charakterisiert durch zahlreiche Fasern, die sich mit Eisenhämatoxylin stark schwärzen. Ein großer, etwas abgeplatteter Nukleolus tritt im bläschenförmigen Nukleus in seitlicher Lage deutlich hervor (Tab. II, Fig. 1 u. 2). Das Chromatin

ist teils an den Gerüstfäden, größtenteils jedoch längs der Kernmembran angeordnet. Die Faserzellen bringen ihre Veranlagung vor allem bei der Borstenbildung zur Entfaltung, wo eine von ihnen zur Borstenbildnerin wird; andere, 4 an der Zahl, bauen als Lateralfaserzellen den Ersatzfollikel vorwiegend auf. Im Hauptborstenfollikel bilden sie verschieden funktionierende Fasern: die Tonofibrillen (Zugfasern), die Follikelkörperfasern und die dicht unter der modifizierten Cuticula gelegenen, vielleicht auch als Cuticularbildung aufzufassenden Spiralfasern.

Follikelfasern: Ich schildere jetzt die Anordnung der wichtigsten Fasern des Follikels im einzelnen. Am inneren Ende der typischen Cuticula inserieren eigenartige Plasmafasern, die ich als Spiralfasern bezeichne (Tab. I, 1 und 7). Auf den Längsschnitten, welche mit Eisenhämatoxylin behandelt werden, fallen sie sogleich durch ihre schwarze Färbung und charakteristische Form ins Auge. Sie verlaufen im Follikel längs, sind ziemlich derb und spiralförmig gewunden, oben dünner als unten (Tab. I, Fig. 1 u. 2). Wegen ihrer charakteristischen Form, nicht etwa weil sie spiralförmig um die Borste verlaufen, kann man sie als Spiralfasern bezeichnen. Sie bilden im Umkreis der Borste, dicht unter der modifizierten Cuticula, ziemlich eng angeordnet einen Zylindermantel. Gegen innen biegen sie zusammen und bilden unter dem Nodus, dort, wo die Cuticula aufhört, einen scharfen Rand, der sich an die Borste fest anschmiegt. An diesem Rande inserieren Tonofibrillen, die den Zug des Retraktors auf die Spiralfasern übertragen (siehe unten). Die Spiralfasern übertragen wieder den Muskelzug auf die Cuticula. Je nach ihrer Inanspruchnahme werden sie vermutlich schlaffer oder stärker gespannt sein; sie verkürzen oder verlängern sich entsprechend dem Muskelzuge. Die Spiralfasern sind vielleicht als eine Cuticularbildung der Zellen der Grenzzone aufzufassen.

Weiterhin finden wir in der Grenzzone die schon erwähnten Zugfasern (Tonofibrillen). Sie sind kurz, fein und dicht zusammengedrängt. Sie inserieren einerseits an dem Spiralfasersaum, andererseits an der Grenzlamelle im Ansatzgebiete des Retraktors. Man kommt leicht in Versuchung, sie als die Endabschnitte der Retraktorfasern aufzufassen, doch läßt sich an guten Präparaten eine feine Grenzlamelle zwischen den Enden der Muskelfasern und den Zugfasern nachweisen; auch ist die Färbung eine etwas verschiedene. Die Zugfasern werden auch von den Zellen der Grenzzone gebildet (Tab. I, 8).

Über den Spiralfasern, in der Cuticula, finden sich die schon erwähnten zarten Ringfasern.

In der dünnen Wand des Follikelkörpers finden sich längsverlaufende Fasern, die sich mit Eisenhämatoxylin stark schwärzen (Tab. I, Fig. 5). Diese Follikelkörperfasern, wie ich sie nach ihrem Vorkommen im Follikelkörper nennen will, sind auch als Stützfasern zu deuten. Sie werden von Faserzellen gebildet, deren Kerne zugrunde gegangen sind (s. bei Borstenbildung). Von den Muskelfasern, die sich außen an den Follikelkörper anlegen, sind sie nur an günstigen Präparaten, dann aber mit Sicherheit zu unterscheiden, wie Fig. 5 auf Tab. I lehrt.

Im Follikelfundus begegnen wir wiederum Tonofibrillen, welche in Beziehung zu den Muskelfasern der Protraktoren stehen (Tab. I, Fig. 6). Während es an minder guten Präparaten den Eindruck macht, als inserierten die Muskelfibrillen direkt an der Borste, zeigen gute Eisenhämatoxylinfärbungen, daß auch hier zwischen Borste und Muskulatur sich eine Zone von Epithelfibrillen einschleibt, die den Zug auf die Borste überträgt. Aus Fig. 6 auf Tab. I geht dies mit voller Klarheit hervor.

b) Borste. Nun kommen wir zu dem zweiten wesentlichen Bestandteil des Borstenorganes, zu der Borste. Die Grundgestalt der Lumbriusborste ist eine leicht S-förmig geschweifte Hakenborste. Ungefähr im oberen Drittel zeigt sie eine wulstartige Verdickung, den sogenannten Nodus nach VEJDOVSKÝ (Tab. I, 4). VEJDOVSKÝ nimmt an, daß der Nodus als Regulator für die Hervorstreckung der Borste dient. Er selbst wird nie aus dem Leibesschlauch vorgestreckt. Man findet tatsächlich auch auf Schnitten den Nodus der Borste nie über den Leibesschlauch hinausragen. Der Lage nach entspricht ihm am Follikel die Grenzzone. Unter dem Nodus findet sich der untere Saum der Spiralfasern dicht an die Borste angeschmiegt (Tab. I, 1 u. 2). Am Außenende spitzt sich die Borste hakenförmig zu, am basalen Teile endet sie abgerundet. An dieser Stelle inserieren an der Borste die erwähnten Zugfasern, an welche sich die Borstenmuskulatur ansetzt (Tab. I, Fig. 6). Die Borste selbst besteht aus dicht aneinander liegenden feinen Fibrillen, welche durch eine Kittsubstanz miteinander verklebt sind. Die Fibrillen verlaufen in der Borste spiral. In der ausgebildeten Borste ist nicht zu entscheiden, was als Fibrillen und was als Kittsubstanz zu betrachten ist. Jedoch bekommt man darüber eine Aufklärung, wenn man die Entwicklung der Ersatzborsten beobachtet (s. bei Entwicklung). An den ausgebildeten Borsten, die bereits ausgefallen sind, und an der Basis der Ersatzborsten ist leicht eine quere Schichtung der chitinigen Masse

zu erkennen. Die Borsten fallen nach außen aus, höchst wahrscheinlich von den heranwachsenden Ersatzborsten hinausgedrängt. Die von manchen Autoren vertretene Ansicht, daß die Borsten in die Leibeshöhle fallen, dürfte sich nur auf ein abnormales Verhalten beziehen.

c) Bewegungsapparat der Borste. Für das Hervorstrecken und das Zurückziehen der Borste finden wir am Borstenfollikel einen eigenen Bewegungsapparat ausgebildet. Er setzt sich aus den bereits beschriebenen Stützfasern und der Borstenmuskulatur zusammen. Die letztere inseriert größtenteils an den Tonofibrillen, welche so den Zug des Muskels in einem Falle durch die Spiralfasern auf die Cuticula, im anderen direkt auf die Borste übertragen. Da wir die erwähnten Fasern schon bei der Beschreibung des Borstensackes näher kennen gelernt haben, wollen wir zu der Borstenmuskulatur übergehen.

Der Muskelapparat der Borste setzt sich aus zwei Teilen zusammen — aus den Protraktoren und aus dem Retraktor (Tab. I, 4). Auf den Schnitten sehen wir von dem Follikelfundus schräg gegen die Ringmuskulatur Bündel von Muskelfasern aufsteigen (Protraktoren). Die Protraktoren [nach RATZEL¹³⁾ „Längsborstenmuskel“, nach VEJDOVSKÝ¹⁴⁾ „Parietovaginalmuskelsbündel“] bestehen aus glatten, nach dem Hirudineentypus gebauten Muskelfibrillen und sind von der Ringmuskulatur abzuleiten. In diese pinselartig ausstrahlend, verlaufen sie in 4 Bündeln von ihr schräg gegen die Borste und inserieren am Fundus an den Tonofibrillen (Tab. I, Fig. 4 u. 6).

Das zweite Muskelbündel, der Retraktor, verläuft schräg von der Grenzzone des Follikels gegen die Leibeshöhle hin, biegt hier um die Längsmuskulatur herum und läuft dann frei in der Leibeshöhle zum anderen Borstenfollikelpaar der gleichen Seite. Im Bereich des Follikelkörpers liegt es diesem innig an (Tab. I, Fig. 5). Es inseriert einerseits an den Tonofibrillen des Fundus und andererseits an der Grenzzone, wo, wie erwähnt, eine bindegewebige Grenzlamelle sich zwischen das Muskelbündel und die Fibrillen des Epithels einschleibt.

Umhüllungsgewebe: Es bleibt uns nun nur noch übrig, kurz das Umhüllungsgewebe der Borstenorgane zu erwähnen. Das ganze Borstenorgan mit dem etwa vorkommenden Ersatzborstenorgan ist in der Leibeshöhle von peritonealem Bindegewebe umhüllt. Dieses besteht aus zarten Plasmasträngen, in denen man längliche oder rundlich geformte Kerne (Bindegewebskerne) einge-

lagert findet. An einzelnen Stellen konnte ich eine undentlich faserige Struktur des Plasmas dieser Stränge beobachten. Charakteristisch für die Peritonealstränge sind die eingelagerten Bakteroiden (Tab. I, 2). Sie sind winzig klein und färben sich mit Eisenhämatoxylin schwarz, mit Eosin schwach gelb. In den besagten Strängen finden sich auch spärliche Pigmentkörnchen.

Zum Bindegewebe gehört ferner eine zarte Grenzlamelle, welche den Follikel in der Halsregion umgibt und direkt in die des Epidermis übergeht. Wahrscheinlich überzieht sie auch den Follikelkörper und den Follikelfundus, hier ist sie aber nicht mit Sicherheit nachweisbar. Sie schiebt sich zwischen den Retraktor und die Tonofibrillen der Grenzzone. Sie ist von homogener Beschaffenheit; bei der gewöhnlichen Färbung erscheint sie hell gefärbt und setzt sich von dem Gewebe der Grenzzone scharf ab (Tab. I, 9).

Ersatzborstenorgan.

Die Hauptborstenorgane werden in der Regel von Ersatzborstenorganen begleitet. Auf Längsschnitten finden wir die Ersatzborstenorgane etwas seitlich von den Hauptborstenorganen, doch immer im Zusammenhang mit dem Follikelfundus durch Plasmastränge. Ihre Form ist eine mannigfaltige, je nachdem die Ersatzborste ausgebildet ist. Im allgemeinen können wir drei Typen aufstellen:

a) Wir sehen am Follikelfundus einen Plasmabaufen, welcher durch Wucherung des Follikelgewebes entstanden ist — Anlage des Ersatzborstenorganes (Tab. II, Fig. 1).

b) Am zahlreichsten finden wir birnförmige, vom Follikelfundus bereits abgeschnürte Gebilde, welche mit dem Hauptborstenorgan nur durch einen Plasmastrang zusammenhängen — abgeschnürte Ersatzborstenorgane (Taf. II, Fig. 1 u. 2).

c) In späteren Stadien dehnt sich der Ersatzfollikel der Länge nach aus, was durch das Heranwachsen der jetzt schon hakenförmig gekrümmten Ersatzborste bedingt wird — heranwachsendes Ersatzborstenorgan (Taf. II, Fig. 4).

Das Ersatzborstenorgan besteht aus dem Ersatzfollikel und aus der Ersatzborste. Von dem Muskelapparat kann man hier noch nichts bemerken und man ist gezwungen anzunehmen, daß der Muskelapparat des Hauptborstenorganes auch bei dem später eintretenden Ersatzborstenorgan erhalten bleibt.

a) Ersatzfollikel: Das Plasma des Ersatzfollikels ist ein trübes, grobkörniges, in welchem man gelegentlich kleine Follikel-

kerne unterscheiden kann (Tab. II, Fig. 4). Wir finden ferner die Faserzellen, deren Zahl eine bestimmte ist. Stets kommen in einem jungen Ersatzfollikel vier laterale Faserzellen vor (Tab. II, Fig. 3), welche den Ersatzfollikel vorwiegend aufbauen. Von ihnen sind zwei seitlich (rechts und links) und je eine vorn und rückwärts gelegen. Ferner finden wir an der Basis des Ersatzborstenorganes die Borstenbildungszelle, welcher die Ersatzborste aufsitzt (Tab. II, Fig. 3).

b) Ersatzborste: Die junge Borste erscheint als hornförmig gekrümmte Chitinkuppe, streckt sich dann bis auf das distale Ende, das immer gekrümmt erscheint, und läßt den Nodus noch vollständig vermissen (Tab. II, Fig. 4).

In der Regel wird nur ein Ersatzborstenorgan angelegt, sehr selten findet man noch ein zweites (Tab. II, Fig. 1), was nach VEJDOVSKÝ als ein atavistischer Fall zu betrachten wäre. Mehr als zwei Ersatzborstenorgane konnte ich im Gegensatz zu CLAPARÈDE und VEJDOVSKÝ an meinen zahlreichen Schnitten nicht bemerken. Das ganze Ersatzborstenorgan ist gegen die Leibeshöhle zu ebenfalls vom Peritoneum umhüllt.

Die Bildung der Ersatzborste im Ersatzfollikel.

Borstenbildungszelle: Die Bildung und Entwicklung der Borste von *Lumbricus* braucht man nicht gerade während der embryonalen Entwicklung des Tieres zu studieren, sondern man kann sie ganz schön in den Ersatzfollikeln verfolgen. Die Ersatzborste wird von einer einzigen Faserzelle — Borstenbildungszelle — abge sondert. In der schon erwähnten Anlage des Ersatzborstenorganes können wir an günstigen Präparaten die zur Borstenbildung bestimmte Faserzelle von den übrigen Zellen ganz deutlich unterscheiden. Sie ist sehr mächtig entwickelt und eiförmig gestaltet. Ihr Cytoplasma ist bei der gewöhnlichen Färbung heller als das der übrigen Zellen und in ihm tritt scharf der große Nukleus mit seinem Nukleolus hervor. In der Zelle selbst kann man eine Faserung wahrnehmen, die besonders in der Umgebung des Kernes entwickelt ist. Von den Lateralfaserzellen ist sie durch eine Schlußleiste getrennt, welche besonders klar während der Borstenentwicklung sichtbar wird, wie uns die Fig. 3 auf Tab. II zeigt. Es geht daraus hervor, daß die Borstenbildnerin sich nicht an dem Aufbaue der seitlichen Follikelwand beteiligt.

Lateralfaserzellen: Wie schon bereits bemerkt wurde, wird die Follikelwand vorwiegend von den Lateralfaserzellen auf-

gebaut, deren es in einem Ersatzfollikel 4 gibt. Anfangs sind sie nur schwach entwickelt und man bemerkt um den Zellkern, der bei den jüngsten Entwicklungsstadien noch oberhalb der kleinen Chitinkuppe gelegen erscheint, nur einige Fasern. Während der Entwicklung nehmen sie an Umfang zu und erscheinen von der heranwachsenden Chitinkuppe ganz seitlich verdrängt. In ihnen tritt eine starke Faserung auf und sie bilden vermutlich im späteren Hauptborstenfollikel den Follikelkörper (s. näher unten).

Entwicklung und Bildung der Borste. Trotz meiner zahlreichen Präparate ist es mir nicht gelungen, Schnitte zu bekommen, welche mir die Anfangsstadien der Borstenbildung gezeigt hätten; immer war bereits die Borste angelegt. Trotzdem konnte ich mir aus den aufgefundenen späteren Entwicklungsstadien ein klares Bild der Borstenbildung machen. In dem jüngsten Bildungsstadium, welches ich beobachten konnte, war die Ersatzborste schon kuppenförmig ausgebildet (Tab. II, Fig. 1). An der Borstenbildungszelle entsteht durch Ausscheiden von Chitinsubstanz eine feinfaserige Chitinkuppe; der ganze Zelleib erscheint schüsselartig geformt und noch ziemlich mächtig entwickelt; der Zellkern, der vorher beiläufig in mittlerer Höhe der Zelle gelegen war, findet sich jetzt mehr basalwärts verschoben. In der Zelle treten vor allem oberhalb des Kernes und unmittelbar um ihn herum starke Fasern hervor, so daß man jetzt einen oberen, stark faserigen Teil, dem die Chitinkuppe aufsitzt, und einen unteren undeutlich faserigen Teil der Zelle unterscheiden kann. An dieser Stelle sei gleich bemerkt, daß auch in späteren Stadien oberhalb des Zellkernes eine viel stärkere Faserung als im unteren Teil der Zelle wahrzunehmen ist (Tab. II, Fig. 3). Das basale Ende der Borstenkuppe steht in direktem Zusammenhange mit dem Plasma der Bildungszelle. Sehen wir uns die von der Bildungszelle abgeschiedenen Chitinschichten etwas näher an, so bemerken wir in ihnen proximal einen dichten Fasersaum, der sich in einzelne Faserpakete (Fasergruppen) auflöst, die pinselartig gegen die bereits gebildete Borste ausstrahlen. Während sich die fertigen Chitinschichten der Borste mit HEIDENHAIN'SCHEM Hämatoxylin hell färben, schwärzen sich die in dem Fasersaum befindlichen Fasern im Gegensatze zu der hier vorhandenen Kittsubstanz (Tab. II, 3). Die Chitinschichten entstehen auf die Weise, daß sich die Faserpakete in einzelne Fasern auflösen, die durch Kittsubstanz untereinander verbunden erscheinen. Der Fasersaum selbst steht proximal direkt mit dem Fasergerüst der Bildungszelle in Verbindung. In der Basis der Zelle verlaufen die

Fasern horizontal und durchflechten sich; gegen die Borstenbasis zu nehmen sie einen schräg aufsteigenden Verlauf an, wobei sie sich auch bündelweise vereinigen, welche Bündel mit denen in der Basalzzone der Borste direkt in Zusammenhang stehen (Tab. II, Fig. 3). Aus diesem Befunde geht mit voller Klarheit und Sicherheit hervor, daß die Fibrillen der Borste direkte Verlängerungen der Plasmafasern der Bildungszelle sind.

Die Chitinkuppe verlängert sich allmählich durch Zuwachs an der Basis und beginnt sich hornförmig einzukrümmen (Tab. II, Fig. 2). Die Borstenbildungszelle nimmt dabei stark an Größe ab und wird ziemlich flach. Der dicht der Borstenbasis ansitzende Zellkern erscheint ebenfalls abgeflacht. Der junge Follikel verlängert sich entsprechend dem Wachstum der Borste. In den Lateralfaserzellen, die auch an Umfang stark abgenommen haben, bemerken wir zahlreiche Fasern, die in der Richtung gegen die Borstenbasis hin verlaufen. Bei Abschluß der Borstenbildung vergrößert, erscheint der Kern in Degeneration begriffen und ist völlig abgeflacht. Die Lateralfaserzellen dehnen sich aus und bilden die schmale Follikelwand. Ihre Kerne sind größtenteils auch im Degenerationszustande. In dem zarten Ersatzfollikel bemerkt man die später für den Follikelkörper typischen Stützfasern. Auch einzelne Kerne der kleinkernigen Follikelzellen werden bemerkbar (Tab. II, 4). Beim Herausfallen der alten Borste tritt an ihre Stelle die junge Ersatzborste, welche nun zu vollkommener Form auswächst.

* * *

Zum Schlusse will ich in der Kürze meine wichtigsten Befunde zusammenfassen.

Das Borstenorgan von *Lumbricus* setzt sich aus folgenden drei Teilen zusammen: 1. Borstenfollikel mit der Cuticularscheide, 2. Borste, 3. Bewegungsapparat und Umhüllungsgewebe.

Die Cuticula verdickt sich im Follikel am inneren Ende und zeigt hier eine protoplasmatische Struktur. Zu ihr gehören zarte, oberflächlich verlaufende Ringfasern.

In dem Borstenfollikel unterscheide ich zwei Zellarten — kleinkernige Follikelzellen, welche die Follikelwand bilden, in die die großkernigen Faserzellen eingelagert erscheinen. Den Follikelteile ich ein in *a)* den Follikelhals mit der Grenzzone, *b)* Follikelkörper und *c)* Follikelfundus. Typisch für den Follikel sind verschieden funktionierende Fasern (Spiralfasern, Tonofibrillen und Follikelkörperfasern), welche von den Faserzellen gebildet werden.

Die S-förmig geschweifte Hakenborste ist ein Produkt einer einzigen Faserzelle (Bildungszelle).

Der Bewegungsapparat der Borste setzt sich aus den schon erwähnten Fasern und aus der Borstenmuskulatur zusammen. Die Muskelbündel inserieren an den Tonofibrillen; in der Grenzzone schiebt sich zwischen dem Retraktor und den Fasern eine bindegewebige Grenzlamelle ein.

Das Ersatzborstenorgan besteht aus dem Ersatzfollikel und der Ersatzborste. In dem Ersatzfollikel sind zu erwähnen die vier Lateralfaserzellen und die Borstenbildungszelle, welche von den ersteren durch eine Schlußleiste getrennt ist. Die Borste entsteht durch Ausscheidung schmaler Bildungszonen — Chitinschichten, an welche basal ein Fasersaum grenzt. Der Fasersaum besteht aus Faserpaketen, die sich in den Chitinschichten in die einzelnen Fasern auflösen, welche von Kittsubstanz verbunden werden. Basalwärts steht der Saum in direkter Verbindung mit den Fasern der Bildungszelle und somit ist Kontinuität der Borstenfasern mit den Fasern der Zelle nachweisbar.

Literatur.

1. CLAPARÈDE ED., Histologische Untersuchungen über den Regenwurm. Zeitschr. f. w. Zoologie, 1869, Bd. XIX.
2. CLAUSS-GROBEN, Lehrbuch der Zoologie, 1903.
3. EHLERS E., Die Borstenwürmer, 1864, I, II.
4. EHLERS, Über die Bildung der Borsten und Ruderfortsätze. Nachrichten d. k. Gesell. d. Wissenschaften und d. G. A. Universität zu Göttingen. 1865, Nr. 14.
5. GRUBE, Über Lumbricus variegatus M. und ihm verwandte Anneliden. Archiv für Naturgeschichte, 1844.
6. HATSCHKE B., Studien zur Entwicklungsgeschichte der Anneliden. Arbeiten des zoologischen Institutes in Wien, 1878.
7. HESSE R., Zur vergleichenden Anatomie der Oligochaeten. Zeitschr. f. w. Zoologie, 1894, Bd. LVIII.
8. LANG A., Lehrbuch der vergleichenden Anatomie, 1894.
9. LEYDIG, Lehrbuch der Histologie des Menschen und der Tiere, 1857.
10. LEYDIG, Phreocytes Menkeanus Hoff. nebst Bemerkungen über den Bau anderer Anneliden. Archiv f. mikroskopische Anatomie, 1865, Bd. I.
11. MICHAELSEN W., Oligochaeta. Tierreich, 10.
12. OERSTED A. S., Zur Klassifikation der Anneliden mit Beschreibung einiger neuer oder unzulänglich bekannter Gattungen und Arten. Archiv f. Naturgeschichte, 1844.
13. RATZEL FRITZ, Histologische Untersuchungen an niederen Tieren. (Die Muskeln der Oligochaeten.) Zeitschr. f. w. Zoologie, 1869.
14. SCHNEIDER K. C., Lehrbuch der vergleichenden Histologie, 1902.
15. SIEBOLD C. v., Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der wirbellosen Tiere, 1848.
16. SCHEPOTIEFF ALEX., Untersuchungen über den feineren Bau der Borsten einiger Chaetopoden und Brachiopoden. Zeitschr. f. w. Zoologie, 1903, Bd. LXXIV.
17. SCHEPOTIEFF ALEX., Untersuchungen über die Borstentaschen einiger Polychaeten. Zeitschr. f. w. Zoologie, 1904, Bd. LXXVII.
18. VEJDOVSKÝ, System und Morphologie der Oligochaeten. 1884.
19. VOGT-YUNG, Lehrbuch der praktischen vergleichenden Anatomie, 1888.
20. STUMMER-TRUNFELS R. v., Beiträge zur Anatomie und Histologie der Myzostomen. Zeitschr. f. w. Zoologie, 1903, Bd. LXXV.

Verzeichnis der Abkürzungen.

A = Anlage des Ersatzborstenorganes.
B = Borste.
Ba = Bakteroiden.
BK = Follikelhals.
BKg = Grenzzone.
BZ = Borstenbildungszelle.
BZK = Kern der Borstenbildungszelle.
Ch = Chitinschichte.

Cut = Cuticula.
EB = Ersatzborste.
EP = Ersatzfollikel.
EP' = Epithel.
FK = Faserzellkern.
FS = Faseraum.
FZ = Faserzelle.
Fof = Follikelkörperfasern.

<i>FoK</i> = Follikelfundus.	<i>PeK</i> = Peritonealkern.
<i>FoK</i> = Follikelkern.	<i>Pl</i> = Plasmastrang.
<i>FoS</i> = Follikelkörper.	<i>Pr</i> = Protraktor.
<i>HF</i> = Hauptfollikel.	<i>Qf</i> = Querfasern.
<i>L</i> = Grenzlamelle.	<i>R</i> = Retraktor.
<i>LZl</i> = Lateralfaserzelle linke.	<i>Sl</i> = Schlußleiste.
<i>LZr</i> = „ rechte.	<i>SF</i> = Spiralfasern
<i>N</i> = Nodus.	<i>SFS</i> = Spiralfaserraum.
<i>Pe</i> = Peritoneum.	<i>ZF</i> = Tonofibrillen.

Erklärung der Tafeln.

Taf. I. Verhältnisse des Hauptborstenorganes.

1. Spezialzeichnung der oberen Hälfte des Hauptborstenorganes (Längsschnitt, Vergr. Obj. 5, Oc. 3).
2. Spiralfaserregion (Längsschnitt, Vergr. Obj. 7, Oc. 3).
3. Darstellung der Querfasern (Langschnitt, Vergr. Obj. Öl-Em., Oc. 4).
4. Übersichtsbild des Hauptborstenorganes (Längsschnitt, Vergr. Obj. 5, Oc. 3).
5. Spezialzeichnung der unteren Hälfte des Hauptborstenorganes (Längsschnitt, Vergr. Obj. 7, Oc. 2).
6. Follikelfundus (Längsschnitt, Vergr. Obj. 7, Oc. 4).
7. Spezialzeichnung für das innere Cuticularende (Längsschnitt, Vergr. Obj. 7, Oc. 3).
8. Spezialzeichnung für das Verhalten des Retraktors zu den Tonofibrillen der Grenzzone (Längsschnitt, Vergr. Obj. 7, Oc. 3).
9. Übersichtsbild von Fig. 7 + 8 (Längsschnitt, Vergr. Obj. 7, Oc. 3).

Taf. II. Ersatzborstenorgan und Borstenbildung.

1. Längsschnitt durch den Follikelfundus und durch das Ersatzborstenorgan. Darstellung des Zusammenhanges der beiden Borstenorgane, kombiniert aus zwei Schnittserien. Ersatzborste als Chitinkuppe, eine zweite Anlage des Ersatzborstenorganes vorhanden (Vergr. Obj. 7, Oc. 4).
2. Ersatzborste hornförmig (Längsschnitt, Obj. 7, Oc. 3).
3. Längsschnitt durch die Ersatzborstenbasis. Zusammenhang der Borstenbasis mit der Mutterzelle, Faserraum in der Chitinschichte in Faserpakete sich auflösend. In den Lateralzellen mächtige Faserentwicklung (Öl-Em. Oc. 4).
4. Ausgebildetes Ersatzborstenorgan (Längsschnitt, Vergr. Obj. 7, Oc. 4).

Einige Kapitel aus der Entwicklungsgeschichte von *Chrysaora*.

Von

Jovan Hadži.

(Mit 2 Tafeln und 15 Abbildungen im Texte.)

Einleitung.

Die Frage über die Entwicklung der Discomedusen und speziell derjenigen Entwicklungsvorgänge, welche dem Festsetzen der schwimmenden Planula folgen (Bildungsweise des *Scyphostoma*), ist noch immer nicht endgültig gelöst. Die Ergebnisse der embryologischen Untersuchungen werden allgemein zur Beurteilung der Verwandtschaftsbeziehungen der untersuchten Gruppen herangezogen, daher ist es verständlich, warum man sich bemüht, die strittige Frage zu erledigen.

Bis zu dem Jahre 1887, in welchem die Monographie von GOETTE (6) über die Entwicklung von *Aurelia aurita* und *Cotylorhiza tuberculata* erschien, waren die diesbezüglichen Darstellungen nicht wesentlich verschieden voneinander. Von einigen Autoren (CLAUS [1], KOWALEWSKY [14]) wurde zwar angegeben, daß der eigentlichen Mundbildung des *Scyphostoma* eine Einstülpung des oralen Feldes vorangeht, was z. B. HAECKEL (10) nicht angegeben hat; nachdem am Grunde dieser Einsenkung der Durchbruch des Mundes stattgefunden hat, wird das eingestülpte Ektoderm bald wieder emporgehoben, wodurch die Proboscis gebildet wird. Übrigens erwähnt CLAUS, daß der Umfang der Einstülpung bei nächstverwandten Formen und sogar innerhalb derselben Spezies sehr variabel ist, so daß ihr keine besondere Bedeutung beizumessen ist. Die Einstülpung bleibt nach CLAUS ohne jedwede Folgen für die weitere Entwicklung des *Scyphostoma*. Auch in der Frage über die Entstehungsweise der Taeniolenmuskeln waren die Autoren nicht einig. Diese Frage hat erst GOETTE endgültig gelöst.

Eine im Prinzip von jener bis dahin herrschenden verschiedene Darstellung brachte die oben erwähnte Arbeit von GOETTE, welche seitens CLAUS auf das heftigste, jedoch mit wenig Erfolg bekämpft wurde. Bevor ich auf eine kurze Charakterisierung der GOETTESchen Darstellung übergehe, will ich nur erwähnen, daß GOETTE (7) in seiner zweiten Publikation über diesen Gegenstand („Vergleichende Entwicklungsgeschichte von *Pelagia noctiluca* Pér.“) die Entwicklung von *Scyphostoma* wesentlich anders dargestellt hat; nicht um sich der CLAUSschen Darstellung zu nähern, sondern im Gegenteil, der Unterschied zwischen den Darstellungen beider Forscher wurde noch bedeutender. Weiterhin hat GOETTE für *Pelagia* eine von den übrigen Discomedusen abweichende Entwicklungsweise (betreffs der Taschenbildung etc.) angegeben.

Nach GOETTE verläuft die Entwicklung des *Scyphostoma* folgendermaßen: Der bei der schwimmenden Planula nach hinten gerichtete Pol stülpt sich nach dem Festsetzen derselben ein. Dabei entstehen als Nebenprodukte in der breiteren Hauptebene zwei Magentaschen, als Entodermdivertikel. Am Grunde der Einstülpung bricht eine Öffnung durch: diese wird aber nicht zum Munde, wie es nach CLAUS der Fall sein soll, sondern zur Schlundpforte. Das eingestülpte Ektoderm wird als Schlund bezeichnet. Die obere Öffnung des Schlundes ist der definitive Mund, der folglich mit dem Prostoma nichts zu tun hat. In der „Querebene“ des *Scyphostoma* buchtet sich der Schlund beiderseits aus, um das zweite Magentaschenpaar zu bilden. Somit sind das erste Magentaschenpaar und seine Derivate entodermalen Ursprungs, das zweite aber ist ektodermal. Die Magentaschen münden durch Ostien in den Schlundhohlraum. Durch die Ostien wird der Schlund größtenteils in vier Streifen gespalten, welche zu den distalen Teilen der vier Septen werden und die daher vom Ektoderm bekleidet sind. Jetzt tritt eine Metamorphose aller dieser Gebilde ein, wodurch sie bis zur Unkenntlichkeit verändert werden. Der Schlund und die Taschen verstreichen beinahe. Es bleiben bloß die Septen und die Magenrinnen übrig. Dann treten die Tentakeln, die Proboscis, das Peristom und die Peristomtrichter auf: die diesbezüglichen Abweichungen der GOETTESchen Darstellung (gegenüber jenen anderer Autoren) sind nicht wesentlich. Auf die Konsequenzen der Schlund- und Taschenbildung (Ungleichwertigkeit der Ephyren derselben Strobila etc.) will ich jetzt nicht eingehen. Der Unterschied zwischen der hier geschilderten Entwicklungsweise von *Scyphostoma* und jener nach früheren Darstellungen liegt klar auf der Hand und läßt sich, wie ich später

zeigen werde, nicht durch Annahme einer Variabilität oder einer Graduation aus der Welt schaffen. Die Angaben von GOETTE konnte bis heute nur seine Schülerin HYDE (13) bestätigen.

Nach dem Erscheinen der Arbeiten von GOETTE und HYDE ist erst in der neuesten Zeit eine und bald darauf die zweite Arbeit von HEIN über die Entwicklungsgeschichte von *Aurelia* und *Cotylohriza*, also denselben Formen erschienen, welche auch GOETTE untersucht hat. Das Ergebnis dieser Arbeiten ist ein ganz anderes. HEIN findet keine Einstülpung des oralen Feldes von *Scyphostoma*; bei *Aurelia* soll sogar der Urmund, ohne sich vollständig zu schließen, in den bleibenden Mund übergehen. Es gibt gar keine Taschen im Sinne GOETTES. Die Magenfallen sind keine Reste der Taschen, sondern selbständig entstandene Falten des Magenepithels. Es folgt daraus, daß man das *Scyphostoma* nicht mit einem Anthozoon vergleichen darf, wie das GOETTE auf Grund eigener Untersuchungen getan hat.

Zur ersten Arbeit HEINS (11) (welche seine Hauptarbeit ist) schrieb GOETTE (9) eine Erwiderung, worin er nach einer abfälligen Kritik der Darstellung HEINS erklärte, daß seine Beobachtungen (besonders über *Aurelia aurita*) auch weiter „vollständig zu Recht bestehen“.

Das ist der gegenwärtige Stand der Frage über die Entwicklung des *Scyphostoma*. Ich glaube wohl, daß es nicht überflüssig erscheinen wird, wenn ich meine diesbezüglichen Befunde an *Chrysaora* veröffentliche.

Bevor ich auf die Beschreibung meiner Befunde übergehe, will ich kurz erwähnen, daß auch CLAUS (1—4) die Entwicklung von *Chrysaora* untersucht hat, aber gerade im Punkte der Mundbildung und der darauf folgenden Veränderungen zu keinem sicheren Resultate gekommen ist, weshalb er gegen GOETTE nicht erfolgreich auftreten konnte. Die Frage, ob die innere Auskleidung der Proboscis vom Ekto- oder Entoderm stammt, hat CLAUS nicht nach seinen Präparaten beantworten können, weil ihm offenbar die entsprechenden Stadien gefehlt haben; er tat es nur auf Grund von Überlegungen. CLAUS hat nämlich untersucht, von welchem Blatte die Proboscis an den sich abschnürenden Ephyren regeneriert wird, und schloß daraus auf den Charakter der inneren Proboscisaukleidung des *Scyphostoma*; natürlich ist dieser Schluß nicht ganz einwandfrei. Außerdem hat CLAUS seine Ansicht über den Charakter der inneren Proboscisaukleidung selbst zweimal geändert, was dazu beigetragen hat, daß er sich GOETTE gegenüber schwer behaupten konnte.

Eigene Untersuchungen.

Die früheste Entwicklung von *Chrysaora* (vom befruchteten Ei bis zum Planulastadium) ist von CLAUS (1) genau untersucht worden, so daß es nicht nötig erscheint, sie nochmals zu beschreiben, um so weniger, als die Kenntnis der Planulaentwicklung für die Frage der Mundbildung überflüssig ist. Meine Untersuchungen habe ich mit der frei schwimmenden Planula begonnen. Die inneren Veränderungen während der Entwicklung, auf welche es hauptsächlich ankommt, sind am besten an in Schnittserien zerlegten Tieren zu studieren. Fixiert wurden die Tiere teils mit Sublimat-eisessig, teils mit der PERÉNYISchen Flüssigkeit, wodurch ich tadellos konservierte Tiere erhielt. Die Schnitte wurden mit DELA-FIELDS Hämatoxylin gefärbt. Das Material stammt aus der Adria und wurde durch die k. k. zoologische Station in Triest bezogen.

Die Form und die Größe der frei schwimmenden Planula von *Chrysaora* sind sehr mannigfach. Ich habe oft Planulae beobachtet, welche 4—5mal größer waren als die meisten es sind. Eine Knospung oder Teilung der Planulae habe ich nicht konstatieren können. Gewöhnlich ist der beim Schwimmen nach vorne gerichtete Pol etwas dicker. Das mit Wimpern versehene Ektoderm besteht aus hohen, prismatischen Epithelzellen; zwischen diesen befinden sich Nesselzellen und basiepitheliale Zellen. Die Epithelzellen enthalten Dotterkugeln. Das Entoderm ist nicht epithelial angeordnet, sondern erfüllt als solide Masse das ganze Innere der Planula. Die Zellen sind sehr groß und voll mit Dotter, so daß man kaum die Grenzen derselben erkennen kann. Zwischen Ekto- und Entoderm befindet sich eine homogene Schichte (Stützlamelle).

Schon während die Planula frei herumschwimmt, beginnt sich das Entodermepithel aus der soliden Masse heraus zu differenzieren, u. zw. zuerst am hinteren Pol. Die Dotterelemente lösen sich; die Zellgrenzen werden sichtbar und in der Mitte der Planula entsteht ein Hohlraum — die Gastralhöhle. (Taf. II, Fig. 3.) Auch im Ektoderm schwindet der Dotter. In diesen Stadien ist von einem etwaigen Rest des Urmundes, wie das HEIN für *Aurelia* angegeben hat, keine Spur zu finden.

Nach einiger Zeit (für *Chrysaora* läßt sich kein bestimmtes Intervall angeben; bei derselben Brut herrschen bedeutende Schwankungen) setzt sich die Planula, wie bereits bekannt ist, mit ihrem beim Schwimmen nach vorne gerichteten Pol fest. Für die Orientierung der Larven bei der weiteren Behandlung derselben, An-

fertigung bestimmt orientierter Schnitte, ist es von Vorteil, wenn sie sich an der Ulva festsetzen. Die Festsetzung wird durch Absonderung eines chitinenen Sekretes seitens der Ektodermzellen bewerkstelligt. Differenzierte Drüsenzellen sind nicht vorhanden, sondern es wird an der Oberfläche aller basal gelegenen Epithelzellen eine blättrige Lamelle ausgeschieden, welche dem Periderm (Perisark) der Hydropolypen entspricht.

Mit dem Festsetzen der Planula geht eine Veränderung der allgemeinen Körperform einher. Der früher verdickt gewesene vordere Pol hat sich verengt und wird zu einem stielartigen Fußpol. Der freie Mundpol wird breit und flacht sich ab (Taf. I, Fig. 1); manchmal senkt er sich etwas ein. Tiefe Einstülpungen sind am Mundpole in keinem Falle zu beobachten.

Die Histologie der *Chrysaora*-Larve in diesem Entwicklungsstadium ist sehr einfach. Es sind zwei einschichtige Epithelien vorhanden: Das Ekto- und Entoderm (Taf. I, Fig. 1). Zwischen den beiden Epithelien befindet sich eine deutlich ausgebildete Zwischenlamelle, welche am Übergange vom Stiel zu dem Leib mächtiger ist (Stützlamelle). Das Ektoderm besteht aus gleichartigen niedrigprismatischen Zellen. Basal von den Epithelzellen gibt es sogenannte indifferente und Nesselbildungszellen. Es gibt auch Nesselzellen mit fertigen Kniden zwischen den Epithelzellen eingelagert. Schon früher ist erwähnt worden, daß die Epithelzellen des Stieles ein chitinarartiges Sekret von lamellosem Bau ausscheiden. Im Entoderm sind nur wenig basiepitheliale Zellen vorhanden. Ausnahmsweise findet man hier und da eine Nesselbildungszelle. Überall, außer an der oralen Fläche, sind die Entodermzellen im Vergleich zu den Ektodermzellen groß und vakuolig aufgetrieben. An der oralen Fläche sind die Zellen eng, dichtgedrängt und plasmareich (nicht vakuolig), daher färben sie sich dunkler. Zwischen beiden Zellformen besteht ein allmählicher Übergang. Als Ursache dieser Veränderung der Zellen an der Oralfläche ist wohl eine intensivere Zellvermehrung anzunehmen. Auf das abweichende Verhalten der Entodermzellen an der Stelle, an welcher der Mund entsteht, lege ich ein besonderes Gewicht, weil es eine Einleitung zur Mundbildung ist.

Der wichtigste Vorgang dieses Entwicklungsstadiums ist wohl die Mundbildung. Der Mund kommt durch einen Durchbruch der beiden Epithelschichten und der Zwischenlamelle in der Mitte des oralen Feldes zustande. Damit wäre kurz und allgemein das wesentliche der Mundbildung ausgedrückt. So wird sie gewöhnlich von allen Autoren beschrieben. Indessen will ich auf Grund meiner

Präparate, welche die wichtigsten Stadien des Munddurchbruches zeigen, eine detailliertere Darstellung dieses hochwichtigen Vorganges zu geben versuchen.

In der Mitte des Oralfeldes weichen die Entodermzellen mit ihren basalen Polen auseinander, so daß in dem früher dicht gedrängten Epithel eine Lücke entsteht, welche von konischer Form ist. Die Basis des Konus ist der Zwischenlamelle zugekehrt. Durch das Zusammenziehen der Basalteile der Entodermzellen entsteht um die Lücke herum ein Wulst: der Mundrand. Zu gleicher Zeit wird auch die Zwischenlamelle offenbar durch den seitens der Entodermzellen auf sie ausgeübten Zug zerrissen. Das Ektoderm besteht an dieser Stelle aus flachen breiten Zellen. Es scheint überhaupt, daß das Entoderm die Hauptrolle bei der Mundbildung spielt. Auch im Ektoderm weichen die Zellen in der Mitte auseinander. Das Entoderm stülpt sich so zu sagen nach außen und verwächst mit dem Ektoderm. Durch die Zusammenziehung der basalen Teile haben nämlich die Entodermzellen des Mundrandes ihre Richtung verändert, so daß sie mit ihrer Längsachse nicht mehr senkrecht zur Oralfäche, sondern geneigt zu der entstandenen Lücke liegen. Beim weiteren Wachstum behalten die Entodermzellen diese jetzt eingenommene Richtung und so kommt die erwähnte Ausstülpung zustande. Die Entodermzellen machen dabei eine Drehung um 180° und darüber. In der Stellung von 90° zur ursprünglichen Lage verwachsen die Entodermzellen an ihren seitlichen Flächen mit den Ektodermzellen, wodurch der unmittelbare Anschluß des Entoderms an das Ektoderm hergestellt wird (Taf. I, Fig. 3). Die Stützlamelle reicht bis zu dieser Verwachungsstelle. Das Ektoderm liegt dem Entoderm dicht an und so wird es bei dem Ausstülpfen des Entoderms mit in die Höhe gehoben. Der gehobene, Proboscis genannte Mundrand ist innen vom Entoderm und außen vom Ektoderm ausgekleidet. Die Grenze zwischen den beiden Blättern ist wohl kenntlich und bleibt es auch weiterhin (Taf. I, Fig. 5).

Die eigentliche Mundöffnung ist am Anfang des Ausstülpungsprozesses sehr eng und wird dann allmählich umfangreicher. Die histologische Differenz der inneren (entodermalen) Proboscisaukleidung bleibt auch weiterhin bestehen. Da die Ektodermzellen (an der Außenseite) der Proboscis später höher werden, gewinnen sie mehr Ähnlichkeit mit den Entodermzellen, so daß an späteren Entwicklungsstadien von *Scyphostoma* (aber bevor die Muskelfasern ausgebildet sind) die Grenze zwischen Ekto- und Entoderm nicht ohne weiteres zu bestimmen ist. Im Querschnitt ist der Mund-

kegel anfangs rundlich, später wird er mehr viereckig. Mit der Proboseisbildung schreitet auch eine allmähliche Verbreiterung des ganzen Mundfeldes einher, an welche sich wieder weitere Veränderungen knüpfen.

Fig. 1.

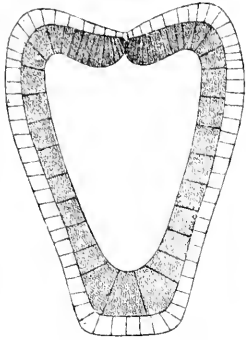


Fig. 2.

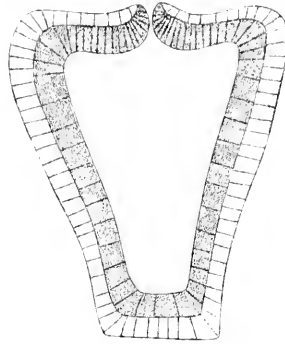


Fig. 4.

Fig. 3.

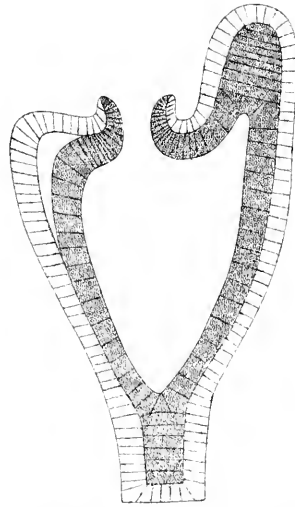
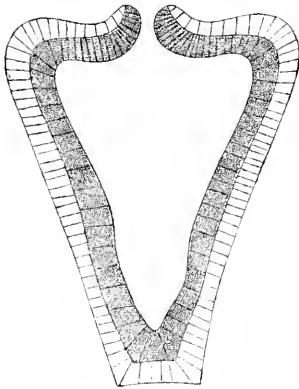


Fig. 1—4. Schematische mediane Längsschnitte des *Scyphostoma* von *Chrysaora*, die Mundbildung zeigend. Das Entoderm ist durch einen dunkleren Ton angedeutet. Vergrößerung 325mal. Die letzte Figur stellt ein viertentakliges *Scyphostoma* dar.

Die wichtigsten Stadien der Mundbildung sind an den schematischen Abbildungen 1—4 in Längsschnittsbildern dargestellt. Das Entoderm ist durch einen dunkleren Ton gekennzeichnet. Die Größe entspricht einer 350maligen Vergrößerung. Als Grundlage dienten die Längsschnittsserien entsprechender Entwicklungsstadien.

In diesem Stadium (vor und während der Mundbildung) wird die früher rundliche Larve etwas seitlich abgeplattet, so daß wir an ihr eine etwas längere Hauptebene und eine kürzere auf die erstere senkrechte Querebene unterscheiden können (Taf. I, Fig. 6). Der Unterschied in der Größe zwischen beiden Ebenen ist nicht so beträchtlich, wie das oft angegeben wurde, um eine Magentaschenbildung (erstes Paar) dadurch (bei der angeblichen Schlundeinstülpung) mechanisch erklärbarer zu machen. Diese Abplattung der Larve verliert sich bald vollständig und wir haben ein Tier vom Bauplane eines (jedoch noch tentakellosen) Hydroidpolypen vor uns.

Bevor ich auf die weiteren Entwicklungsvorgänge übergehe, will ich auf das Geschilderte einen Rückblick werfen und dieses mit den Angaben von GOETTE und CLAUS kurz vergleichen.

Nachdem sich die Planula festgesetzt hat, entsteht in der Mitte der freien Vorderfläche durch das Verwachsen der beiden Blätter und den Durchbruch der Zwischenlamelle der definitive Mund, und zwar an derselben Stelle, wo früher das Prostoma war. Unmittelbar an die Mundbildung schließt sich die Proboscisbildung an. Über die innere Auskleidung der Proboscis herrscht kein Zweifel, sie ist entodermal. Diese Entwicklungsweise unterscheidet sich ganz wesentlich von jener, die GOETTE für die Discomedusen angegeben hat. Von einem Schlund, der durch Einstülpung hervorgehen soll, und den Magentaschen, die dabei entstehen sollen, ist gar nichts zu sehen. Ein Übersehen in dieser Hinsicht ist ausgeschlossen. An eine vollkommene Rückbildung der Schlund- und Taschenbildung wäre nur in dem Fall zu denken, wenn die genannten Bildungen bei anderen Discomedusenformen, u. zw. graduiert ausgebildet, sicher nachgewiesen wären, was aber nicht der Fall ist, wie das die Arbeiten von HEIN klar gezeigt haben. Auch aus der Betrachtung der weiteren Entwicklung von *Scyphostoma* wird ersichtlich, daß die Unterschiede zwischen den beiden Entwicklungsmodi nicht bloß graduelle, sondern wesentlicher Natur sind. Eine so weitgehende Variation der Mundbildungsart ist höchst unwahrscheinlich. Deshalb halte ich die Mundbildung, wie sie bei *Chrysaora* vorgefunden wird, (nach HEIN auch bei *Aurelia* und *Cotylorhiza*) mit jener von GOETTE beschriebenen als nicht vereinbar. In eine nähere Auseinandersetzung der diesbezüglichen Angaben und Bilder von GOETTE und HYDE will ich mich nicht einlassen, da ich die Lösung des Widerspruchs durch das Auffinden etwaiger Irrtumsquellen nicht erwarte.

CLAUS hat in seiner ersten und zweiten Publikation über die Entwicklung von *Chrysaora* (1877, 1883) die Mundbildung nicht sehr genau beschrieben, da sie damals noch nicht strittig war. In der ersten Arbeit erwähnt er eine Einstülpung des oralen Feldes, an deren Grund der Mund zum Durchbruch kommt; dann erhebt sich nachträglich das eingesenkte Peristom (bzw. „Falte“). Es scheint mir sehr wahrscheinlich zu sein, daß die „Faltenerhebung“ mit dem früher beschriebenen Emporwachsen des entodermalen Ringwulstes identisch ist. In späteren Arbeiten hat CLAUS andere Formen mehr berücksichtigt. Über die Mundbildung des *Scyphostoma* liegen neuere Angaben von HEIN vor (*Aurelia*, *Cotylorhiza*). Nach HEIN (11) herrschen bei *Aurelia* noch einfachere Verhältnisse, weil hier der Urmund direkt in den definitiven übergeht. Bei der Mundbildung von *Cotylorhiza* spricht HEIN (12) auch von Verlötungen des Ento- und Ektoderms, gibt uns aber nur das Bild des Tieres mit bereits fertigem Munde.

Die Längs- und Querschnitte von *Chrysaora* im Stadium, wo der Mund und die Proboscis ausgebildet sind, zeigen uns, daß das Ekto- und Entoderm überall eng aneinander schließen und gar keine Falten- oder Taschenbildungen oder etwa Rudimente solcher zeigen. (Taf. I, Fig. 5 und 6.) Erst nachher treten Bildungen auf, in welchen die spezifische Organisation von *Scyphostoma* zum Ausdruck kommt. Was die allgemeine Körperform anbetrifft, so wird das *Scyphostoma* immer mehr kelchförmig. (Taf. I, Fig. 7.) Der Rand des verbreiterten Peristoms erhebt sich etwas, so daß das eigentliche Peristom zwischen der Proboscis und dem Rande eingesenkt erscheint. An vier Stellen des Peristomrandes (nicht immer an allen vier Stellen auf einmal) in gleicher Entfernung voneinander entstehen durch Vorwachsen des darunter liegenden Entoderms die vier ersten Tentakel. Man hat früher (CLAUS) der Reihenfolge des Auftretens der Tentakel eine gewisse Bedeutung mit Bezug auf die Tentakelentwicklung bei Anthozoen zugeschrieben; da aber jene sehr variiert, haben wir keinen Grund, aus dieser Reihenfolge diese Beziehung zu suchen. Der häufigste Fall ist, daß alle vier Tentakel zugleich oder je zwei Tentakel knapp nacheinander entstehen, so daß vier Primärtentakel vorhanden sind. Das viertentakelige Stadium dauert einige Zeit lang und ist eine wichtige Etappe in der Entwicklung von *Scyphostoma*. Wenn wir die Stellung der Tentakel nach den früher erwähnten Ebenen des *Scyphostoma* be-

zeichnen, so liegen zwei davon in der Hauptebene und zwei in der Querebene (nach GOETTE). Es ist noch besser, die Ebenen, in welchen die ersten vier Tentakel entstehen, als Radialebenen zu bezeichnen, weil man gewöhnlich die Haupt- und Querebene in diesem Stadium nicht unterscheiden kann und für uns die Unterscheidung überhaupt von keiner Bedeutung ist. Die Achsen der Tentakel sind solide Entodermauswüchse, die Zellen stellen sich einreihig ein. In der ektodermalen Auskleidung der Tentakel befinden sich viele Nesselzellen. Die Deckepithelzellen scheiden starke Längsmuskelfasern aus.

Zu gleicher Zeit geht im Entoderm des Kelches ein höchst wichtiger Vorgang vor sich. In der oberen Partie des Kelches vom Mundrohr angefangen, bilden sich vier interrädial liegende Entodermfalten, die Anlagen der für das *Scyphostoma* höchst charakteristischen Taeniolen. (Taf. I, Fig. 7 und 8.) Es soll gleich hier betont sein, daß die Taeniolen als durchaus selbständige Falten auftreten und daß sie daher keine Schlund- und Taschen-derivate (oder deren Rudimente) sind. Die Taeniolen sind, wie ihre Entstehung zeigt, rein entodermale Gebilde. Von den bei Hydrozoen gelegentlich vorkommenden Entodermwülsten unterscheiden sich die Taeniolen des *Scyphostoma* schon jetzt dadurch, daß sie echte Falten sind und nicht einfache Verdickungen des Entoderms. Das wesentliche ist, daß die Zwischenlamelle in die Faltenhöhlung hineinragt und sie ausfüllt. Viel mehr Ähnlichkeit hat diese Taeniolen mit dem Septum des Anthozoenpolypen, obwohl beide nicht als homophyl anzusehen sind, was aus der weiteren Entwicklung klar hervorgeht. Deshalb vermeide ich hier den Ausdruck Septum für die Taeniolen des *Scyphostoma*.

Zunächst sind die Taeniolen in longitudinaler, wie in radialer Richtung von geringer Ausdehnung und unterscheiden sich histologisch nicht vom übrigen Entoderm. Die als einfache Falten angelegten Taeniolen verdicken sich an ihrem inneren (in den Magen ragenden) Rande und so entstehen die Taeniolenwülste; das Epithel bleibt einschichtig, wie es zuvor war. Zu gleicher Zeit geht vom Mundrande her eine histologische Veränderung der Taeniolenwülste vor sich. Die Zellen werden durch rasche Vermehrung schmalprismatisch und plasmareich, ähnlich wie es die Zellen der inneren Proboscisaukleidung bereits sind. Außerdem treten Nessel- und Drüsenzellen auf. Dadurch werden die Taeniolenwülste (an den peripheren [im Gegensatze zu zentral] Teilen der Taeniolen tritt diese histologische Veränderung nicht auf) histologisch einigermaßen dem

Ektodermepithel ähnlich; wenn man die Entstehungsweise derselben nicht kennt, könnte man leicht durch die histologische Ähnlichkeit verleitet werden, die Taeniolenwülste als ektodermal anzusehen (Taf. I, Fig. 10). Eine ganz ähnliche histologische Metamorphose des Entoderms haben wir schon bei der Proboscisbildung angeführt. Die Taeniolen wachsen allmählich immer tiefer gegen den Stiel hin. Durch das Auftreten der vier Taeniolen wird die Proboscis etwas verzogen und erscheint im Querschnitt viereckig.

Durch die Taeniolenbildung sind in der Magenwand vier radiale Magenrinnen entstanden, welche genetisch mit den Magentaschen von GOETTE nichts zu schaffen haben. In der oberen Partie des Magens sind die Rinnen, entsprechend der stärkeren Taeniolenausbildung, mächtiger und schwinden allmählich nach unten hin mit dem Verstreichen der Taeniolen. Gegen die Peristomfläche zu endigen die Magenrinnen breit, von der Peristomdecke selbst überwölbt. Aus der Art und Weise, wie diese Magenrinnen entstehen und wie sie sich weiter verhalten, geht klar hervor, daß es unstatthaft ist, sie als Magentaschen zu bezeichnen, da man dadurch Gefahr laufen würde, diese im Sinne GOETTES aufzufassen.

Die Entstehung der Taeniolen gibt uns wieder einen Beweis dafür, daß die von GOETTE beschriebene Entwicklungsweise der Discomedusen wesentlich anders lautet, als die hier von *Chrysaora* beschriebene und nach HEIN auch jene von *Aurelia* und *Cotylophiza*. Nach GOETTE sind die aktiven Ausbuchtungen (Magentaschen), zwei vom Ektoderm und zwei vom Entoderm (diese mehr passiv durch die Schlundbildung entstanden), die Hauptsache; die Septen sind bloß sekundäre Nebenprodukte, durch Aufspaltung des Schlundes entstanden. Nach meinen Befunden dagegen und jenen von HEIN sind die Taeniolen ganz selbständige Bildungen, durch aktive Fältelung der Darmwand entstanden; die Magenrinnen entstehen nur als Nebenprodukte ersterer. Man wird vielleicht denken: es ist doch in beiden Fällen derselbe Vorgang, nur ist er verschieden gedeutet. Ich verweise auf die Textbilder 5—7, wo die Septenbildung nach GOETTE in Querschnitten schematisch dargestellt ist; das Entoderm ist durch einen tieferen Ton angedeutet. Man vergleiche dann das Textbild 7 mit Textbild 8, welches letzteres schematisch den Querschnitt durch das *Scyphostoma* von *Chrysaora* nach meiner Darstellung zeigt. Man erkennt dann, daß das Endresultat in beiden Fällen ein ganz verschiedenes ist. Die weiteren Konsequenzen der

GOETTESchen Darstellung, die ja GOETTE selbst gezogen hat, machen dieselbe, abgesehen davon, daß sie sich von jener, die HEIN und ich für *Aurelia*, *Cotylorhiza* und *Chrysaora* gegeben haben, wesentlich und nicht graduell unterscheidet, sehr unwahrscheinlich. Es müßten nämlich die Gonaden der Scyphomeduse teils entodermalen, teils ektodermalen Ursprungs sein; weiterhin hätte nur die erste Ephyra

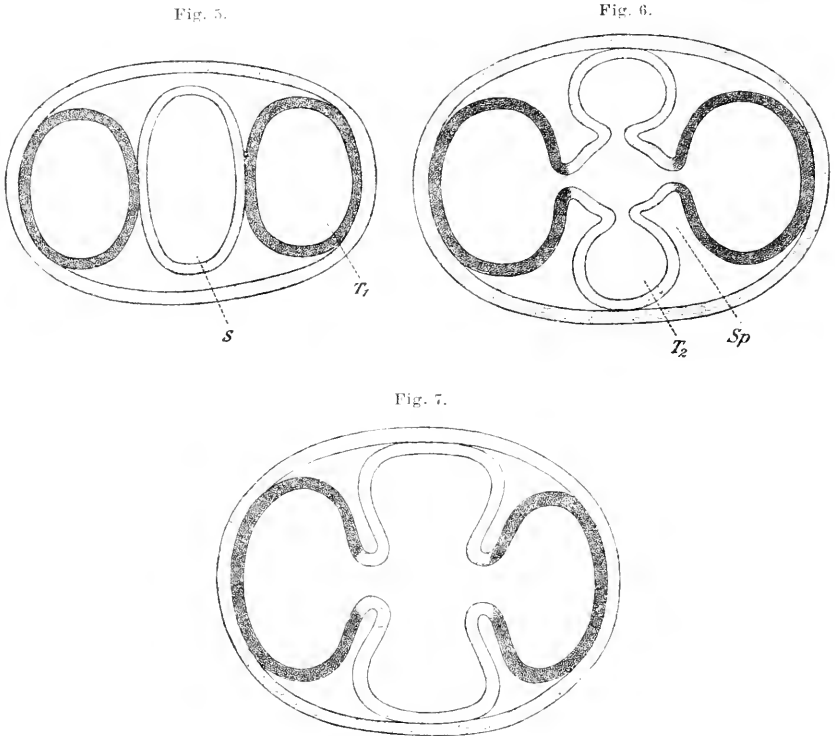


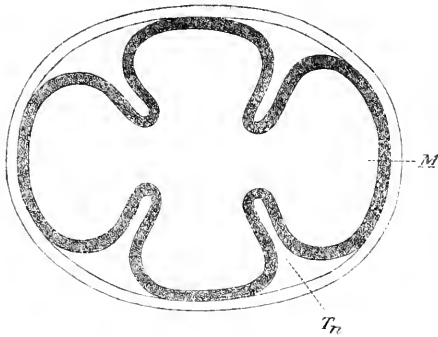
Fig. 5—7. Schematische Querschnitte durch die orale Region des *Scyphostoma*. Drei Stadien der Taschen- und Septenbildung nach der GOETTESchen Darstellung. Das Entoderm ist durch einen dunkleren Ton angedeutet. *S* Schlund, *T₁* primäre (entod.) Magentasche, *T₂* durch Schlundausstülpung entstandene Magentasche, *Sp* Septum, durch Aufspaltung des Schlundes entstanden. Alles nach GOETTE (7).

einer Strobila einen ektodermalen Schlund¹⁾, die übrigen einen entodermalen etc. Wenn über die Entwicklungsgeschichte von *Pelagia* auch keine neuere Untersuchung als jene von GOETTE (7) vorliegt, so werden wir doch in Anbetracht der neueren Untersuchungen

¹⁾ Eine neuerdings von HEINIC unternommene Untersuchung hat gezeigt, daß die Ephyren von *Chrysaora* ihre innere Proboscisaukleidung vom Entoderm aus regenerieren.

an *Aurelia*, *Cotylorhiza* und *Chrysaora* einerseits und jener oben angedeuteten Konsequenzen der GOETTESchen Darstellung andererseits die letztere auch für *Pelagia*, wenn sie auch eine gekürzte Entwicklung aufweist, nicht gelten lassen. Um so weniger, als GOETTE selbst gelegentlich eines Vergleiches der Entwicklungsgeschichte von *Pelagia noctiluca* (bevor er noch die Entwicklung selbst beschrieben hat) mit jener anderer Discomedusen folgendes sagt (GOETTE [8] Seite 660)¹⁾: „Daß dies“ (nämlich: daß durch die Abkürzung der Entwicklung bei *Pelagia* die wesentlich gleichen Teile genetisch ungleichwertig werden) „aber schon unter so nahen Verwandten, wie den verschiedenen Discomedusen stattfindet, ist von vornherein um so weniger wahrscheinlich, als eine Abkürzung der Entwicklung unter den Hydromedusen, nämlich bei den Tracho-

Fig. 8.



Schematischer Querschnitt durch die orale Region des *Scyphostoma* von *Chrysaora*. Das Entoderm ist durch einen dunkleren Ton angedeutet. *Tn* Taeniolen, durch Faltung der Darmwand entstanden, *M* Magenrinne.

medusen, die genetische Homologie aller einzelnen Teile unberührt läßt.“ Wenn dem so ist, dann ist es zum mindesten ebenso unwahrscheinlich, daß die ungleichwertige Anlage wesentlicher Teile unter Formen eintreten soll (z. B. *Cotylorhiza* und *Chrysaora*), welche nicht einmal eine Abkürzung der Entwicklung in diesem Sinne aufweisen, oder daß sie sogar bei ein und derselben Spezies, z. B. bei *Aurelia* vorkommen sollte, eine Möglichkeit, die GOETTE jedoch in seiner Erwiderung an HEIN teilweise zugibt. Das Facit des Vergleiches der hier dargestellten Entwicklungsweise von *Chrysaora* (nach HEIN auch jener von *Aurelia* und *Cotylorhiza*) mit der Dar-

¹⁾ Zum besseren Verständnis des Zitates habe ich in den Klammern, wo es nötig ist, eine Erläuterung eingeschoben.

stellung GOETTES wäre, daß diese wohl geeignet ist, den Angaben von GOETTE Abbruch zu tun, um mich der Worte GOETTES zu bedienen.

Das *Scyphostoma* von *Chrysaora* ähnelt von diesem Entwicklungsstadium an vor dem Auftreten der Peristomtrichter und der Taeniolenmuskel dem *Scyphostoma* GOETTES nur äußerlich. Sie unterscheiden sich beide tatsächlich nicht nur dadurch, daß sie auf ganz verschiedenen Wegen entstanden sind; es besteht vielmehr jetzt und weiterhin immer ein durchgreifender Unterschied darin, daß die gesamte innere Auskleidung des *Scyphostoma* von *Chrysaora* bis zu dem Proboscisrande entodermal ist; das *Scyphostoma* nach GOETTE hat aber einen bedeutenden Teil der inneren Auskleidung (besonders die orale Region) ektodermalen Ursprungs.

Nachdem die Taeniolen in der Entwicklung vorgeschritten sind (gewöhnlich auch bevor die weiteren vier Tentakel gebildet werden), treten vier interradiale Peristomtrichter und ebenso viele Taeniolenmuskeln am *Scyphostoma* als sehr charakteristische Gebilde auf. Die richtige Darstellung der Entstehung dieser Gebilde verdanken wir GOETTE. Die von ihm eingeführten Ausdrücke Septaltrichter und Septalmuskel vermeide ich aus dem schon früher angeführten Grunde. Auch FRIEDEMANN (5) hat statt Septaltrichter Peristomtrichter geschrieben, aber aus ganz anderen Gründen als ich, weil er die von GOETTE beschriebenen Septaltrichter mit seinen Peristomtrichtern nicht für homolog hält.

Schon früher habe ich bemerkt, daß das Peristom zwischen dem Rande und der Proboscis rinnenförmig eingesenkt ist. Oberhalb der vier Taeniolen vertieft sich das Peristomektoderm merklich, so daß das eingestülpte Ektoderm unter lebhafter Zellvermehrung in das Taeniolenlumen hineinragt (Taf. I, Fig. 12). Das Lumen des eingestülpten Ektoderm ist trichterförmig und reicht verschieden tief (sogar bei ein und demselben Tier); es ist der Peristomtrichter (Taf. I, Fig. 9). Das will ich betonen, weil FRIEDEMANN (5) unlängst das Vorhandensein eines Lumens bei der Peristomeinstülpung GOETTE gegenüber bestritten hat. Nach FRIEDEMANN gibt es zunächst nur eine solide Wucherung des Peristomektoderms in das Taeniolenlumen, erst sekundär und ganz unabhängig von dieser Wucherung entsteht neben der Wucherungsstelle eine Einsenkung des Ektoderms, das ist nach ihm der Peristomtrichter. Bei *Chrysaora* ist es, nach alledem, was ich beob-

achtet habe, nicht so, sondern so, wie es schon GOETTE beschrieben hat. Es ist jedoch zu bemerken, daß der Peristomtrichter bei *Chrysaora* nicht sehr tief reicht (Taf. I, Fig. 11 und 9). Das eingestülpte Ektoderm wächst immer tiefer in die Taeniolen herab, bis es ganz an das Stielende gelangt. Der anfangs breite Peristomtrichter wird allmählich enger (d. h. das Lumen schwindet) und die Zellen setzen sich in einen soliden Strang fort. Die Zellen der Peristomtrichter bewahren ihren epithelialen Charakter vollständig, je tiefer sie aber zu liegen kommen, desto platter und länglicher werden sie; zuletzt sind die Zellgrenzen nicht mehr zu unterscheiden.

Inzwischen haben die Ektodermepithelzellen der Tentakel, des Peristoms und der Proboscis basal Muskelfasern ausgebildet. Dasselbe tun auch die Peristomtrichterzellen während ihrer Einsenkung. Die Muskelfasern ziehen in der Richtung von den Tentakeln zum Peristom hin und setzen sich auch in den soliden Strang fort, natürlich in der Längsrichtung, wo sie besonders reichlich zur Ausbildung kommen, daher der Name Taeniolenmuskel. Weil die Muskelfasern an der Basis der Zelle ausgeschieden werden, so findet man sie im Querschnitt rings herum an der ganzen Oberfläche des Stranges. Oft sind die Muskelfasern in den der Körperwand zugewandten Zellen reichlicher ausgebildet (Taf. I, Fig. 11). Soweit die Taeniolen reicht, verläuft der Muskelstrang im Taeniolenwulste, weiter basalwärts zieht er zwischen Ekto- und Entodermepithel zum Fuß (Stiel) hin. Durch die Kontraktion des Taeniolenmuskels werden der Kelch des *Scyphostoma* stark verkürzt und die Mundränder weit auseinandergezogen. Was für eine physiologische Bedeutung die durch Kontraktion der Taeniolenmuskeln verursachte Verkürzung für das *Scyphostoma* hat (ob sie z. B. zum Entleeren der unverdaubaren Nahrungsreste dient?), ist nicht mit Sicherheit zu ersehen. In morphologischer Hinsicht sind die Taeniolenmuskeln sehr interessant, weil sie als ektodermale Muskeln tief in die entodermalen Taeniolen, welche wieder in den Gastralraum ragen, eingesenkt sind.

Ungefähr zur gleichen Zeit mit dem Auftreten der Taeniolenmuskeln werden abermals vier Tentakeln gebildet. Es sind dies die interradialen Tentakel zweiter Ordnung. Mit diesem Stadium erreicht das *Scyphostoma* die Höhe seiner Entwicklung (es treten von nun an nur noch weitere Tentakel auf). Bis zu diesem Stadium habe ich die Entwicklung von *Chrysaora* verfolgt. Im folgenden will ich einiges über den Bau des achttentakligen *Scyphostoma* angeben.

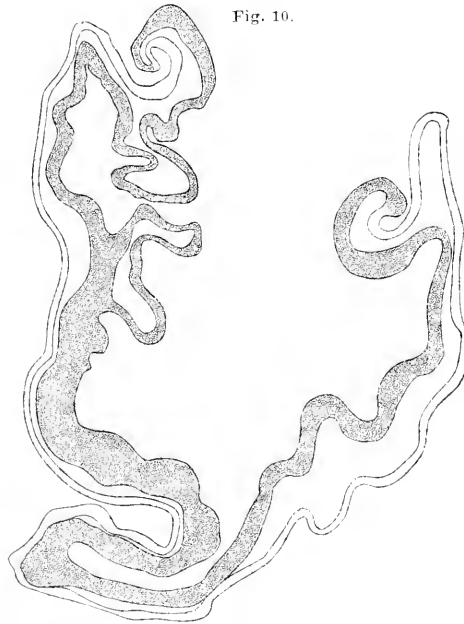
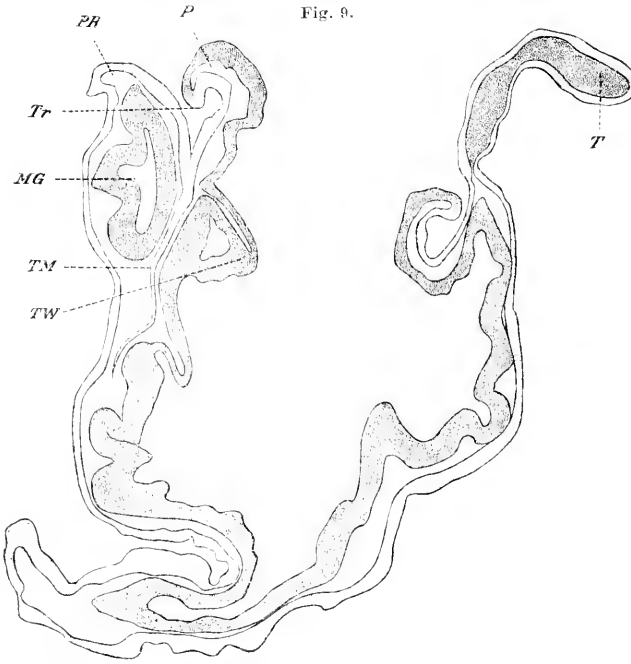
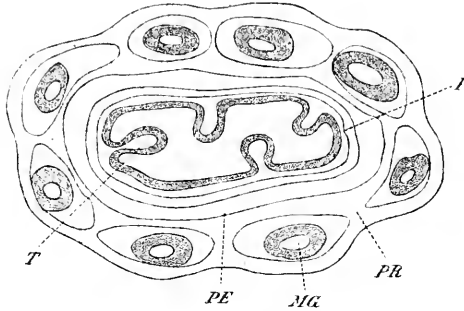


Fig. 9—10. Längsschnitte durch das achttentaklige *Scyphostoma* von *Chrysaora*. Leitz, Ok. 2, Obj. 2 mit Zeichenapp. (Halbschematisch.) Das Entoderm ist durch dunkleren Ton angedeutet. In der Fig. 9 ist der Peristommuskel getroffen (links). *P* Proboscis. *T* Tentakel, *Tr* Peristomtrichter, *TM* Taeniolenmuskel, *MG* Magen-divertikel, *TW* Taeniolenwulst, *PR* Peristomrand.

Die Körperform des ausgebildeten *Scyphostoma* ist eine typisch becherförmige. Gegen unten hin setzt sich an den Becher ziemlich unmittelbar der Stiel an (Textfig. 9 und 10). Am Becherrande

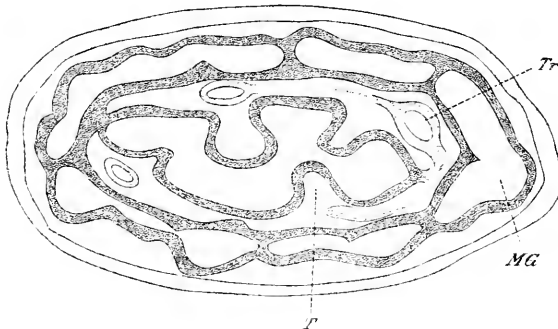
Fig. 11.



Querschnitt durch die orale Region des *Scyphostoma* von *Chrysaora*. Leitz, Ok. 2, Obj. 2 mit Zeichenapp. (Halbschematisch.) Das Entoderm ist durch einen dunkleren Ton angedeutet. An der Peripherie sieht man acht Querschnitte kegelförmiger Entodermzipfel. Zwischen dem Peristomrand und der Proboscis befindet sich ein Hohlraum, d. h. das eingesenkte Peristom. *P* Proboscis, *T* Taeniole, *PE* Peristomeinsenkung, *MG* Magendivertikel, *PR* Peristomrand.

sitzen die Tentakel. Der Peristomrand ist etwas erhoben. Diese Erhebung macht auch das Entoderm mit; daher sieht man am Quer-

Fig. 12.

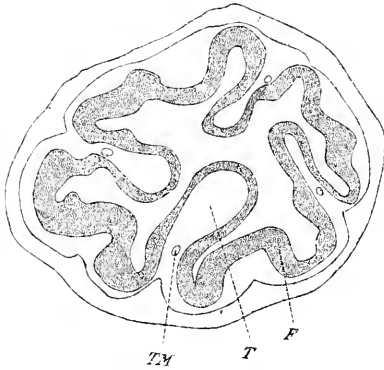


Querschnitt durch die suborale Region des *Scyphostoma* von *Chrysaora*. Leitz, Ok. 2, Obj. 2 mit Zeichenapp. (Halbschematisch.) An der Peripherie statt der entodermalen Zipfel ein beinahe einheitlicher scheinbarer Ringkanal; nach unten folgt unmittelbar der Zentralmagen. Zwischen dem peripheren und zentralen Teil des Magens liegen die vier Peristomtrichter. *T* Taeniole, *MG* Magendivertikel, *Tr* Peristomtrichter.

schnitte dieser Region (Textfig. 12) einen peripheren, entodermalen Ringkanal, der nach unten mit dem Zentralmagen frei kommuniziert und sich nach oben in acht Röhren teilt (Textfig. 11), welche

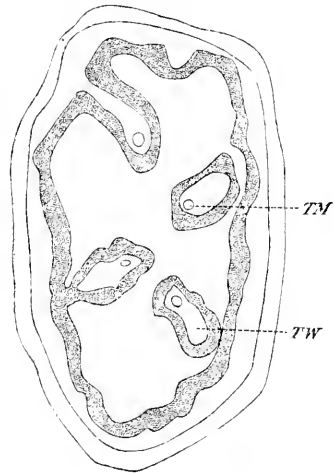
zu oberst solid werden und die entodermalen Tentakelachsen ausmachen. Wenn man die im Text befindlichen halbschematischen Abbildungen miteinander vergleicht, so wird man leicht alle diese Verhältnisse erkennen. Die Epithelien liegen nicht mehr dicht aneinander; es befindet sich dazwischen reichlich ausgeschiedene Gallerte, welche in diesem Stadium noch zellenfrei ist. An den interradiäl geführten Längsschnitten (durch die Taeniole und den Taeniolenmuskel) sieht man in dem peripheren Teile der oralen Region scheinbar abgekammerte Entodermstübe (Textfig. 9), welche aber

Fig. 13.



Querschnitt durch die untere Hälfte des *Scyphostoma* von *Chrysaora*. Leitz, Ok. 2, Obj. 2 mit Zeichenapp. (Halbschematisch.) Es sind vier Querschnitte der Taeniolen mit dem Muskelstrang im Inneren zu sehen. Dazwischen findet man die vier sekundären, schwach ausgebildeten Magenfallen. *T* Taeniole, *TM* Taeniolenmuskel, *F* sekundäre Magenfallen.

Fig. 14.



Querschnitt durch die mittlere Region des *Scyphostoma* von *Chrysaora*. Leitz, Ok. 2, Obj. 2 mit Zeichenapp. (Halbschematisch.) Zwei Taeniolenwülste sind in diesem Schnitt von der Darmwand ganz getrennt. *TW* Taeniolenwulst, *TM* Taeniolenmuskel.

in Wirklichkeit an den beiden Seiten mit der Darmhöhle kommunizieren, gegen den Peristomrand hin in Zipfel ausgezogen sind (Textfig. 10), wie das schon oben erwähnt wurde. Außerdem kann sich der Taeniolenwulst tiefer unten von der Darmwand sozusagen abschnüren, d. h. derjenige Teil der Taeniole, der zwischen dem Wulst und der Darmwand liegt (der periphere) obliteriert stellenweise, wodurch zwischen den benachbarten Magenrinnen eine direkte Kommunikation (Ostie) hergestellt wird (Textfig. 14); am Längsschnitt macht dies den Eindruck einer Entodermkammer. Die Taeniolen sind sehr mächtig geworden, ragen weit in den Gastralraum

hinein (Textfig. 13) und sind im Längsschnitt vielfach gefaltet (Textfig. 9). Es kann auch die Magenrinnenwand sanfte Falten anlegen (Textfig. 13). Die Proboscis hat sich nach außen umgeschlagen, wobei der umgeschlagene Teil vom Entoderm bekleidet ist (Textfig. 10). Über die Histologie des *Scyphostoma* in diesem Stadium ist dem früheren gegenüber nichts besonderes zu bemerken. Ich möchte nur einiges über die Topographie der Muskeln angeben.

Für das *Scyphostoma* und die *Scyphomedusen* überhaupt ist es überaus charakteristisch, daß die Muskelfasern ausschließlich von Ektodermzellen ausgeschieden werden, was bereits HATSCHKE in seinem Lehrbuche der Zoologie (1888) betont hat. Die Muskeln sind in der oralen Region konzentriert, und die Taeniolenmuskel, welche ohnehin nur Derivate des Peristoms sind, durchziehen den ganzen *Scyphostoma*-Körper bis zum Stielende. Da die beweglichsten Organe die Tentakel und die Proboscis sind, so ist auch die Muskulatur hier am besten entwickelt. Die ziemlich dicken Fasern der Tentakelmuskulatur verlaufen in der Längsrichtung der Tentakel und sind nicht quer gestreift (wenigstens ist von einer Querstreifung auch an bestdifferenzierten mit Eisenhämatoxylin gefärbten Präparaten nichts zu sehen). FRIEDEMANN hat für das *Scyphostoma* von *Aurelia* angegeben, daß die Muskelfasern desselben quergestreift sind und außerdem, daß auch die Achsenzellen der Tentakeln (ebenfalls quergestreifte) Muskelfasern ausscheiden, welche aber rings um die Tentakelachse verlaufen. Ich habe bei dem *Chrysaora-Scyphostoma* nach diesen entodermalen Ringmuskelfasern eifrig gesucht, konnte aber keine geringste Andeutung davon konstatieren. Man findet an den Längsschnitten der Tentakeln bloß querverlaufende Plasmafäden, welche von Zellscheidewänden herrühren; diese könnten aber nur bei oberflächlichen Betrachtungen mit Muskelfasern verwechselt werden. Nachdem die *Scyphostomen* von *Chrysaora* und *Aurelia* in ihrem Bau in so hohem Grade übereinstimmen, ist es sehr unwahrscheinlich, daß sie sich in einem so wesentlichen Punkte voneinander abweichend verhalten werden.

Von den Tentakeln ziehen die Muskelfasern einerseits ein Stück lang dem Kelch entlang (Taf. II, Fig. 1), andererseits nach innen zum Peristom. An vier Stellen, wo sich die Peristomtrichter befinden, setzen sich die vom Tentakel kommenden Muskelfasern direkt in den Taeniolenmuskel fort (Taf. II, Fig. 2). Von der Basis der Proboscis an verlaufen Muskelfasern rings um dieselbe, einen Sphinkter bildend (Taf. II, Fig. 1). Es ist wichtig, um an der Proboscis die Grenze zwischen Ekto- und Entoderm leicht konstatieren zu können,

hervorzuheben, daß die Muskelfasern an der Proboscis nur bis zu der Stelle ausgebildet sind, soweit das Ektoderm reicht. Andere Kriterien zur Erkennung der Grenze habe ich bereits früher angeführt. Überall befinden sich die Muskelfasern als basale Bildungen der ektodermalen Epithelzellen in deren Plasma eingebettet; nur in den Taeniolenmuskeln haben wir selbständiger gewordene Muskelfasern, welche aber in der Ontogenie doch als basale Bildungen der Epithelzellen entstehen. FRIEDEMANN hat noch eine Art von akzessorischen Muskelfibrillen in den Nesselzellen beschrieben. Um das Knidarium herum sollen nämlich feine muskulöse Ringsfibrillen in mehreren Reihen angeordnet sein, deren Kontraktion bei der Explosion der Nesselzellen wesentlich beizutragen hätte. Abgesehen davon, daß wir in der Nesselzellforschung so weit gekommen sind, im Knidarium selbst die zur Explosion notwendige Energie gefunden zu haben (vergleiche die Arbeiten von IWANZOFF und SCHNEIDER), so daß weder Muskel- noch Gewebedruck dazu notwendig ist, also von vornherein die Angabe FRIEDEMANNs unwahrscheinlich erscheinen muß, habe ich mich durch Untersuchung überzeugt, daß es an den Kniden in der Tat keine Muskelfibrillen gibt. Die großen Nesselzellen von *Chrysaora* und *Aurelia* (wie ich an den Zeichnungen von FRIEDEMANN gesehen habe, sind sie ganz gleich gebaut) haben die Eigentümlichkeit (wie auch die Nesselzellen mancher anderer Knidarier), daß der Faden spiralig eingerollt ist, der Intima der Kapsel dicht anliegt und sich mit Anilinfarbstoffen färbt; dadurch werden die Muskelfibrillen vorgetäuscht. Dies geschieht um so leichter, als man (wegen der Dünnhheit und Durchsichtigkeit der Kapsel) nicht ohne weiteres entscheiden kann, ob die dunklen Konturen an der Kapsel oder in derselben gelegen sind. Wenn man sich aber doch durch genauere Betrachtung überzeugen kann, daß die scheinbaren Fibrillen in der Kapsel liegen und nur den eingerollten Faden vorstellen, kann man dies mit voller Sicherheit tun, wenn man eine explodierte, aber noch von der ihr zugehörigen Zelle umgebene Knide betrachtet, da ist von Ringfibrillen keine Spur. FRIEDEMANN hat selbst eine solche Knidozyte abgebildet — ohne Muskelfibrillen. Es sind des öfteren in der Nesselzellliteratur Angaben über Vorkommen von Muskelfasern an Nesselzellen gemacht worden, und alle diese haben sich stets als irrtümlich erwiesen.

Ich will meine Beobachtungen über die Knospung des *Scyphostoma* von *Chrysaora* nicht unerwähnt lassen, weil nicht nur über Knospung von *Chrysaora*, sondern von den Discomedusenlarven überhaupt

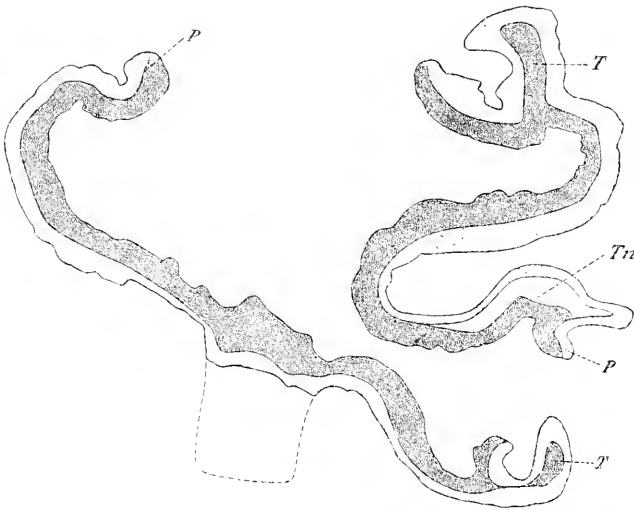
nur sehr dürftige Angaben bestehen. Von der ältesten diesbezüglichen Literatur (SARS, DALYELL, AGASSIZ) können wir wohl absehen, weil die Knospung darin rein äußerlich beschrieben worden ist. Für uns ist aber gerade die Kenntnis der inneren Vorgänge interessant, speziell die Mundbildungsart, um diese mit der Mundbildungsweise der auf geschlechtlichem Wege entstandenen Individuen vergleichen zu können. Gleich jetzt will ich erwähnen, daß es bis jetzt keine einzige Angabe gibt, wonach an dem durch Knospung entstandenen Tochterindividuum der Mund (und somit die weitere Entwicklung) nach der GOETTESchen Art geschehen soll, obwohl GOETTE selbst die Knospung bei dem *Scyphostoma* von *Cotylorhiza* beschrieben hat. Nach GOETTE verläuft die Knospung bei *Cotylorhiza* ganz eigentümlich. An dem vom Muttertier abgewendeten Pole des Tochtertieres soll der Stiel entstehen. Die Knospe löst sich vom Muttertier ab und schwimmt mittels Wimpern davon. Bei der Besprechung der Mundbildung an der Knospe erwähnt GOETTE von der Schlundbildung nichts. Wenn GOETTE etwas davon gesehen hätte, so hätte er es gewiß erwähnt. Auch CLAUS bespricht die Knospung bei *Cotylorhiza*, aber ganz allgemein, so daß wir über die Mundbildung und weitere Entwicklung nichts erfahren.

Bei der Knospung des *Scyphostoma* von *Chrysaora* herrschen ganz typische Verhältnisse. Die Knospe entsteht an der Grenzzone zwischen dem Keleh und Stiel, u. zw. aus beiden Blättern, als ein ovoider Auswuchs, in deren Mitte schon frühzeitig die Gastralhöhle auftritt. (Taf. I, Fig. 13.) Eine Bewimperung des Ektoderms habe ich nicht beobachtet. Die Knospe löst sich nicht in diesem Stadium los, sondern sie entwickelt sich weiter am Muttertiere verbleibend. (Textfig. 15.) Die Gastralhöhle der Knospe kommuniziert mit der des Muttertieres. Das Entwicklungsstadium, an welchem der Mund eben gebildet wird, habe ich nicht zur Beobachtung bekommen; das stört aber nicht besonders, da man aus einem etwas vorgeschritteneren Stadium auch durch den Vergleich mit dem entsprechenden Stadium der geschlechtlich entstandenen Individuen, ohne den geringsten Zweifel aufkommen zu lassen, schließen kann, daß die Mundbildung und die weitere Entwicklung ebenso vor sich geht, wie es bei dem Muttertier der Fall ist. Das ist übrigens auch zu erwarten. Auf Taf. I, Fig. 14 ist die Mundpartie eines Längsschnittes durch die Knospe abgebildet. Hier finden wir auch die innere Proboscisaukleidung (den Wulst) vom übrigen Entoderm histologisch abweichend ausgebildet, gerade bis zu dem Proboscisrande,

an welchem das Ektoderm beginnt. Auch die Muskelfasern des Proboscissphinkters sind nur bis zu dieser Grenze ausgebildet (und zwar nur von Ektodermzellen ausgeschieden). Wir finden also ganz dieselben Verhältnisse an der Knospe wieder, wie bei dem Muttertier.

Das älteste Knospenstadium, das zur Beobachtung kam, war, ein viertentakliges, mit Taeniolen und Taeniolenmuskeln, von typischer Becherform, mit weit geöffneter Mundöffnung. Die Knospe gibt ganz dasselbe Bild wie das Muttertier (Textfig. 15); sie ist nur viel kleiner. Diese viertentaklige Knospe enthält kein Zeichen

Fig. 15.



Längsschnitt durch ein knospendes Scyphostoma von *Chrysaora*. Leitz, Ok. 2, Obj. 3 mit Zeichenapp. (Halbschematisch.) Der Stiel des Scyphostoma, der an den weiteren Schnitten vorhanden ist, ist durch Punkte angedeutet. P Proboscis. T Tentakel.

Tn Taeniolen.

einer etwaigen baldigen Abschnürung. Ob und wann die Abschnürung erfolgt, kann ich nicht angeben. Die Stolonenbildung wurde nicht beobachtet.

Schlußbetrachtungen.

Der Zweck dieser Untersuchung soll sich nicht in der einfachen Feststellung der Entwicklungsweise des *Scyphostoma* von *Chrysaora* erschöpfen, sondern ich will auf Grund des Vorgefundenen, und im Anschluß an die Ergebnisse der Untersuchungen über die Discomedusenentwicklung anderer Autoren, weiter gehen und einiges über die Stellung der Discomedusen und der ihnen verwandten Formen inner-

halb des Tierkreises der Knidarien sagen. Das ist um so mehr angezeigt, als GOETTE, sich auf die von ihm behauptete Schlundbildung in der Ontogenie der Discomedusen stützend, in der Systematik der Knidarien Veränderungen durchgeführt hat, in der Richtung, daß er die Scyphomedusen, Anthozoen und Ctenophoren in eine Klasse, die *Scyphozoa* vereinigt hat, dabei natürlich auf eine nähere phylogenetische Verwandtschaft aller dieser Gruppen schließend. Als die allen *Scyphozoen* gemeinschaftliche Larvenform wird die Scyphula hingestellt. Die Ctenophoren kann ich gleich von diesen Betrachtungen ausschließen, da sie allgemein und mit vollem Rechte als selbständige Gruppe vom Kreise der Knidarien getrennt werden. Die Zusammenfassung der Scyphomedusen mit den Anthozoen zu *Scyphozoen* hat sich trotz Einwendung von CLAUS ziemlich allgemein erhalten. In der neuesten Zeit hat sich HEIN gegen die Aufstellung des Begriffes *Scyphozoa* im Sinne GOETTES ausgesprochen, hat zwar seine eigene Anschauung nicht formuliert, wohl aber darauf hingewiesen, daß die Discomedusen in ihrer Ontogenie ein den Hydrozoen ähnliches Stadium durchlaufen. HYDE, die Schülerin GOETTES, hebt als die wichtigste ihrer Beobachtungen hervor, „daß der ektodermale Schlund sich nicht wieder ausstülpt“, würde die Schlundpforte zur Mundbildung führen, so wären die Scyphomedusenlarven den Hydropolypen gleich.

Da bei *Chrysaora* und nach HEIN bei *Aurelia* und *Cotylorhiza* in der Ontogenie das Scyphula-Stadium, worauf GOETTE seine Beurteilung der Scyphomedusennatur gegründet hat, nicht vorkommt, so fällt konsequenterweise auch die von GOETTE gemachte Schlußfolgerung weg. Nur bis zum Planulastadium verläuft die Ontogenie der Scyphomedusen jener der Anthozoen ähnlich, andererseits auch jener der Hydrozoen; dann treten Entwicklungsvorgänge auf, welche durchaus nur den Scyphomedusen eigentümlich sind, so daß uns die Ontogenie keine positiven Kriterien in die Hand gibt, wonach wir auf eine engere Verwandtschaft der Scyphomedusen zu den Anthozoen oder den Hydrozoen schließen dürften.

Wir sehen, daß manche Forscher (z. B. R. HERTWIG, W. KÜKENTHAL) bloß auf Grund der Bauplanverschiedenheiten der ausgewachsenen Tiere, ohne Berücksichtigung der Entwicklungsgeschichte, die Scyphomedusen als selbständige Klassen neben Hydrozoen und Anthozoen hingestellt haben. Wenn man aber auch die Entwicklungsgeschichte in Betracht zieht und sieht, daß sich die Scyphomedusen auch darin selbständig verhalten, so wird man um so mehr die Selbständigkeit der Scyphomedusen zugeben, was man

im System am besten dadurch zum Ausdruck bringen kann, daß man eben die Scyphomedusen als eine Klasse für sich im Kreise der Knidarien aufstellt. Auf die Unterschiede zwischen Scyphomedusen, Anthozoen und Hydrozoen im Bau der ausgewachsenen Tiere brauche ich hier nicht einzugehen, da sie allgemein bekannt sind.

Unter den Hydrozoen gibt es zwei Formentypen: Polypen und Medusen, beide sind aufeinander zurückführbar und sind von ungefähr gleich häufig. Unter den Scyphomedusen finden wir auch Polypen und Medusen, es tritt jedoch die Polypenform stark zurück. Unter den Anthozoen herrscht ausschließlich die Polypenform. Es wäre nach dem Dargelegten unangebracht, die Scyphomedusen als Medusenformen anthozoenähnlicher Polypen anzusehen (also ein Verhältnis, wie etwa zwischen Medusen und Polypen innerhalb der Hydrozoa). Die Scyphomedusen haben vielmehr ihre eigene Polypenform. Was die stammesgeschichtlichen Beziehungen aller drei Polypenformen untereinander anbelangt, z. B. ob sich der Scyphopolyp schon sehr frühzeitig selbständig gemacht hat, oder ob er doch näher dem Anthopolyp als dem Hydropolyp steht (wie es z. B. HAECKEL in seiner „Systematischen Phylogenie“ II, 1896, annimmt), kann man nur Vermutungen äußern; derzeit gibt es keinen zwingenden Grund, an eine nähere Verwandtschaft zwischen den Scyphopolypen und Anthopolypen zu denken.

In rein systematischer Hinsicht wären die drei Polypenformen (welche allgemein und mit Recht als ursprüngliche der Medusenform gegenüber gehalten werden) folgendermaßen zu charakterisieren (die allen Polypen gemeinschaftlichen oder nur unwesentlichen Charaktere sind nicht berücksichtigt):

1. Hydropolyp: Ohne ektodermales Schlundrohr; ohne echte Taeniolen; die Muskelfasern werden als basale Anhänge von Zellen des Ekto- und Entoderms gebildet; die Gastralhöhle ist einheitlich; im Falle der Geschlechtsreife ektokarp; Zwischensubstanz zellenfrei; die Medusen entstehen am Polypen durch Knospung.

2. Scyphopolyp: ohne ektodermales Schlundrohr; vier echte, rein entodermale Taeniolen mit ektodermalem Muskelstrang; die Muskelfasern nur vom Ektoderm geliefert; die Gastralhöhle geteilt; im Falle der Geschlechtsreife entokarp; Zwischenschichte zellenhaltig; die Medusen entstehen am Polypen durch Strobilisation.

3. Anthopolyp: mit ektodermalem Schlundrohr, echte Septen mit entodermaler Muskulatur; der der Gastralhöhle zugekehrte Teil des Septums ektodermal (WILSON); Muskeln ekto- und entodermal;

Gastralhöhle vielfach geteilt; entokarp; Zwischensubstanz zellenhaltig; es werden keine Medusen gebildet.

Wie wir sehen, gibt es Charaktere, die dem Scyphopolyp und Hydropolyp gleichartig zukommen, andererseits solche, die dem Scypho- und Anthopolyp gemeinschaftlich sind und zuletzt auch solche, die nur dem Scyphopolyp eigen sind. In histologischer Hinsicht steht der Scyphopolyp viel näher dem Hydropolyp als dem Anthopolyp.

Es wäre zuletzt noch notwendig, den Scyphomedusen (Acalephen) einen, der Klassenbezeichnung der zwei übrigen Knidariengruppen (Hydrozoa, Anthozoa) entsprechenden Namen zu geben. Dazu wäre wohl in erster Linie der Ausdruck Scyphozoa geeignet, welchen R. HERTWIG in seinem „Lehrbuch der Zoologie“ in diesem Sinne auch gebraucht. Obwohl der Ausdruck Scyphozoa schon früher von GOETTE in anderem Sinne (für die Scyphomedusen, Anthozoen und Ctenophoren zusammen) gebraucht worden ist, möchte ich ihn doch, weil er sehr geläufig und bezeichnend ist, anstatt einen neuen Ausdruck zu schaffen, beibehalten. Es würden somit unter Scyphozoa die Scyphomedusen (Acalephen) zu verstehen sein. Der Name Scyphozoa kommt ja von jenem des Scyphostoma her, womit das jugendliche polypoide Stadium der Discomedusen bezeichnet wird. Um eine Verwechslung der Bedeutung des Ausdrucks Scyphozoa zu vermeiden, weil damit einerseits die Scyphomedusen, Anthozoen und Ctenophoren zusammen (GOETTE), andererseits die Scyphomedusen und Anthozoen (allgemein verbreitet) bezeichnet wurden, kann man, wenigstens in der ersten Zeit, solange sich diese Bezeichnung in meinem Sinne noch nicht eingebürgert hat, mit der besonderen Bezeichnung: sensu strictiori (s. str.) gebrauchen. Somit hätten wir folgende drei Klassen der Knidarien: 1. Hydrozoa, 2. Scyphozoa (s. str.), 3. Anthozoa.

Literaturverzeichnis.

Die älteren Arbeiten findet man bei CLAUS und HAECKEL verzeichnet.

1. C. CLAUS: Studien über Polypen und Quallen der Adria. I. Acalephen (Discomedusen) mit 11 Taf. Wien 1877.
2. C. CLAUS: Untersuchungen über die Organisation und Entwicklung der Medusen. Prag, Leipzig 1883.
3. C. CLAUS: Über die Entwicklung des *Scyphostoma* von *Cotylorhiza*, *Aurelia* und *Chrysaora*, etc. I. Arb. d. zool. Inst. d. Univ. Wien u. d. zool. Station in Triest, Bd. IX, 1891.
4. C. CLAUS: Über die Entwicklung des *Scyphostoma* von *Cotylorhiza*, *Aurelia* und *Chrysaora* etc. II. Arb. d. zool. Inst. d. Univ. Wien u. d. zool. Station in Triest, Bd. X, 1893.
5. O. FRIEDEMANN: Untersuchungen über die postembryonale Entwicklung von *Aurelia aurita*. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 71, 1902.
6. A. GOETTE: Entwicklungsgeschichte der *Aurelia aurita* und *Cotylorhiza tuberculata*. Hamburg und Leipzig 1887.
7. A. GOETTE: Vergleichende Entwicklungsgeschichte von *Pelagia noctiluca* Pér. Zeitschr. f. wiss. Zoologie, Bd. 55, 1893.
8. A. GOETTE: Einiges über die Entwicklung der Scyphopolypen. Zeitschr. f. wiss. Zoologie, Bd. 63, 1898.
9. A. GOETTE: Wie man Entwicklungsgeschichte schreibt. Zool. Anzeiger, Bd. 33, 1900.
10. E. HAECKEL: Metagenesis und Hypogenesis von *Aurelia aurita*. Jena 1881.
11. W. HEIN: Untersuchungen über die Entwicklung von *Aurelia aurita*. Zeitschr. f. wiss. Zoologie, Bd. 67, 1900.
12. W. HEIN: Untersuchungen über die Entwicklung von *Cotylorhiza tuberculata*. Zeitschr. f. wiss. Zoologie, Bd. 73, 1903.
13. J. HYDE: Entwicklungsgeschichte einiger Scyphomedusen. Zeitschr. f. wiss. Zoologie, Bd. 58, 1894.
14. A. KOWALEWSKY: Beobachtungen über die Entwicklung der *Coelenteraten*. Mitt. d. k. Gesellsch. d. Liebhaber d. Nat. etc., Bd. X, 1874 (russisch).

Tafelerklärung.

Alle Abbildungen sind mit Hilfe des ZEISS'schen (ABBESchen) Zeichenapparates angefertigt. Beobachtet wurde am Mikroskop der Firma E. LEITZ, Wetzlar. Sämtliche Figuren beziehen sich auf Larven von *Chrysaora*.

Taf. I.

- Fig. 1. Längsschnitt durch eine junge Larve von *Chrysaora*, die sich an der Ulva festgesetzt hat. Der Stiel ist schon gebildet; der Mund ist noch nicht durchbrochen. Gez. nach LEITZ Okul. 4, Obj. 5. Arbeitstischhöhe.
- Fig. 2—4. Längsschnitte durch eine Larve, welche eben den Mund gebildet hat. Es sind drei nacheinander liegende Schnitte. Gezeichnet nach LEITZ Okul. 4, Obj. 5.
- Fig. 5. Längsschnitt durch eine Larve mit bereits gebildetem Mund. Gez. nach LEITZ Okul. 4, Obj. 5.
- Fig. 6. Querschnitt durch die obere Hälfte der Larve. Im Entoderm noch keine Falten. Gez. nach LEITZ Okul. 4, Obj. 5.
- Fig. 7. Längsschnitt durch eine viertentaklige Larve. Gez. nach LEITZ Okul. 4, Obj. 5.
- Fig. 8. Querschnitt durch eine viertentaklige Larve. Die Taeniolen sind schon angelegt. Gez. nach LEITZ Okul. 4, Obj. 5.
- Fig. 9. Teil eines Längsschnittes einer achttentakligen Larve, die Taeniolen, den Muskel und den Peristomtrichter zeigend. Gez. nach LEITZ Okul. 4, Obj. 3.
- Fig. 10. Querschnitt durch den Taeniolenwulst. Im Inneren der Taeniolenmuskel. Gez. nach LEITZ Okul. 4, Obj. 5.
- Fig. 11. Querschnitt durch den Taeniolenwulst. Im Taeniolenmuskel ist das Lumen deutlich sichtbar. Gez. nach LEITZ Okul. 4, Obj. 5.
- Fig. 12. Längsschnitt. Anfangsstadium der Peristomtrichterbildung an einer viertentakligen Larve. Gez. nach LEITZ Okul. 4, Obj. 5.
- Fig. 13. Längsschnitt durch eine junge Knospe. Gez. nach LEITZ Okul. 1, Obj. 5.
- Fig. 14. Ein Teil des Längsschnittes einer viertentakligen Knospe. Die Proboscis mit den ektodermalen Muskelfasern. Gez. nach LEITZ Okul. 4, Obj. 5.

Tafel II.

- Fig. 1. Längsschnitt durch eine achttentaklige Larve im Kontraktionszustande. Gez. nach LEITZ Okul. 4, Obj. 5.
- Fig. 2. Längsschnitt durch eine achttentaklige Larve die Richtung der Muskelfasern zeigend. Gez. nach LEITZ Okul. 4, Obj. 5.

Fig. 3. Längsschnitt durch die Planula. Das Entoderm fängt sich an zu differenzieren.
Gez. nach LEITZ Okul. 4, Obj. 7.

Allgemein gültige Bezeichnungen.

- P*, Proboscis.
- PR*, Peristomtrichter.
- PS*, Sphinkter der Proboscis.
- T*, Tentakel.
- TN*, Taeniole.
- TM*, Taeniolenmuskel.
- TM_n*, Tentakeimuskel.

Das Rückengefäß der Mallophagen.

Von
Leopold Fulmek.

(Mit 2 Tafeln.)

Historische Einleitung.¹⁾

Seit MALPIGHI das längs des Rückens der Insekten hinziehende Gefäß bei *Bombyx mori* entdeckt und als große Pulsader beschrieben hatte, begnügten sich die nächsten Autoren, ihr Vorhandensein bei den übrigen Insektengruppen festzustellen. Während aber MALPIGHI selbst und SWAMMERDAM sich bereits eine ziemlich richtige Vorstellung von dem Kreislaufsystem der Insekten gebildet hatten, wurde diese wieder fallen gelassen und spätere Forscher, wie

¹⁾ Berücksichtigte Literatur: MALPIGHI, Dissertatio de bombyce. London 1669. — CUVIER, Sur la manière, dont se fait la nutrition dans les Insectes, in Mém. de la soc. d'hist. nat. de Paris 1798, Tom. VII. — J. MÜLLER, Dissertatio de vase dorsali Insectorum. Berol. 1816. — HEROLD, Über das Rückengefäß der Insekten. Marburg 1824. — C. G. CARUS, Die Entwicklung eines einfachen, vom Herzen aus beschleunigten Blutkreislaufes in den Larven netzflügliger Insekten. Leipzig 1827. — STRAUS-DÜRKHEIM, Considérations générales sur l'anatomie comparée des animaux articulés, etc. Paris 1828. — TYRELL, In Philosophical Transactions. 1835, p. 317. — BURMEISTER, Handbuch der Entomologie. Bd. I, S. 164 und 436. Berlin 1838. — DUFOUR, Études anatomiques et physiologiques sur une Mouche etc. Annal. de sc. nat. Zool. 1841, Sér. 2, Tom. XVI. — WEDL, Über das Herz von Menopon pallidum. Sitzber. d. kais. Akad. d. Wiss. Wien 1855, Bd. XVII. (Auch französisch: Sur la circulation chez le Menopon pallidum, in l'Institut. Tom. XII, Nr. 1140.) — LEYDIG, Lehrbuch der Histologie des Menschen und der Tiere. Frankfurt a. M. 1857, S. 443. — P. KRAMER, Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Gattung Philopterus. Zeitschr. f. wiss. Zool. 1869, Bd. XIX. — GIEBEL, Insecta epizoa, Die auf Säugetieren und Vögeln schmarotzenden Insekten; nach Ch. L. NITZSCH' Nachlaß bearbeitet. Leipzig 1874. — PIAGET, Les Pédiclines. Leyden 1880, Suppl. 1885. — F. GROSSE, Beiträge zur Kenntnis der Mallophagen. Zeitschr. f. wiss. Zool. 1885, Bd. XLII. — SNODGRASS, The Anatomy of the Mallophaga. Contr. Hopk. Seaside Labor. Calif. Acad. of Sc. 1899, Vol. VI, Nr. 19. — FULMEK, Beiträge zur Kenntnis des Herzens der Mallophagen. Zool. Anz. 1905, Bd. XXIX.

RÉAUMUR, DE GEER, LYONET und CUVIER, haben das Rückengefäß der Insekten als ein allseitig geschlossenes Gefäß beschrieben, das einfach als Behälter für die Ernährungsflüssigkeit dienen sollte, welche lediglich auf osmotischem Wege die Wand des Behälters passiere. In der Folge gelang es erst CARUS, die „Saftbewegung“ nicht bloß im Rückengefäß, sondern auch in den übrigen Teilen des Leibes neuerdings zu entdecken und STRAUS-DÜRKHEIM hat den Bau des Rückengefäßes richtig erkannt. Aber noch im Jahre 1841 bestreitet DUFOUR den Blutkreislauf bei den Insekten, obwohl schon BURMEISTER, TYRELL u. a. vor ihm denselben direkt beobachtet hatten, und sieht das Rückengefäß als Sekretionsorgan ohne Öffnungen an, wobei er sich auf CUVIER beruft, der dem Vas dorsale der Insekten weder den Namen noch die Funktion eines Herzens zukommen lassen wollte.

Kein Wunder, wenn unter solchen Anschauungen die Angaben über das schwerer zu beobachtende Rückengefäß der Mallophagen erst in späte Zeit fallen. Irrtümlicherweise haben frühere Autoren die rhythmischen Bewegungen des leicht bemerkbaren Kropfes für die Kontraktionen des Herzens gehalten. Die erste ausführliche Beschreibung des eigentlichen Rückengefäßes der Mallophagen aber verdanken wir WEDL (1855). Wenn auch LEYDIG zwei Jahre später in seinem Lehrbuch der Histologie ziemlich ablehnend WEDLS Befunden entgegentritt und eine viel naturgemäßere Abbildung der von WEDL untersuchten Form (*Menopon pallidum*) bringt, so gebührt doch diesem das Erstrecht, das für die Mallophagen typische Verhältnis erkannt zu haben.

Nach WEDLS Angaben ist bei *Menopon pallidum* als Herz, d. i. als eigentlicher Herd der Kontraktionen, allein der hinterste Abschnitt des Rückengefäßes anzusehen. Es liegt in der Mitte des achten Segmentes, zu beiden Seiten von je einer „feinen Molekülmasse“ in Form eines Kugelsegmentes besetzt, welche LEYDIG den zelligen Gebilden längs des Rückengefäßes von *Corethra* für homolog erachtet. WEDL hat ferner ein hinteres „Venenpaar“ beschrieben, das LEYDIG richtig als Flügelmuskeln erkannte; auch sind von letzterem zwei Paare von Spaltöffnungen am Herzen konstatiert worden. Auf WEDLS weitere Daten über „Papillarmuskeln“, Blutflüssigkeit und Herztätigkeit wird in der vorliegenden Arbeit an geeigneter Stelle Bezug genommen werden. Nach vorne setzt sich das Herz in eine Aorta fort, an deren Innenseite WEDL Klappen zu bemerken glaubte.¹⁾

¹⁾ WEDL hat auch andere Formen, wie *Lipeurus variabilis*, *Goniodes colchici* und *Docophorus atratus* in den Kreis seiner Beobachtung gezogen, mußte aber hier

Wir können also bereits für das typische Verhalten folgenden Satz formulieren: „Am Rückengefäß der Mallophagen lassen sich zwei Abschnitte deutlich unterscheiden 1. der hintere, welcher allein mit Ostien versehen als der eigentliche Pumpapparat anzusprechen ist, das Herz, 2. der vordere, gefäßartige Abschnitt, welcher keine Spalten besitzt, die Aorta.“

WEDLS und LEYDIGS Bilder sind die einzigen, welche bisher vom Herzen der Mallophagen in der Literatur gegeben worden sind. Unter den späteren Autoren, welche sich mit der Anatomie dieser Tiere beschäftigt haben, ist nur KRAMER hervorzuheben, der in seinen „Beiträgen zur Anatomie und Physiologie der Gattung *Philopterus*“ eine ausführliche Beschreibung des Rückengefäßes von *Lipeurus jejunos* gibt. Nach diesem Autor pflanzt sich die pulsierende Bewegung vom Herzen, das mit nur vier Öffnungen zum Eintritt der sehr wenig zahlreichen Blutkörperchen und der Blutflüssigkeit versehen ist, noch bis etwa über die Mitte der Aorta nach vorne fort. Die Flügelmuskeln sind auf ein geringstes Maß reduziert und bilden nur an dem hintersten Ende des Rückengefäßes ein völlig lockeres Geflecht. Sie sitzen mit gabelig geteiltem Ende an der Herzwand, welche hie und da helle Kerne bemerken läßt.

KRAMERS Nachfolger, GIEBEL, PIAGET, GROSSE u. a., begnügen sich, auf ihre Vorgänger zu verweisen. Auch der letzte Untersucher, SNODGRASS, zitiert in seiner Arbeit über die Anatomie der Mallophagen in dem Abschnitt „The dorsal vessel“ pag. 173—175 die Angaben WEDLS und KRAMERS und stellt die voneinander etwas abweichenden Befunde der beiden Autoren ohne eigene eingehende Studien, entsprechend den beiden Subordines *Amblycera* und *Ischnocera* (KELLOGG¹), einander gegenüber.

In allen neueren Arbeiten also ist das Rückengefäß der Mallophagen stets mit wenigen Worten abgehandelt worden, wofür hauptsächlich die Schwierigkeit der Beobachtung verantwortlich gemacht

wegen der Schwierigkeiten der Beobachtung auf nähere Einzelheiten verzichten und sich mit der Bestätigung ähnlicher Verhältnisse wie bei *Menopon* begnügen.

¹) Die gegenwärtige Gruppierung der Mallophagen gestaltet sich in folgender Weise:

Ordo: Mallophaga.

1. Subordo: Ischnocera.
 1. Fam.: Philopteridae.
 2. Fam.: Trichodeetidae.
2. Subordo: Amblycera.
 1. Fam.: Liotheidae.
 2. Fam.: Gyropidae.

wird. Dieser Umstand veranlaßte mich, auf Anraten meines Lehrers Prof. Dr. K. GROBBEN die Untersuchung des Rückengefäßes der Mallophagen zu übernehmen und ich möchte gleich an dieser Stelle den vorzüglichsten Dank meinem hochverehrten Lehrer aussprechen für das Wohlwollen und die Aufmunterung, ohne die ich mich an eine anfangs so aussichtslos scheinende Aufgabe nicht herangewagt haben würde. Gleichzeitig fühle ich die angenehme Pflicht Herrn Prof. Dr. TH. PINTNER zu danken, dessen umsichtige Fürsorge mir Material zu beschaffen ermöglichte und die notwendige Literatur zur Verfügung stellte.

Material und Untersuchungsmethode.

Zur einleitenden Orientierung über die Morphologie der Mallophagen dienten mir einige Präparate, welche mir Herr Privatdozent Dr. F. WERNER in liebenswürdigster Weise zur Verfügung stellte. Zu meinen eigentlichen Untersuchungen verwendete ich jedoch nur lebendes Material, da bei konservierten Tieren in toto über feinere Strukturen höchst spärliche und nur sehr unklare Aufschlüsse zu erhalten sind. So kamen im Verlaufe meiner Arbeit *Goniocotes compar*, *Lipeurus baculus* und ein *Nirmus* sp. von der Hausstaube (*Columba livia*), *Lipeurus jejunos* von der Haugans (*Anser anser*) *Gyropus gracilis* und *G. ovalis* vom Meerschweinchen (*Cavia cobaya*), *Menopon pallidum* vom Haushuhn (*Gallus domesticus*) und *Trichodectes subrostratus* von der Hauskatze (*Felis maniculata domestica*) zur Beobachtung. Gleich hier möchte ich nicht versäumen, auf das Mißverhältnis in der Zahl der mir zur Verfügung gewesenen Vertreter beider Subordines der Mallophagen hinzuweisen, indem vier der von mir untersuchten Gattungen — *Trichodectes*, *Goniocotes*, *Lipeurus* und *Nirmus* — den Ischnocera und nur zwei — *Menopon* und *Gyropus* — den Amblycera angehören. Insbesondere für die Unterordnung der Amblycera dürfte deshalb eine Verallgemeinerung meiner Ergebnisse erst von weiteren Untersuchungen abhängig sein.

Ich habe die Tiere durchwegs trocken auf dem Objektträger unter einem mit Wachsfüßchen gestützten Deckgläschen untersucht. So konnte ich an warmen Sommertagen die zu beobachtenden Tiere zwei bis drei Tage lebend unterm Deckgläschen erhalten. Aufhellende Mittel (Glyzerin, Terpentin, Nelkenöl), wie sie WEDL bei lebenden Tieren empfiehlt, haben keine befriedigenden Bilder geliefert, da bei der durch sie erzeugten gleichmäßigen Helligkeit das Körperhafte der einzelnen Organe sowie ihre Grenzen verschwinden und der Fettkörper, der bei reichlicher Entwicklung

die Beobachtung des Herzens geradezu unmöglich macht, dennoch nicht in der erwünschten Weise durchsichtig wird. Schließlich hindert oft der dunkle Inhalt des Enddarmes (besonders der Rektalampulle) für längere Zeit den Durchblick. Die schiefe Beleuchtung durch Spiegelverstellung leistet zuweilen für die körperliche Anschauung wesentliche Dienste. Dennoch ist die Untersuchung eine ziemlich langwierige und es werden manche Fragen, die ich unbeantwortet lassen mußte, noch einer späteren Untersuchung zur Beantwortung vorbehalten sein. Was ich am konservierten Material und an Schnitten erzielte, darauf komme ich im histologischen Teile meiner Arbeit zu sprechen.

Die Ergebnisse der Arbeit.

A. Morphologie.

1. Das Herz.¹⁾

Wie bereits erwähnt, lassen sich am Rückengefäß der Mallophagen zwei besondere Abschnitte deutlich unterscheiden, der hinten gelegene sackartig erweiterte, allein mit Spaltöffnungen versehene Teil, den ich dem allgemeinen Sprachgebrauch gemäß als Herz bezeichne, und der vom Herzen aus nach vorn ziehende, röhrenartige, spaltenlose Abschnitt, die Aorta. Das Herz liegt dorsal vom Darm, hinter der Rektalampulle, hart unter der Chitindecke im drittletzten, beim Männchen mancher Formen im vorletzten Segment; es ist in der Regel dasjenige Segment, welches das letzte Stigmenpaar trägt.²⁾ Das hintere Ende des Herzens hat also die Lage, wie sie für die übrigen Insekten angegeben wird. Während aber bei den

¹⁾ Berücksichtigte Literatur: Außer WEDL, LEYDIG, KRAMER, SNODGRASS noch: V. GRABER, Über den propulsatorischen Apparat der Insekten. Arch. f. mikr. Anat. 1873, Bd. IX. — LANG, Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der wirbellosen Tiere. Jena 1894. — K. C. SCHNEIDER, Lehrbuch der vergleichenden Histologie. Jena 1902. — POPOVICI-BAZNOŞANU, Beiträge zur Kenntnis des Zirkulationssystems der Insekten. Jen. Zeitschr. f. Naturwissensch. 1905, Bd. XL.

²⁾ ENDERLEIN zählt das letzte stigmentragende Segment bei den Mallophagen als achttes, obwohl nach seinen eigenen Angaben die erste Bauchplatte stets fehlt und die erste Rückenplatte nur in seltenen Fällen (häufiger bei Jugendformen) vorhanden ist. Es würde aber zu einer unnötigen Konfusion führen, diese Zählung beizubehalten, da sie nach dem tatsächlichen Verhältnis beim ausgebildeten Tier nicht in Rechnung gezogen werden kann. Ich zähle die Segmente, wie sie beim ausgebildeten Tier zu erkennen sind und das Herzsegment in der Regel als siebentes. Vergl. ENDERLEIN, Über die Morphologie, Gruppierung und systematische Stellung der Corrodentien. Zool. Anz. 1903, Bd. XXVI; auch HEYMANS, Der morphologische Bau des Insektenabdomens. Zool. Zentralbl. 1899, VI. Jahrg.

Apterygogenea das Herz mit seinem Vorderende sich bis ins letzte, sogar noch bis ins vorletzte Thorakalsegment, bei den Insekten in den meisten Fällen bis ins erste Abdominalsegment erstreckt, erscheint es bei den Mallophagen sehr verkürzt und überschreitet im allgemeinen nie die Länge des Segmentes. in welchem es gefunden wird.

Bei *Lipeurus baculus*, der häufigsten Mallophagenform auf der Haustaube, liegt das Herz im drittletzten (siebenten) Abdominalsegment, stets in der für diese Form charakteristischen Lagerung asymmetrisch nach links mit seinem Vorderende verschoben (Taf. I. Fig. 1). Diese Lage scheint durch die hier verhältnismäßig viel Raum beanspruchende Rektalampulle bedingt zu sein; bei jungen Tieren ist die seitliche Verdrängung noch nicht so stark ausgeprägt. Das Herz ist vor dem medianen Winkel der vordersten linken Spaltöffnung dorsal nahe der Segmentgrenze des sechsten und siebenten Segmentes an der Körperdecke befestigt (Taf. I, Fig. 3a). Das Herz hat die Form eines langgestreckten Sackes und erreicht die größte Längenausdehnung unter allen von mir beobachteten Mallophagenformen, indem es in schiefer Richtung das Segment durchziehend dessen ganze Länge einnimmt.

Von ähnlicher Lagerung und Ausdehnung fand ich das Herz nur noch bei einem leider nicht näher bestimmbar *Nirmus sp.*; doch ist hier die Verdrängung des Herzens nach der Seite nur ein Ausnahmefall, während seine Längsausdehnung in der Regel, wie auch bei den folgenden Formen, streng mit der Medianlinie des Tieres zusammenfällt. Das Herz liegt bei dem *Nirmus sp.* seiner Hauptausdehnung nach im siebenten Segment, reicht aber mit seinem Hinterende ein wenig noch ins achte Segment hinein.

Im Gegensatze zu den beiden erwähnten Formen erscheint das Herz der übrigen Mallophagen als kurzes, eiförmiges Säckchen (Taf. II. Fig. 4, 5), das sich ziemlich plötzlich nach vorne in die Aorta verengt. Es liegt in dem das letzte Stigmenpaar tragenden Segment, welches, wie bereits erwähnt, am erwachsenen Tier das siebente ist. Bei *Menopon pallidum* liegt das Herz im achten Segment. Beim Männchen von *Goniocotes compar*, dessen Hinterleib in eigentümlicher Art verkürzt erscheint, liegt das Herz mit seiner hinteren Hälfte zwar in dem sehr schmalen siebenten Segment, ragt aber zur Hälfte noch in das vorhergehende (sechste) Segment hinein. Gewöhnlich fallen Hinterende des Herzens und Segmentgrenze zusammen; aber nicht selten ragt jenes noch in das nächstfolgende Segment hinein.

An seinem Hinterende ist das Herz blindgeschlossen und bei den meisten Formen durch ein terminales Band, wie ein solches schon WEDL am Herzen von *Menopon pallidum* erkannt hat, an der Grenze der siebenten und achten Rückenschiene befestigt. Diese Verbindung ist stets sehr kurz und nur in vereinzelt Fällen gelang es mir noch, einzelne muskulöse Elemente darin zu erkennen (so bei *Gyropus ovalis*). Bei *Lipeurus baculus* sah ich am Hinterende des Herzens kein Aufhängeband. Vielmehr ist das Herz in einer breiten Zone, welche entsprechend der asymmetrischen Lage des Herzens schräg durch das Segment nach links vorne zieht, mit der Rückenschiene verwachsen (Taf. I. Fig. 3a).

An dieser Stelle möchte ich auch einige Worte über WEDLS „Papillarmuskeln“ am Herzen von *Menopon pallidum* hinzufügen. LEYDIG hat sie in seiner Abbildung ebenfalls gezeichnet, tut aber ihrer keine Erwähnung. WEDL spricht sogar von einigen Reihen solcher Papillarmuskeln. Tatsächlich sind Elemente vorhanden, welche den in WEDLS Zeichnungen wiedergegebenen Eindruck machen; nur sind sie unschwer als die dunklen Grenzlinien zu erkennen, welche die einzelnen Ringmuskeln des Herzens voneinander trennen (Taf. II, Fig. 4) und allerdings in zwei sich kreuzenden Liniensystemen erscheinen, nämlich solchen, die nach der ventralen Hälfte, und solchen, die nach der dorsalen Hälfte um den Herzschlauch herumlaufen. Diese beiden Liniensysteme verschieben sich infolge der Kontraktionen der Ringmuskulatur in der Weise, daß die von WEDL beschriebene Bewegung zustande kommt.

Das Herz von *Menopon* bietet in seiner ganzen Erscheinung insofern eine Abweichung von dem aller übrigen untersuchten Formen, als an beiden Seiten des kurzen, sackförmigen Herzens je eine körnige Zellmasse von der Form eines Kugelsegmentes ansitzt, die infolge der innigen Verbindung mit der Herzwand die Bewegungen derselben mitmacht. Näheres über diese eigenartigen Gebilde wird später an geeigneter Stelle gebracht. Vor allem aber möchte ich hier der Vermutung Raum geben, ob das eben beschriebene Bild des Herzens von *Menopon* sich bei mehreren Gattungen der Familie der Liotheiden finden dürfte, eine Vermutung, die mir eine flüchtige Skizze vom Herzen eines Mallophagen, den ich an der zoologischen Station in Triest zu untersuchen Gelegenheit hatte, nahegelegt; das in Frage stehende Tier war ein Liotheid, aber kein *Menopon*. Diese Anmerkung würde auch für SNODGRASS' Ansicht mit gewisser Einschränkung sprechen, daß die Familie der Liotheiden in bezug auf die Bildung des Herzens sich von den Ischnocera unterscheidet.

Die Gyropiden aber müssen ausgeschlossen werden, da ich bei diesen derartige Bildungen am Herzen vermisste (Taf. II. Fig. 5). Sie zeigen vielmehr die größte Übereinstimmung mit den mir bekannten Phlopteriden; nur konnte ich bei ihnen nie die später zu beschreibenden Perikardialzellen konstatieren.

Die Zahl der Spaltöffnungen (Ostien) am Herzen der Mallophagen ist auf zwei bis drei Paare beschränkt. WEDL und KRAMER sprechen bei den von ihnen untersuchten Formen nur von zwei Paar Spaltöffnungen. Ich aber kann den bisherigen Angaben hinzufügen, daß ich bei *Lipeurus baculus* und dem erwähnten *Nirmus sp.* drei Spaltenpaare fand (Taf. II. Fig. 1).¹⁾ Diese beiden letzteren Formen sind auch, wie angedeutet, durch das langgestreckte Herz allen übrigen Formen gegenüber gekennzeichnet. Die übrigen von mir untersuchten Mallophagen (*Goniocotes compar*, *Lipeurus jejunos*, *Menopon*, *Trichodectes*) besitzen nur zwei Spaltenpaare. Die Spaltöffnungen liegen in der Regel genau lateral, so daß sie stets im optischen Längsschnitt des Herzens erscheinen; nur bei *Gyropus gracilis* (Taf. II. Fig. 5) liegen die hinteren Spalten auf der Ventralseite, die vorderen auf der Dorsalseite des Herzschlauches. Bei *Lipeurus baculus* liegt die vorderste Spalte der linken Seite zum größten Teil ihrer Ausdehnung auf der Dorsalseite, die der rechten Seite auf der Ventralseite des Herzens, was auf eine Drehung des Vorderendes hinweist. Im allgemeinen sind die Spaltöffnungen senkrecht zur Längsrichtung des Herzens orientiert; bei *Gyropus* hingegen konvergieren die vorderen Spalten medianwärts nach vorne, die hintere medianwärts nach hinten. Bei den Arten mit drei Spaltenpaaren neigen die Spalten untereinander medianwärts zusammen.

Auf den ersten Blick ist an jedem Lippenrande der Spaltöffnung je ein deutlich vorspringender Kern zu erkennen, so daß man sagen könnte: Ostien mit kernhaltigen Klappen. Eigentliche Klappen, wie man sie am Arthropodenherzen sonst kennt, sehe ich aber hier nicht. An jedem Spaltenrand schlägt sich vielmehr die Herzwand ein wenig gegen das Lumen zu in einer Falte nach innen ein, wodurch der in der Ringmuskulatur des Herzens der Öffnung zunächst liegende Kern mit gegen das Lumen des Herzens vorgezogen erscheint. Dadurch erscheint die Spaltöffnung in der Flächenansicht

¹⁾ PROWAZEK hat in seiner Arbeit „Studien über Säugetiertrypanosomen“ bei dem als Zwischenwirt beschriebenen *Haematopinus spinulosus* aus der nahe verwandten Gruppe der Siphunculaten ebenfalls drei wulstförmige Spaltenpaare für das Herz dieser Form angegeben. PROWAZEK, Studien über Säugetiertrypanosomen. Arb. a. d. kais. Gesundheitsamt. Berlin 1905, Bd. XXII.

von zwei Lippen mit je einem Kern in deren Mitte begrenzt. Keineswegs aber springen diese Falten so weit ins Herzlumen ein, daß ihre freien Kanten wie besondere Semilunarklappen fungieren würden; vielmehr reichen die eingeschlagenen Ränder eben hin, um bei der Kontraktion der Ringfasern des Herzens und dem dabei erfolgenden Blutdruck von innen her fest gegeneinander gepreßt zu werden und so einen dichten Verschuß zu bilden. Gegen die Aorta zu, wo sich bei andern Insekten Klappeneinrichtungen (nach Ansicht POPOVICI-BAZNOŞANUS Reste geschlossener Spaltöffnungen) finden können, fehlen hier solche und es bewirken die ausgiebigen Kontraktionen der Aortenwurzel den vollständigen Abschluß gegen das Herz.

Exkretorische Zellen an den Lippenrändern, wie sie zuweilen für Insekten angegeben werden, habe ich nicht gefunden. Überhaupt sind am Herzschlauch außer den Ostien keinerlei Differenzierungen zu bemerken. Was die Größenverhältnisse betrifft, hat WEDL bei *Menopon pallidum* Messungen vorgenommen und folgende Werte gefunden:

Länge des Herzens: $100\mu = \frac{1}{20}$ der Tierlänge.

Querer Durchmesser bei der Systole: 54μ .

„ „ „ „ Diastole: 75μ .

Dicke des parenchymatösen Teiles: $14-16\mu$.

Um aus Eigenem auch einen Beitrag zu liefern, gebe ich für *Lipeurus baculus* und *Goniocotes compar* folgende Daten¹⁾:

	<i>Lipeurus baculus</i>	<i>Goniocotes compar</i>
Länge des Herzsegmentes	100 μ	57 μ
Länge des Herzens	110 „	62 „
Durchmesser des Herzens bei der Systole	32 „	24 „
„ „ „ „ „ Diastole	55 „	38 „
Durchmesser der Aorta klauffend	15 „	9 „
Durchmesser der Perikardialzellen	16 „	21 „
Dicke der Malpighischen Gefäße	13 „	10 „

2. Die Aorta.²⁾

Gegen vorne verengt sich das kurze, sackförmige Herz ziemlich plötzlich in die Aorta (Taf. II, Fig. 4. 5); bei den Formen mit

¹⁾ Diese Messungen haben, da sie am lebenden Objekt vorgenommen werden mußten, nur Näherungswert, welcher das gegenseitige Größenverhältnis der einzelnen Teile zum Ausdruck bringen soll.

²⁾ Berücksichtigte Literatur: Außer KRAMER und GROSSE noch L. LANDOIS, Untersuchungen über die auf dem Menschen schmarotzenden Pediculinen. III. Zeitschr. f. w. Zool. 1865, Bd. XV. — G. R. TREVIRANUS, Über das Herz der Insekten, dessen

langgestrecktem Herzen ist die Übergangsstelle des Herzens in die Aorta nicht so scharf markiert, zumal da Klappen am Eingang in die Aorta fehlen.¹⁾ Als ein nahezu zylindrisches Rohr zieht die Aorta nach vorne durch das Abdomen und den Thorax bis zum Hinterkopf, wo sie wahrscheinlich, wie dies von andern Insekten bekannt ist, hinter dem Gehirnganglion frei mündet. Mir ist es nie gelungen, die vordere Mündungsstelle der Aorta zu sehen; es kostet Mühe genug, die Aorta durch den Thorax hindurch in ihrem Verlauf zu verfolgen, weil die seitlichen Fettkörperlappen gegen vorne immer näher in der Medianlinie einander gegenübertreten, so daß sie im Thorax die Aorta oft ganz verdecken. Einzelne muskulöse (?) Aufhängefäden (Taf. I, Fig. 4) setzten sich an der Wand der Aorta an und ziehen bei ihrer Kontraktion die Aorta aus ihrer medianen Verlaufsrichtung seitlich bald links, bald rechts hin weit hinaus, so daß am Gefäß zeitweise Knickungen auftreten.²⁾ Muskulöse Elemente, die dem Perikardialseptum der übrigen Insekten entsprechen, sind nur auf den hintersten Abschnitt, das eigentliche Herz beschränkt, so daß die Aorta auch Verschiebungen durch die Bewegung anderer Organe (Darm, Malpighische Gefäße, Geschlechtsdrüse) ausgesetzt ist. Nur im Thorax, wo den hindurchziehenden Organen wenig Spielraum geboten ist, verläuft die Aorta streng median über dem Ösophagus.

An dieser Stelle möchte ich die oft erwähnte Verbindung des Rückengefäßes mit den Keimstöcken nicht übergehen. In der Tat existiert eine solche Verbindung, wie schon GROSSE richtig bemerkte, nicht. Der Endfaden der Keimdrüsen, der nach KRAMERS und dessen Vorgänger Angaben am Rückengefäß sich inserieren soll, baut sich nach J. GROSS' neuesten Untersuchungen, die ich aus eigener Anschauung bestätige, aus einer einfachen Reihe quer-gestellter Zellen auf, welche den Epithelzellen der Endkammer der Keimdrüse homolog sind, und inseriert sich an der Körperwand.

Verbindung mit den Eierstöcken und ein Bauchgefäß der Lepidopteren. Zeitschr. f. Physiol. von TIEDEMANN und TREVIRANUS 1831, Bd. IV. — J. GROSS, Untersuchungen über die Ovarien von Mallophagen und Pediculiden. Zool. Jahrb. 1905, Bd. XXII.

¹⁾ Ich mache darauf aufmerksam, daß an der Übergangsstelle des Herzens in die Aorta ventral Muskelzüge des ersten Flügelmuskelpaares sich inserieren, welche bei ihrer Kontraktion die Herzwand faltenartig nach vorne ziehen und so bei der Daraufricht eine Klappe vortäuschen.

²⁾ Bei *Lipceurus baculus* und *Trichodectes* sah ich häufig scharfe Knickungen im Verlauf der Aorta (Taf. II, Fig. 2), ohne an solchen Stellen seitliche Aufhängefäden zu bemerken.

3. Die Flügelmuskulatur des Rückengefäßes.¹⁾

Von der Muskulatur, welche außen am Rückengefäß sich inseriert, sagt KRAMER, daß sie auf ein geringstes Maß reduziert und nur auf den hintersten Abschnitt — das Herz — beschränkt ist. Letzteres entspricht vollkommen dem Tatbestand. Daß aber die Muskelfäden auch hier, um den hinteren Endabschnitt des Rückengefäßes nur „ein völlig lockeres Geflecht“ bilden, diesem Zusatz kann ich nicht völlig beipflichten. Ich habe bei *Lipeurus baculus* alle Muskelfäden gezeichnet, welche bei genauerer Beobachtung zu erkennen sind (Taf. I, Fig. 2). Es sind in der Regel drei Paar quergestreifter Seitenmuskeln (Flügelmuskeln) vorhanden, die sich in zahlreiche Äste aufspaltend an der Herzwand festsetzen. Mit ihrem Stammteile, der besonders leicht die Querstreifung erkennen läßt, ziehen sie gegen die Seiten der Körperwand, an der sie meist in der Nähe der Segmentgrenzen ansitzen. Flügelmuskeln im Sinne GRABERS²⁾ sind es wenigstens teilweise nicht; denn sie setzen sich zum Teil direkt an die Herzwand an und man kann bei der Diastole sehr leicht die Zipfel beobachten, in welche die Herzwand an den Insertionsstellen der Muskeläste bei deren Kontraktion vorgezogen wird. Im Detail kann ich noch folgendes berichten: das vorderste der drei Paar Flügelmuskeln tritt an der Übergangsstelle des Herzens in die Aorta an das Rückengefäß heran und von den vielen Ästen, in welche sich sein Stamm aufspaltet, zieht ein Teil ventral vom Herzen zur Gegenseite hinüber, ein anderer Teil inseriert sich an der ventralen Mittellinie des Herzens, der übrige Teil der Äste setzt sich lateral an der Herzwand in der Gegend der vorderen Spaltöffnung (Taf. II, Fig. 1) an. Das zweite Paar Flügelmuskeln gabelt sich bei den Formen mit drei Spaltenpaaren über

¹⁾ Vergl. hierzu besonders KRAMER, GRABER, SCHNEIDER.

²⁾ GRABER vertritt nämlich auf Grund zahlreicher Beobachtungen die Ansicht, daß die Flügelmuskeln mit dem Herzen keine nähere Verbindung haben und daß sie lediglich das Perikardialseptum bildend, mit der Diastole des Herzens nicht im direkten Zusammenhang stehen; gegenüber der früheren Meinung, daß gerade die Flügelmuskeln die Dilatation des Herzens bewirken sollten, K. C. SCHNEIDER dagegen läßt die Flügelmuskeln direkt an die ventrale Herzwand als Dilatatoren herantreten. Nach POPOVICI-BAZNOŞANUS neuesten Befunden besteht zwar die Hauptfunktion der das Perikardialseptum bildenden Flügelmuskeln ganz im Sinne GRABERS in der rhythmischen Kompression der unter dem Herzen liegenden Organe, es setzen sich aber die Fibrillen auch direkt an die Adventitia des Herzens an und erleichtern dadurch die Erweiterung des Herzens. Man ist also zu einem Kompromiß der älteren mit der neueren Ansicht gekommen.

der zweiten Spaltöffnung (Taf. II, Fig. 1), bei den Formen mit nur zwei Spaltenpaaren hingegen sitzt es der Herzwand zwischen Vorder- und Hinterostium an (Taf. II, Fig. 4, 5). Bei *Menopon pallidum* ist ihr Stammteil wohl zu sehen, die Äste verschwinden aber unter den halbkugeligen Zellmassen zu beiden Seiten der Herzwand (Taf. II, Fig. 4). Bei den übrigen Formen liegen dorsal über ihrem Geflecht die perlschnurartig aneinander gereihten Perikardialzellen (Taf. I, Fig. 3, Taf. I. Fig. 1). Das dritte Paar der Flügelmuskeln gabelt sich über dem hinteren Ostium. Sein Stammteil entsendet auch einen Ast gegen die Perikardialzellenreihe, die an diesem mit ihrer letzten Zelle befestigt ist (Taf. I. Fig. 3m). An der vordersten Perikardialzelle setzt sich ein zweiter, kontraktiler Aufhängefaden (*f*) an.

Das Perikardialseptum ist bei genauerem Zusehen besonders deutlich bei *Lipeurus jejunos* zu erkennen (Taf. I, Fig. 5) und stellt sich hier als ein Geflecht äußerst feiner Fasern dar, welche von den Stammteilen der Flügelmuskeln ihren Ursprung nehmen. Anfangs nur bei *Lipeurus jejunos* darauf aufmerksam geworden, konnte ich dieses Geflecht feinsten Fasern auch bei *Lipeurus baculus* feststellen und ich zweifle kaum, daß es sich an gelungenen Präparaten auch bei den übrigen Formen nachweisen ließe.

Ein Ventraldiaphragma und ein dadurch bedingter Bauchsinus wurde an Schnitten nicht beobachtet.

4. Das Perikardialgewebe.¹⁾

Zum Perikardialgewebe zähle ich nach dem Vorgange GRABERS folgende gewebliche Differenzierungen: die Perikardialzellen und den Fettkörper.²⁾ Anhangsweise möchte ich den Teil des sich im Herzsegment verzweigenden Tracheennetzes und die Endabschnitte der Malpighischen Gefäße behandeln.

¹⁾ Berücksichtigte Literatur: Außer GRABER und GROSSE noch LEYDIG, Anatomisches und Histologisches über die Larve von *Corethra plumicornis*. Zeitschr. f. wiss. Zool. 1851, Bd. III. — A. KOWALEVSKY, Zum Verhalten des Rückengefäßes und des guirlandenförmigen Zellstranges der Musciden während der Metamorphose. Biol. Zentralbl. 1886, Bd. VI. — Derselbe, Ein Beitrag zur Kenntnis der Exkretionsorgane. Ibid. 1889, Bd. IX. — H. WIELOWIEJSKI, Über das Blutgewebe der Insekten. Zeitschr. f. wiss. Zool. 1886, Bd. XLIII. — C. SCHÄFFER, Beiträge zur Histologie der Insekten. I. Über Blutbildungsherde bei Insektenlarven. Zool. Jahrb. 1889, Bd. III.

²⁾ Über den Begriff der „eingesprengten Zellen“ GRABERS konnte ich nicht recht ins Klare kommen. Eine Abbildung dieser Zellen existiert nicht und die neueren Arbeiten über das Zirkulationssystem der Arthropoden sprechen über das Perikardialgewebe überhaupt nicht.

Die Perikardialzellen sind in zwei typisch voneinander verschiedenen Erscheinungsformen ausgebildet: entweder ist es zu beiden Seiten des Herzens und nur auf das Herzsegment allein beschränkt je eine Reihe perlchnurartig aneinandergereihter Zellen (Taf. II, Fig. 1), die durch ihre große, kugelförmige Gestalt besonders leicht auffallen (alle Ischnocera), oder es zeigt sich, wie bei *Menopon* z. B., je eine einheitliche Zellmasse mit mehreren Kernen, welche in Form eines Kugelsegmentes zu beiden Seiten der Herzwand direkt aufgelagert ist (Taf. II, Fig. 4). Auch GROSSES Bemerkung, die er gelegentlich der Beschreibung des Rückengefäßes von *Tetrophthalmus chilensis* (jetzt *Menopon titan*) gibt, möchte ich auf den letzterwähnten Typus beziehen; er sagt: „das Herz liegt dorsal vom Darm seitlich von starken Fettkörperwülsten begrenzt“.

Die Zahl der Zellen, welche die perlchnurartigen Stränge zu beiden Seiten bei den Ischnocera aufbauen, ist nicht immer konstant. Bei *Lipeurus* wurden meist sechs Zellen beobachtet, ebenso konnte ich bei den übrigen Formen häufig sechs Perikardialzellen auf jeder Seite des Herzens feststellen. Im allgemeinen geht ihre Zahl nicht unter vier jederseits herab. Bei frisch gehäuteten, jungen Tieren ist die Zahl eine beträchtlich größere. So sah ich z. B. bei einem *Nirmus* an Stelle der einfachen Stränge je eine Doppelreihe von mindestens sieben Zellen. In diesem Falle waren die Zellen bedeutend kleiner und ließen einen kleinen Kern deutlich erkennen.

In zytologischer Hinsicht stellen sich die Perikardialzellen der Ischnocera als große, kugelige Zellen dar. Jede Zelle zeigt einen, bisweilen zwei oder drei große, helle Kerne, meist von runder, weniger häufig länglicher oder in der Mitte verengter Gestalt. Daneben sind auch größere oder kleinere hellglänzende oder opake Einschlüsse zu bemerken, welche oft die Ansicht der Kerne verdecken. Es sind dies wahrscheinlich die dem Blut entnommenen aufgespeicherten Exkrete. Die Membran der Zellen ist deutlich als helle Linie zu unterscheiden. Von Tracheenumspinnungen ist keine Spur zu bemerken.

Bei *Menopon pallidum* finden wir statt der Perikardialzellenreihe zu beiden Seiten der Herzwand direkt aufgelagert je eine Zellmasse von der Form eines Kugelsegmentes. Schon LEYDIG vertritt die Ansicht, daß die von den übrigen Insekten her bekannten zellähnlichen Massen um das Herz bei *Menopon* „auf die paar Kugeln um die hinterste Kammer reduziert sind“. Ihr Inhalt ist ebenso granuliert wie jener der Perikardialzellen; auch kann man.

während WEDL keine „weiteren formellen Elemente“ an diesen Gebilden zu unterscheiden vermag, stets mehrere (3 bis 5) Kerne, zuweilen auch dunkle Einschlüsse wahrnehmen (Taf. II, Fig. 4). Eine helle Linie begrenzt als deutliche Membran diese Gebilde.

Wie in jedem Abdominalsegment, springt auch im Herzsegment von den Seitenwänden des Körpers je ein Fettkörperlappen gegen die Mitte vor, oft so weit, daß er die nähere Untersuchung des Herzens unmöglich macht.

Das Tracheensystem nimmt nur mit seinem hintersten Abschnitt an den das Herz umgebenden Geweben Anteil. Wie schon oben gesagt worden ist, liegt das letzte Stigma am Herzsegment. Der von hier aus in der dorsalen Körperhälfte medianwärts ziehende Stigmenast teilt sich, nachdem er vorher einen Ast (Hautast) gegen die Lateralwand des Körpers entsendet hat, in zwei Teile, von welchen der vordere als Anteil des großen seitlichen Längsstammes mit dem Stigmenast des vorhergehenden Segmentes Anschluß gewinnt, während der hintere Ast dorsal vom Muskelgeflecht des Herzens nach hinten zieht, hier den letzten Flügelmuskel des Herzens umfassend nach der Ventralseite umbiegt und in mehrere Äste sich teilend unter dem Herzen schief nach rechts vorn verläuft, um mit seinen Endverzweigungen die Rektalampulle zu umspinnen. An dem den letzten und vorletzten Stigmenast verbindenden Teil des Längsstammes ist in vielen Fällen eine kurze helle Strecke zu unterscheiden, in welcher der Chitinspiralfaden fehlt (Taf. II, Fig. 1); diese Stelle liegt ungefähr in der Höhe vor dem ersten Ostium, bisweilen noch im vorhergehenden Segment.

Auch die Endabschnitte von zwei (der vier bei den Mallophagen vorhandenen) Malpighischen Gefäßen sind zu beiden Seiten des Herzens gelagert. Von ihrer Einmündungsstelle in den Darm, welche etwas hinter der Körpermitte gelegen ist, ziehen sie nach hinten; fast bis zur hinteren Grenze des Herzsegmentes. Sie verlaufen zu beiden Seiten des Herzens mehr oder weniger demselben parallel und benachbart und finden entweder in der Nähe der hinteren Grenze des Herzsegmentes ihr Ende (wie bei *Gyropus*, Taf. II, Fig. 5), oder sie ziehen (bei den übrigen Formen) ventral vom Perikardialseptum neben dem Herzen hin und biegen zwischen dem zweiten und dritten Flügelmuskelpaar nach der Rückenfläche und nach vorne um, so daß ihr Endabschnitt meist knapp außerhalb und parallel der Perikardialzellenreihe zu liegen kommt.

5. Das Blut und die Blutkörperchen.¹⁾

Das Blut ist farblos und die verhältnismäßig großen, spindelförmigen, ebenfalls farblosen Blutkörperchen sind nicht gerade „sehr zahlreich“, wie KRAMER meint. Bei frisch gehäuteten Tieren dagegen wird ersichtlich, daß die Zahl der Blutkörperchen eine größere ist. Man begegnet ihnen in allen Teilen des Abdomens, besonders leicht sind sie auf ihrem Rückwege, längs der Aorta zu sehen. DOHRN hat bei Embryonen von Mallophagen in allen Extremitäten die Blutkörperchen mit anhaftenden „Dotterbläschen“ auf ihrer raschen Wanderung beobachtet. Bezüglich anderer Formzustände der Blutkörperchen sei auf Fig. 3, Taf. I verwiesen.

Eine besondere Bildung, die ich nur einmal bei *Lipeurus baculus* zu sehen bekam, sind große, navizellenähnliche Täfelchen (Taf. I, Fig. 3 n) von streifiger Struktur (die Streifung geht parallel zum Außenrande), welche an ihren spitzen Enden zuweilen in einen feinen Faden ausgezogen sind und deren Deutung mir völlig unklar ist.

B. Histologie des Rückengefäßes.²⁾

Wenn ich nun auf die Histologie des Rückengefäßes zu sprechen komme, möchte ich vorausschicken, daß gerade die Mallophagen in dieser Hinsicht kein günstiges Untersuchungsobjekt bilden. Die Schwierigkeiten sind durch das Vorhandensein eines starken Chitinpanzers

¹⁾ Berücksichtigte Literatur: Außer den schon früher zitierten Autoren noch LANDOIS, Beobachtungen über das Blut der Insekten. Zeitschr. f. wiss. Zool. 1864, Bd. XIV. — A. DOHRN, Notizen zur Kenntnis der Insektenentwicklung. Zeitschr. f. wiss. Zool. 1876, Bd. XXVI. — KOROTNEFF, Entwicklung des Herzens bei Gryllo-talpa. Zool. Anz. 1883, Bd. VI. — SCHIMKEWITSCH, Über die Identität der Herzbildung bei den Wirbel- und wirbellosen Tieren. Zool. Anz. 1885, Bd. VIII. — H. DEWITZ, Eigentätige Schwimmbewegung der Blutkörperchen der Gliedertiere. Zool. Anz. 1889, Bd. XII. — A. WAGNER, Über die Form der körperlichen Elemente des Blutes bei Arthropoden etc. Biol. Zentralbl. 1891, Bd. X. — V. FRANZ, Über die Struktur des Herzens und die Entstehung der Blutzellen bei Spinnen. Zool. Anz. 1904, Bd. XXVII.

²⁾ Berücksichtigte Literatur: Von den früher zitierten Autoren besonders BURMEISTER, LEYDIG, GRABER, LANG, SCHNEIDER, POPOVICI-BAZNOŞANU, PROWAZEK; außerdem SIEBOLD, Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der wirbellosen Tiere. Berlin 1848. — J. V. CARUS, System der tierischen Morphologie. Leipzig 1853. — KOLBE, Einführung in die Kenntnis der Insekten. Berlin 1893. — R. S. BERGH, Beiträge zur vergleichenden Histologie. III. Über die Gefäßwandung bei Arthropoden. Anat. Heft 1902, 1. Abt., Bd. XIX. — A. LANG, Beiträge zu einer Trophocoeltheorie. Jen. Zeitschr. f. Naturw. 1904, Bd. XXXVIII. — GADZIKIEWICZ, Zur Phylogenie des Blutgefäßsystems bei Arthropoden. Zool. Anz. 1905, Bd. XXVIII.

erklärt. Aber ich möchte nicht unerwähnt lassen, daß ich für die Ergebnisse der Arbeit von SNODGRASS und der inzwischen erschienen Befunde von J. GROSS die schönsten Bestätigungen erhalten habe.¹⁾

Die Herzwand baut sich aus deutlich quergestreiften Ringmuskelfasern auf. Bei Einstellung auf den optischen Längsschnitt sieht man die zu den einzelnen Muskelfasern gehörigen Kerne gegen das Lumen des Herzens vorragen. Außen überzieht das Herz eine helle, homogene Haut, welche ich für das äußere Sarkolemm der Ringfasern halte. An der dem Lumen zugewandten Seite der Ringmuskulatur ist eine viel zartere Grenzlinie zu sehen — das innere Sarkolemm. Längsmuskelfasern sah ich nicht.

Auch die Wand der Aorta läßt einen ähnlichen Aufbau erkennen. Als äußere Begrenzung sehe ich eine ziemlich dicke, kernfreie Haut, nach meiner Meinung das äußere Sarkolemm. Gegen das Lumen der Aorta springen in unregelmäßigen Abständen voneinander flache Kerne — die Muskelkerne der Aorta — von einer dünnen, granulierten Plasmalage überzogen vor (Taf. I, Fig. 4. Taf. II, Fig. 2). Diese Plasmaschicht breitet sich auch seitlich vom Kern hin aus und zieht als äußerst feine Lage an der Innenseite des äußeren Sarkolemm bis zum nächsten Kern. Im kontrahierten Zustand ist die Aorta längsfaltet. Durch die Längsfaltung werden die Innenränder der Aorta einander nähergebracht und der Plasmabelag ist in der Umgebung der Kerne mächtig verdickt, so daß sich die Innenränder der Aorta auf eine kleine Strecke hin berühren. An der äußeren Schichte gewahrt man dann ringförmig einschneidende Furchen, die Grenzlinien der kontrahierten Muskelringe der Aorta.

Eine besondere Intima als zellige Auskleidung fehlt der Aorta und dem Herzen.

Die an der Aorta vereinzelt sich inserierenden Aufhängefäden sitzen dem äußeren Sarkolemm derselben auf; sie zeigen, wie die Aufhängefäden der Malpighischen Gefäße, ausgiebige Kontraktionen; doch ist eine Querstreifung nicht zu erkennen.

Die Flügelmuskeln des Herzens zeigen quergestreiften Inhalt und eine homogene äußere Scheide — das Sarkolemm. Selbst die zahlreichen Äste, welche sich an der Herzwand ansetzen, sind nicht, wie LEYDIG meint, homogene Fäden, sondern die Querstreifung läßt sich bis zu ihrer Insertionsstelle an der Herzwand verfolgen.

¹⁾ Verdauungstrakt und Sexualorgane sind auf Schnitten am besten erhalten.

C. Das Bewegungsspiel am lebenden Objekt.¹⁾

Die Bewegung ist im hintersten Abschnitte des Rückengefäßes sichtlich am stärksten. Das Herz kontrahiert sich ziemlich lebhaft und energisch, nach WEDLS Angaben 112—120mal pro Minute; ich sage ca. um 100 herum²⁾, das dürfte den Mittelwert treffen, denn oft machen die Pulsationen des Herzens eine kürzere oder längere Pause (dann klafft die Herzwand infolge der elastischen Außenscheide mit weitem Lumen). Bei allmählicher Ermattung des Tierchens oder infolge von Druck oder Kälte sinkt die Zahl der Kontraktionen bis über die Hälfte herab. Hauptursache der Dilatation des Herzens ist die Elastizität der Herzwand selbst; die sich an sie direkt ansetzenden Flügelmuskeln arbeiten dabei unterstützend mit.

KRAMER hat das Spiel der hinteren Flügelmuskeln am Herzen von *Lipeurus jejunos* beschrieben; doch kann ich mich seiner Darstellung nicht in jeder Hinsicht anschließen. Er sagt: „Vor allem das hintere Klappenpaar besitzt einen sehr deutlich quergestreiften Muskel, welcher an seiner Befestigungsstelle gabelförmig geteilt ist. Der eine Zacken der Gabel setzt sich an die Klappenbasis, der andere an die Herzwand; verkürzt sich nun der Muskel, so wird durch die Gabel die Klappe geöffnet, indem der Winkel zwischen den Zinken spitzer wird.“

Im Gegensatz dazu muß ich anführen, daß die Art der Festheftung der Muskeläste an der Herzwand eine andere ist. Der Muskel gabelt sich, wie aus allen Abbildungen ersichtlich ist, gerade über der Spaltöffnung, so daß das Ostium zwischen den beiden Gabelästen liegt; damit fällt KRAMERS Erklärung. Ich bin der Meinung, daß die Flügelmuskeln zur Öffnung des Ostiums überhaupt nichts beitragen.

An der Übergangsstelle des Herzens in die Aorta sind die Kontraktionen der Aorta am stärksten (Taf. I, Fig. 2). Die Aorta

¹⁾ Berücksichtigte Literatur: Außer WEDL, KRAMER, GRABER, DEWITZ, LANG, POPOVICI-BAZNOŞANU und PROWAZEK noch MECKEL, Über das Rückengefäß der Insekten. MECKELS Arch. f. Physiol. 1815. Bd. I. — BERGMANN u. LEUCKART, Anatomisch-physiologische Übersicht des Tierreichs. Neue Ausgabe. Stuttgart 1855. — L. LANDOIS, Untersuchungen über die auf dem Menschen schmarotzenden Pediculinen. I. Zeitschr. f. wiss. Zool. 1864, Bd. XIV. — V. GRABER, Über den pulsierenden Bauchsinus der Insekten. Arch. f. mikr. Anat. 1876, Bd. XII. — DUFOUR, Etudes anat. et physiol. et observations sur les larves des Libellules. Annal. sc. nat. Zool. 1852, Sér. 3, Tom. XVIII. — MIALL and DENNY, The structure and life-history of the Cockroach (*Periplaneta orientalis*) 1886.

²⁾ Interessant ist vielleicht auch, daß bei den Pediculiden, welche in ihrer ganzen Lebensweise viel träger als die Mallophagen sind, auch die Zahl der Herzschläge pro Minute viel geringer (47 nach PROWAZEK) ist.

ist bis zum Thorax selbständig kontraktile; doch nehmen die Kontraktionen wellenartig gegen vorne fortschreitend an Intensität ab. Beim intakten Tier stimmt die Zahl der Kontraktionen des Herzens und der Aorta nahezu überein. Während der Dauer der Beobachtung unterm Deckgläschen bleiben die Kontraktionen der Aorta an Zahl gegen jene des Herzens zurück, so daß auf zwei Pulsationen des Herzens meist je eine der Aorta kommt. Im Erschlaffungszustand der Muskulatur der Gefäßwand klappt das Lumen der Aorta aus demselben Grunde wie das des Herzens.

Zusammenfassung.

Abweichend von dem bei den Insekten bekannten Bauplan erscheint das Herz der Mallophagen sehr verkürzt; eine ähnliche Ausbildung des Rückengefäßes kennen wir nur noch bei wenigen Insektenformen. Es ist daher auch bezüglich der nächsten Verwandten der Mallophagen im System¹⁾ vielleicht erwähnenswert, daß einerseits PROWAZEK vor Jahresfrist eine Abbildung und kurze Beschreibung des Rückengefäßes eines Siphunculaten (Pediculiden), *Haematopinus spinulosus*, veröffentlicht hat, welche ganz ähnliche Verhältnisse wie bei den Mallophagen erkennen läßt; betreffs der Psocoidea, des zweiten Nachbarn im System, kann andererseits ich, durch eigene, allerdings nicht eingehende Beobachtung belehrt, angeben, daß die Lagerungsverhältnisse und Ausbildungsweise des Rückengefäßes (Herz mit wenigen Spalten — Aorta) bei den Psocoidea im allgemeinen mit jenen bei den Mallophagen übereinstimmen. Inso weit werden also die Beziehungen der Mallophagen zu den Psocoidea und Siphunculata (wie sie bereits KELLOGG für die Mallophagen zu den Psocoidea, GROSS für die Mallophagen zu den Siphunculata aufgestellt haben) nur noch gefestigt erscheinen.

Wien, im Dezember 1906.

¹⁾ Berücksichtigte Literatur: PACKARD, On the systematic position of the Mallophaga. Proc. Amer. Phil. Soc. 1888, Vol. XXIV, Nr. 126. — KELLOGG, Are the Mallophaga degenerate Psocids? Psyche 1902, Bd. IX. — ENDERLEIN, Über die Morphologie, Gruppierung und systematische Stellung der Corrodentien. Zool. Anz. 1903, Bd. XXVI. — BÖRNER, Zur Systematik der Hexapoden. Zool. Anz. 1904, Bd. XXVII. — A. HANDLIRSCH, Zur Systematik der Hexapoden. Zool. Anz. 1905, Bd. XXVIII. — Derselbe, Phylogenetisches über Insekten. Ibid. 1905, Bd. XXVIII.

Tafelerklärung.

Tafel I.

Fig. 1. *Lipeurus baculus* n. d. Leben (Leitz: Obj. 3, Oc. III).

<i>a</i> = Aorta.	<i>h</i> = Herz.
<i>an</i> = After.	<i>k</i> = Kropf.
<i>d</i> = Darm.	<i>m</i> = Malpighisches Gefäß.
<i>de</i> = Ductus ejaculatorius	<i>r</i> = Rektalampulle.
<i>f</i> = Fettkörper.	<i>s</i> = Stigma.
	<i>t</i> = Testikel.

Fig. 2. Herz von *Lipeurus baculus*. (Bei Obj. 7, Oc. III ohne Kamera gezeichnet.)

Um alle sichtbaren Muskelfäden zu zeigen, sind die verdeckenden Details weggelassen. Das Anfangsstück der Aorta (*a*) ist längsgefaltet und im kontrahierten Zustand dargestellt.

Fig. 3. Herz von *Lipeurus baculus* (Obj. 5, Oc. IV).

<i>a</i> = dorsale Anheftungszone.
<i>e' e''</i> = eingesprengte Zellen (Blutkörperchen).
<i>f</i> = Authängefäden der Perikardialzellen.
<i>m</i> = Muskelast zur letzten Perikardialzelle.
<i>n</i> = Navizellenartige Gebilde.

Fig. 4. Aorta von *Gyropus ovalis*, klaffend.

(Die bei Ölimmerion [¹/₁₂] sichtbaren histologischen Details; ohne Kamera entworfen.)

<i>a</i> = Aufhängefäden.
<i>k</i> = Kerne der Ringmuskulatur.
<i>s</i> = Äußeres Sarkolemm.

Fig. 5. Herz von *Lipeurus jejunos* (Obj. 7, Oc. III).

s = das Perikardialseptum.

Tafel II.

Fig. 1. Herzsegment von *Lipeurus baculus* (Obj. 5, Oc. III).

<i>a</i> = Aorta.	<i>h</i> = Herz.
<i>d</i> = Darm.	<i>m</i> = Flügelmuskeln.
<i>de</i> = Ductus ejaculatorius.	<i>mg</i> = Malpighische Gefäße.
<i>f</i> = Fettkörper mit dunklen, kristallartigen Einschlüssen.	<i>p</i> = Perikardialzellen.
	<i>s</i> = Stigma.
	<i>t</i> = Tracheen.

Fig. 2. Aorta von *Lipeurus baculus* mit den Knickungen in ihrem Verlaufe. (Bei Obj. 5. Oc. III ohne Kamera gezeichnet.)

Fig. 3. Schematischer Querschnitt durch die Herzregion von *Lipeurus baculus* (aus mehreren Schnitten rekonstruiert).

ch = Chitinpanzer.

d = Darm mit seinem Muskelsystem.

de = Ductus ejaculatorius.

f = Flügelmuskeln.

fk = Fettkörper.

h = Herz.

hy = Kerne der Hypodermis.

m = Längsmuskelzüge des einzelnen Segmentes.

my = Malpighische Gefäße.

p = Perikardialzellen.

r = Rückenleiste des Chitinpanzers.

tr = Tracheen.

Fig. 4. Herz von *Menopon pallidum* (Obj. 7. Oc. III).

b = Blutkörperchen.

Fig. 5. Herzsegment von *Gyropus gracilis*.

Bezeichnungen wie früher.

Über die Nesselzellwanderung bei den Hydroidpolypen.

Von

Jovan Hadži (Zagreb).

(Mit zwei Tafeln und zwei Abbildungen im Texte.)

In der sonst sehr umfangreichen Literatur über die Nesselzellen finden sich sonderbarerweise ziemlich wenige Angaben über den Ortswechsel derselben, welcher ja, wie ich in folgendem für die Hydroiden zeigen werde, eine weit verbreitete Erscheinung ist. Die meisten der vorhandenen Angaben beziehen sich auf bloße Vermutungen bzw. Wahrscheinlichkeitschlüsse (JICKELI⁵), NUSSBAUM¹⁰), SCHNEIDER¹¹), BEDOT), weil man die Befunde nicht anders als durch eine Migration der Nesselzellen erklären konnte, z. B. Mangel an Entwicklungsstadien von Kniden an den Tentakeln von Hydra. Es ist bis jetzt nur in einem Falle bei den Hydroiden eine Migration der Nesselzellen direkt beobachtet worden, u. zw. von MURBACH⁸) an *Pennaria Cavolinii*. Nach MURBACH wandern schon ausgebildete Nesselzellen aktiv durch Pseudopodienbildung. Auch diese einzig dastehende positive Angabe ist bezweifelt worden (IWANZOFF⁴). Bei den Siphonophoren hat K. C. SCHNEIDER^{12, 14}) durch eingehende Untersuchungen die Nesselzellwanderung als allgemein stattfindend festgestellt und ist sogar zu dem Schlusse gekommen, daß bei den Siphonophoren alle Nesselzellen von der Bildungsstätte zur Verbranchsstätte wandern müssen. SCHNEIDER unterscheidet daher im Leben einer Nesselzelle ebenso eine Wanderphase wie eine Wachstumsphase. Nachdem SCHNEIDER seine Untersuchungen hauptsächlich an konserviertem Material durchgeführt hat, finden wir näheres über die Art und Weise der Wanderung in seiner Arbeit nicht. Es mag zuletzt der interessante Vorgang einer passiven Übertragung der Nesselzellen erwähnt sein, wie ihn GROS-

VENOR (nach R. v. LENDENFELD⁶⁾ für Aeoliden angegeben hat; die nesselzellhaltigen Hydroiden und andere Knidarier werden von den Aeoliden verzehrt; die dabei verschluckten Kniden gelangen aus dem Darm durch wimpernde Kanäle in die dorsalen Anhänge von Aeoliden, wo sie verwendet werden.

In folgendem will ich die Resultate eigener Beobachtungen und Untersuchungen über Wanderung der Nesselzellen bei Hydroidpolypen wiedergeben. Zur Untersuchung wurden ca. 20 Formen, Vertreter der Tubulariae (Gymnoblasteridae) und Campanulariae (Calyptoblastidae) herangezogen, so daß die dabei gewonnenen Resultate wohl für alle Hydroidpolypen gültig sein werden. In erster Linie kommen die an lebenden Tieren gemachten Beobachtungen in Betracht; nur zur Kontrolle dienten die Schnittserien. Den größten Teil der Untersuchungen habe ich an der k. k. zoologischen Station in Triest gemacht. Ich benütze diese Gelegenheit, um dem ausgezeichneten Leiter der Station, Herrn Prof. C. J. CORI, für alle mir erwiesenen Liebenswürdigkeiten bestens zu danken.

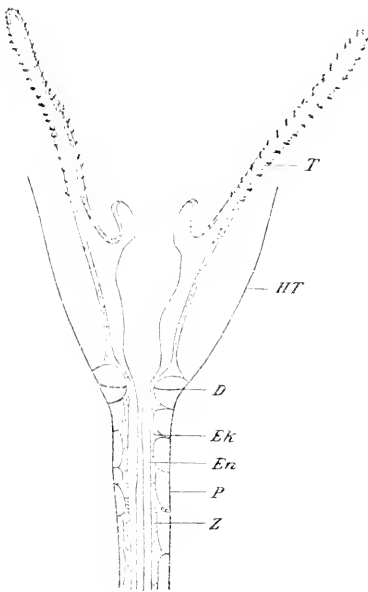
Es wird vorteilhaft sein, zunächst den Vorgang der Nesselzellwanderung im allgemeinen zu beschreiben, u. zw. an einer Form, die diesbezüglich ganz typische Verhältnisse zeigt. Dazu ist *Campanularia* sehr günstig. *Campanularia* bildet reich verzweigte Stöcke, deren Zweige von einer chitinen Hülle (Perisark. Periderm) umgeben sind. Nimmt man einen Zweig unter das Mikroskop, so wird man ohne weiteres im ganzen Ektoderm desselben viele ausgebildete Nesselzellen sehen. Das Vorhandensein einer ziemlich dicken Hülle schließt wohl eine Verwendung der Nesselzellen im Stiele (wie ich Coenosark und Perisark nennen will) aus. An Schnitten und Zupfpräparaten kann man auch die Entwicklungsstadien der Nesselzellen und die indifferenten Zellen leicht auffinden. Die Nesselzellen liegen gar nicht an der Oberfläche des Ektoderms, sondern ganz basiepithelial. Es fällt auf, daß fast alle Kniden (hier kommen nur solche von länglicher Form vor) mit ihrer Längsachse in der Richtung des Stieles, u. zw. mit ihrem basalen Ende nach vorne (wie das auch von MURBACH⁹⁾ und SCHNEIDER¹⁴⁾ erwähnt wird) gerichtet sind. An günstigen Stellen in der Nähe eines Hydranthen oder noch besser einer Knospe, konnte ich eine langsame, aber kontinuierliche Vorwärtsbewegung der Knidozyten beobachten. Wegen der Kleinheit des Objektes ist es zwar nicht möglich gewesen, die Formveränderungen des Plasmas der Nesselzelle (Pseudopodienbildung) zu kon-

statieren (wie es bei größeren Formen gelungen ist). Eine andere als eine aktive Bewegung ist indessen ganz ausgeschlossen, weil es im Coenosark keine anderen Bedingungen gibt, welche die Beförderung der Kniden ermöglichen könnten (Unbeweglichkeit des Coenosark, Mangel an Muskelfasern). Die Bewegung einzelner Nesselzellen beobachtete ich über weite Strecken hin. Weiter sah ich sie aus dem Coenosark an den sehr verengten Insertionsstellen der Hydranthen (Textabb. 1) in diese innerhalb des Ektoderms hinüberwandern (Taf. II, Fig. 1); dabei ist die Bewegung etwas rascher als gewöhnlich im Coenosark. Von der Basis des Hydranthen wandern die Nesselzellen weiter über den ganzen Kelch zu den Tentakelbasen und von da auf die Tentakel selbst. Am Kelch, der ebenfalls von einer chitinigen Theka umgeben ist, finden sich keine aufgestellten Nesselkapseln, es wandern daher alle auf die Tentakel, welche also die einzige Verbrauchsstätte sind. Am Tentakel ist die Bewegung der Nesselzelle besonders leicht zu beobachten. Die bereits aufgestellten Kniden sind wirtelig angeordnet und stehen der Stützlameille anliegend schräg nach vorne-oben gerichtet, die Oberflache der Ektodermepithelzellen hervorwölbend. Zwischen einzelnen Wirteln bewegen sich die Wanderknidozyten, oft die bereits aufgestellten umgehend, zum Verbrauchsort, wo sie sich ebenfalls an die Stützlameille anheften und aufstellen. Der Aufstellungsplatz ist immer wieder in einem schon vorhandenen Wirtel. Welchen Hydroidpolypen immer wir nehmen, überall finden wir dieselben Verhältnisse (mit einigen Variationen) wieder: In dem vom Periderm umgebenen Coenosarkektoderm werden die Knidozyten gebildet und wandern von da aus zur Verbrauchsstelle an den Tentakeln.

Bevor ich auf genauere Darstellung dieser Vorgänge übergehe, will ich die entsprechenden Verhältnisse, welche ich bei *Tubularia* gefunden habe, im allgemeinen beschreiben, weil sie von den früher erwähnten bezüglich der Art der Wanderung abweichend sind. Als Untersuchungsobjekt diente *Tubularia mesembryanthemum* (Textabb. 2); an dieser habe ich die Nesselzellwanderung überhaupt zuerst beobachtet und dann erst die anderen Formen zur Untersuchung herangezogen. Auch bei *Tubularia* ist der ganze Stiel (Coenosark) bis zum Hydranthen hinauf von einem chitinigen Periderm umschlossen. Bei jungen Tieren ist das Periderm ganz durchsichtig und man kann das Gewebe darunter leicht beobachten. Das Coenosark-Ektoderm besteht (außer am distalen Ende des Stieles) aus großen,

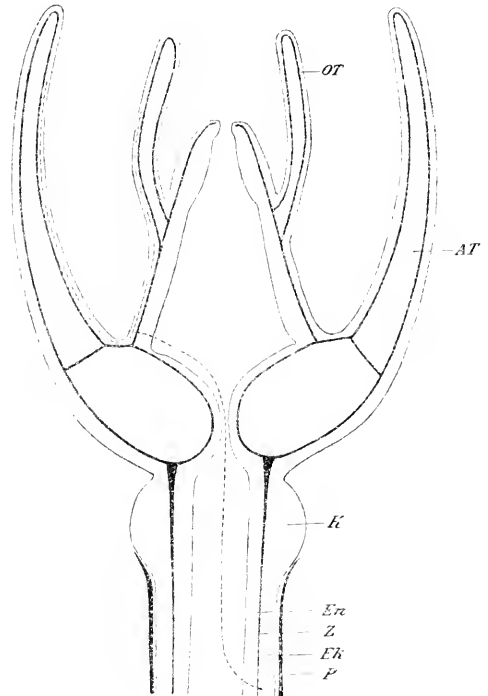
blasigen Zellen. Unter diesen (basiepithelial) befindet sich eine Schichte kleiner plasmareicher Zellen mit verschiedenen Entwicklungsstadien von Nesselkapseln (Kniden) und viele bereits fertige Nesselkapseln. Es ist ohne weiteres klar, daß die Nesselzellen hier im Stiele nicht gebraucht werden können. An der Übergangsstelle vom Stiel zum Hydranth sieht das Ektoderm ganz anders als sonst aus (Taf. I, Fig. 28). Die Zellen sind hier durchaus eupithelial,

Fig. 1.



Schematischer Längsschnitt durch *Campanularia*. *T* Tentakel, *HT* chitinige Theka, *D* diaphragmaartiger Vorsprung des Periderms, *P* Periderm, *Z* Stützellemelle, *Er* Entoderm, *Ek* Ektoderm.

Fig. 2.



Schematischer Längsschnitt durch *Tubularia*. *OT* Oraltentakel, *AT* Abortentakel, *K* Knopf. Anderes wie Fig. 1.

sehr lang und eng; sie färben sich mit Eisenhämatoxylin intensiv und zeigen eine faserige Struktur, schließen eng aneinander und scheinen eine besondere mechanische Funktion zu haben. Dieser Teil des Stieles wird Knopf genannt. Beim Anblick so vieler Nesselzellen im Stiele wird man wohl an eine Wanderung derselben denken.

Die oben beschriebene Zone von ektodermalen Zellen im Knopf des Stieles würde den etwa intraektodermal wandernden Nesselzellen ein unüberwindliches Hindernis sein. Nie habe ich in dieser

Zone eine Nesselzelle wandern sehen. Da fand ich eine andere kompliziertere Wanderungsart. Richtet man den Tubus auf das Lumen des Stieles, so sieht man darin verschiedene Körperchen kreisend sich bewegen. Darunter befinden sich viele in runden Bläschen eingeschlossene Nesselkapseln. Es sind das die schwimmenden Wanderkniden (Taf. I, Fig. 5—7) und nicht etwa mit der Beute verschluckte Nesselzellen. Davon kann man sich leicht überzeugen. Wenn man, von der Einstellung auf das Ektoderm aus, den Tubus langsam herunterschraubt, so wird man auch in tieferen Lagen zwischen den Entodermzellen einzelne Nesselzellen treffen (Taf. I, Fig. 1—3). Noch besser ist dies am optischen Längsschnitt zu sehen. Es mag erwähnt sein, daß im Entoderm keine Kniden gebildet werden, somit der eventuelle Einwand, es handle sich hier um solche im Entoderm selbst entstandene Kniden, entkräftet wird. Das gilt nicht nur für Tubularia, sondern für alle untersuchten Hydroidpolypen. Bei genauerem Zusehen wird man auch die Fortbewegung der Nesselzellen sehen können. Die Knidozyten durchwandern die zwischen Ekto- und Entoderm sich befindende Stützlamelle und drängen sich zwischen den Entodermzellen in das Lumen des Stieles. Man kann sehen, wie die Nesselzellen zwischen den Entodermzellen in das Lumen vorragen und vom Strome fortgerissen werden. In der Gastralflüssigkeit suspendiert, bewegen sie sich sprungweise und rotierend nach hinauf. Der Flüssigkeitsstrom im Lumen des Stieles wird durch den Wimperschlag der Entodermzellen verursacht.

Die schwimmenden Nesselzellen müssen sehr klebrig sein, denn wo sie nur die Oberfläche einer Zelle berühren, dort heften sie sich an, oder wenn sich zwei während des Schwimmens berühren, haften sie aneinander und schwimmen gemeinsam weiter. Mit dem Strome kommen die Nesselzellen zu dem Hydranthen hinauf. Aus dem Knopf führt ein ganz enger Kanal (durch den „Polster“ verengt, vgl. das Textbild 2) in den Gastralraum des Hydranthen (Taf. II, Fig. 7). Wegen der Enge des Kanals und weil der Strom hier wieder nach abwärts umkehrt, kommen die Knidozyten nicht leicht und nicht bald hinein. Deshalb sammeln sich hier im Knopf gewöhnlich viele an und kreisen herum. Bei ganz jungen Individuen, bei welchen die Ektodermzellen des Knopfes noch nicht besonders differenziert sind, habe ich wiederholt beobachtet, daß sich die herangeschwommenen Nesselzellen an die Entodermzellen anheften, zwischen diesen einkeilen und einwandern. Sie passieren die Stützlamelle und gelangen in das Ektoderm. Auch bei älteren Individuen habe ich des öfteren zwischen den Entodermzellen des Knopfes wandernde Nessel-

zellen beobachtet. Die Stützlamelle ist aber hier bei älteren Individuen so mächtig, daß sie von den Nesselzellen gewiß nicht durchbrochen werden kann; ich habe sie auch nie durchwandern sehen.

Eine nach der anderen gelangen die Nesselzellen in den Gastralraum des Hydranthen, u. zw. werden sie durch die Wimpern der Entodermzellen in den peripheren Teil des Gastralraums getrieben (Taf. I, Fig. 4). Es ist dies ein sehr günstiges Verhältnis, weil von da aus der kürzeste Weg zur Tentakelbasis führt. Die Nesselzellen kleben sich an den Entodermzellen fest und wandern zwischen denselben zur Stützlamelle und durch diese in das Ektoderm. Somit ist die Rückwanderung in das Ektoderm vollzogen (Taf. II, Fig. 5, 6, 21) und die Nesselzellen wandern weiter zur Verbrauchsstelle. Die Rückwanderung ist schwer zu beobachten, weil sich bei den meisten Individuen von *Tubularia* viele rote Körner in den Zellen befinden, die das Tier undurchsichtig machen. Bei jungen durchsichtigen Tieren gelingt es mit einiger Mühe immerhin.

Die gesamte Aus- und Einwanderung habe ich auch an Schnittserien studiert; da findet man alle Stadien derselben, welche das oben Beschriebene bestätigen (Taf. I, Fig. 1—3, Taf. II, Fig. 5, 6). Die im Stielektoderm entstandenen Nesselzellen müssen vor dem Gebrauche somit folgende vier Perioden durchmachen: 1. Auswanderung aus dem Stielektoderm in das Stiellumen; 2. Schwimmen aus dem Stiel in den Gastralraum; 3. Einwanderung in das Gewebe des Hydranthen und 4. Wanderung bis zur Verbrauchsstelle.

Außer dieser großen Wanderung gibt es bei *Tubularia* wie bei allen anderen Hydroidpolypen eine kleine innerhalb des Hydranthenektoderms. Es werden nämlich auch am Hydranthen Nesselzellen gebildet, welche an die Tentakel wandern, aber nur in geringer Zahl. Ich habe mittelst vitaler Methylenblaufärbung und Zerzupfungsmethode nach HERTWIG die Nesselbildungszellen am Hydranthen gesucht und stets nur sehr wenige gefunden, an den Tentakeln gar keine. Die wenigen, die ich gefunden habe, befanden sich in der Region zwischen beiden Tentakelkränzen.

Tubularia steht betreffs ihrer Nesselzellwanderungsverhältnisse nicht ganz vereinzelt da. Bei *Stauridium* z. B. habe ich öfters das Auswandern in das Lumen des Stieles beobachtet (Taf. I, Fig. 5); wenn ich die Einwanderung auch nicht verfolgt habe, so ist sie doch sehr wahrscheinlich. Ausnahmsweise kommt auch bei Campanulariden eine Auswanderung in das Stiellumen vor (Taf. II, Fig. 4).

Diese Wanderung der Nesselzellen erinnert an die Wanderung der Keimzellen, wie sie besonders eingehend von WEISMANN¹⁸⁾ an

Hydroiden beschrieben wurde. Auch die Urkeimzellen unternehmen ähnliche Wanderungen und durchbohren dabei einige Male die Stützlammelle. Die Hauptwanderstraße ist für die Keimzellen das Entoderm, die Marschroute gewöhnlich eine ganz bestimmte. Die Wanderung ist eine sekundäre Erscheinung, jedoch durch andere Ursachen bestimmt, als es bei den Nesselzellen der Fall ist. Noch andere Zellarten der Hydroiden zeigen eine amöboide Eigenbewegung: so die Sarkostylzellen der Nematophoren: Pseudopodien bilden die Nähr-entodermzellen (das habe ich bei *Hydra* beobachtet), die Fußzellen bei *Hydra* und die Stielektodermzellen der Campanulariden. Die Nesselzellen haben diese Eigenschaft nicht verloren.

Wieso ist es dazu gekommen, daß die Kniden im Stiel, der beinahe bei allen Hydroidpolypen von mehr oder weniger dicker Hülle umgeben ist, gebildet werden? Ich erkläre mir es folgendermaßen: Es ist ganz gewiß, daß wir die stockbildenden Hydroidpolypen von solitären entstanden zu denken haben, u. zw. so, daß sich die durch Knospung entstandenen Individuen vom Muttertier nicht ablösen und die Stöcke sessil wurden (z. B. *Hydra rhaetica*, *Limnocoodium sowerbii*). Die solitären, beweglichen Polypen (wie z. B. *Hydra*) produzieren fast an der ganzen Körperoberfläche Nesselzellen (außer am Fuß und an den Tentakeln), und da die Tiere von keinerlei Peridermbildung umgeben sind, so können die Nesselzellen auch auf der ganzen Oberfläche gebraucht werden. Eine ganz geringe lokale Wanderung der Nesselzellen findet übrigens auch hier statt. Die Kniden werden nämlich basiepithelial gebildet und müssen, um gebraucht zu werden, zur Oberfläche wandern. Mit der Stockbildung ist notwendigerweise auch die Skelettbildung aufgetreten. Bei Anthozoen hat sich die Skelettbildung sehr verschieden gestaltet, bei Hydropolypen sehr gleichförmig und einfach: es wurde eine kutikulare, chitinige Hülle gebildet. Das darunter befindliche Ektoderm hat die Eigenschaft, Nesselzellen zu produzieren, beibehalten. Ich halte daher die Eigenschaft der Nesselzellproduktion im Stiele für eine primäre. Erst die Art und Weise, wie die im Stiel gebildeten Nesselzellen zur Verbrauchsstelle kommen, hat sich später ausbilden müssen. Hand in Hand mit diesen Veränderungen ist auch die Arbeitsteilung betreffs der Bildungsstätte von Nesselzellen gegangen, infolge welcher der Hydranth davon immer mehr entlastet wurde und die Aufgabe, Nesselzellen zu bilden, mehr dem Stiel (*Coenosark*) zukam.

Doch scheint mir, daß die Hauptrolle der im Coenosark gebildeten Nesselzellen nicht im Versorgen fertiger Hydranthen besteht, sondern darin, daß die durch Knospung entstehenden Individuen mit Kniden versehen werden. An den regenerierenden Tubularia-Hydranthen gibt es beinahe gar keine Entwicklungsstadien von Nesselzellen; hingegen findet man nur fertige Kniden sowohl im Ekto- als Entoderm verteilt. Wenn ein Hydranth regeneriert wird, wandern aus dem Stiele sehr viele Nesselzellen in die Hydranthenbildungsstelle aus. Jeder neugebildete Hydranth kommt daher mit vollkommener Knidenausstattung aus der Perisarkröhre.

Besonders schön war die Inanspruchnahme der Coenosarkkniden bei der Knospenbildung von *Eudendrium racemosum* zu sehen. Ich machte seitlich am Stiel einen Einschnitt, wodurch die Hydranthenbildung ausgelöst wurde. Dabei strömten aus der ganzen Umgebung des Einschnittes die Nesselzellen herbei. Noch ein anderes Experiment hat mir die Bedeutung der im Coenosark gebildeten Nesselzellen gezeigt. Ich habe an einem frischen, wohlausgebildeten Individuum von Tubularia mit sehr vielen Nesselzellen im Stielektoderm den Hydranthen abgeschnitten. Bald darauf entwickelte sich durch Regeneration ein neuer; diesen schnitt ich wieder weg und so auch den zweiten und dritten. Dabei habe ich stets das Stielektoderm auf Nesselzellen geprüft (der Stiel war schon von Anfang an vom Stocke isoliert worden). Es hat sich mit jeder Hydranthbildung eine Verminderung der Nesselzellen konstatieren lassen, u. zw. ging die Verarmung immer mehr gegen den Wurzelpol, so daß zuletzt am basalen Ende des Stieles nur noch wenig Nesselzellen geblieben waren. Schon am dritten, aber besonders am vierten der sukzessive gebildeten Hydranthen habe ich eine Unvollständigkeit in der Ausrüstung derselben mit Nesselzellen beobachtet. Das Gewebe hatte offenbar wegen forciertter Hydranthenbildung keine Zeit und kein Material gehabt, um die Verluste an Nesselzellen zu decken. Bei solcher künstlich hervorgerufener Hydranthenbildung ist die Auswanderung, das Schwimmen und die Einwanderung der Nesselzellen sehr schön zu sehen.

Auch bei Campanularia, Eudendrium und vielen anderen Formen sammeln sich die Wanderkniden an der Stelle, wo eine Knospe entstehen soll. Bei Formen, welche am ganzen Hydranthen zerstreut (während des ganzen Lebens) Tentakel bilden, wie z. B. Clava, sieht man gleichfalls die Nesselzellen zur Tentakelbildungsstelle hinwandern.

Es ist am Platze, einiges über die Entstehung der Nesselzellen in topographischer Hinsicht (im allgemeinen) zu erwähnen, welche im Zusammenhange mit der Produktion der Kniden im Coenosark steht und zum besseren Verständnis des Wanderungsphänomens beiträgt. Wir fangen mit Hydra an, welche beinahe am ganzen Körper Kniden produziert, ausgenommen die Tentakel (diese haben sich am ehesten davon emanzipiert). Am Peristomfeld und Fuß werden zuweilen sehr wenige Nesselzellen angetroffen. Am meisten werden sie in der mittleren Körperregion gebildet. Schon bei Hydra müssen wir außer der kleinen Wanderung aus der basiepithelialen Schichte zur Oberfläche eine Wanderung der Nesselzellen vom Leibe an die Tentakel annehmen, wenn es auch wegen der Beschaffenheit des Hydrakörpers nicht gelungen ist, dieselbe in vivo zu beobachten. Diese Vermutung wurde schon von JICKELI⁵⁾, NUSSBAUM¹⁰⁾ und SCHNEIDER¹¹⁾ ausgesprochen. Unter den Seehydroidpolypen gibt es sehr wenige solitäre Formen (*Protohydra Leuckartii*, *Haleremita cumulans*, *Hypolytus peregrinus* und noch einige). Bei manchen (darunter *Tiarella*, *Hypolytus*) wird der Stiel (Hydrokaulus), der sich schon vom Hydranthen gesondert hat, bereits von einer, wenn auch dünnen Kutikula umgeben. Damit ist der Gebrauch der Nesselzellen auf die Hydranthen, bzw. auf die Tentakel derselben, beschränkt. Nach MURBACH werden die Nesselzellen bei *Hypolytus peregrinus* hauptsächlich an einem Wulst unterhalb der aboralen Tentakel gebildet; von hier wandern sie auf die Tentakel. Die tentakellosen Süßwasserpolypen *Microhydra ryderi* und *Limnocoodium sowerbyi* gebrauchen ihre Nesselkapseln nur an einem peripheren Ring, gebildet werden sie aber am ganzen Körper. *Limnocoodium* ist überdies von einer Hülle umgeben, so daß nur das „Capitulum“ (der vordere Teil) des Polypen frei bleibt. Wenn wir zu den stockbildenden Hydroiden übergehen, so sehen wir, daß die Rolle des Nesselzellbildners immer mehr dem Hydrokaulus zukommt. Bei den Tubulariden werden am Hydranthen nur wenige Nesselkapseln gebildet; die Hauptmasse derselben wird aus dem Stiel bezogen. Am weitesten ist die Arbeitsteilung in bezug auf die Nesselzellbildung bei den Campanulariden und verwandten Formen vorgeschritten. Am Hydranthen werden gar keine Kniden produziert, der Hydrokaulus hat die Nesselzellbildung vollständig übernommen. Hand in Hand mit der Arbeitsteilung betreffs der Knidenproduktion hat auch die Wanderung der Knidozyten als notwendige Folge derselben immer größere Dimensionen angenommen. Auch bei den Siphonophoren ist nach SCHNEIDER¹¹⁾ in der Nesselzellbildung eine weitgehende Spezifikation ein-

getreten, wonach die Kniden nur an gewissen Stellen (Basalwülste) entstehen; von hier aus werden die verschiedenen Organe bzw. Individuen mit Kniden versorgt.

Andrerseits sehen wir, daß auch in bezug auf den Ort des Verbrauches eine Spezialisierung eingetreten ist. Die Kniden werden nicht, wie etwa bei Protohydra und Hydra, überall am Körper aufgestellt (bei Hydra sind schon die Tentakel bevorzugt). Zuerst wird der Hydrokaulus von der Verbrauchsfläche ausgeschaltet (in erster Linie wohl wegen der Peridermbildung). Es bleibt also bloß der Hydranth als Verbrauchsort, wobei jedoch die Tentakel hauptsächlich in Betracht kommen, bis sie endlich bei den Calyptoblasten der alleinige Verbrauchsort werden. Am Tentakel selbst hat noch eine weitere Differentiation stattgefunden; z. B. sind bei Hydra und Tubularia die Kniden über die ganze Oberfläche der Tentakel, aber in bestimmt geordneten Gruppen, aufgestellt. Bei Campanulariden sind sie in einzelnen Wirteln angeordnet, welche in gewissen Abständen von einander stehen. Bei vielen Formen, z. B. *Stauridium*, *Coryne*, gibt es aufgestellte Kniden bloß am Ende der Tentakel (keulenförmige Tentakel), und das ist auch die ökonomischste Weise der Knidenaufstellung. Ganz unabhängig von der eben besprochenen Arbeitsteilung in der Entstehungs- und Verbrauchsweise der Knidocyten ist oft die Ausbildung verschiedener Individuen innerhalb derselben Spezies eingetreten (Polymorphismus), die ja auch bei der Besprechung der Nesselzellfrage von Interesse ist. Es haben sich nämlich dabei teils ganze Individuen (Wehrpolypen), teils Anhänge (Nematophoren) zu speziellen nesselzelltragenden Gebilden ausgebildet. Bei den Plumulariden haben sich in den Nematophoren besondere Nesselzellarten entwickelt. Die Kniden entstehen in dem basalen Teil des Nematophors und wandern zur Spitze, wie ich ganz deutlich beobachtet habe.

Nach der mehr allgemein gehaltenen Beschreibung der Nesselzellwanderung will ich zur speziellen Darstellung der Wanderkniden (was ihre Form und Wanderungsweise anbelangt) übergehen. Dabei will ich mich an die bei Tubularia vorgefundenen Verhältnisse halten, erstens weil ich sie gerade bei Tubularia am genauesten studiert habe, zweitens weil bei Tubularia die Nesselzellen verhältnismäßig groß sind, was die Darstellung erleichtert und endlich, weil die Wanderungsverhältnisse bei ihr sehr kompliziert sind, was

uns die beste Gelegenheit bietet, das Verhalten der Wanderkniden zu beobachten. Dabei werde ich auch die Verhältnisse anderer Hydroiden, insoferne sie von jenen der *Tubularia* verschieden sind, stets berücksichtigen.

Bei der kleinen Wanderung, d. h. der vom Hydranthen zum Tentakel, will ich mich nicht weiter aufhalten. Die am Hydranthen entstandenen Kniden wandern mittelst Lobopodienbildung (Taf. I, Fig. 12, 13) zur Verbrauchsstelle, u. zw. innerhalb des Ektoderms, sich zwischen den Ektodermzellen (basiepithelial) durchdrängend. Oft wird die Bewegung der Nesselzellen durch die im Gewebe herrschenden Verhältnisse unterstützt, so z. B. durch den Druck des Gewebes (besonders am ausgestreckten Tentakel, Taf. I, Fig. 22 bis 24) oder durch die Muskelbewegungen des Hydranthen oder der Tentakel. Diese für die wandernde Nesselzelle äußeren Umstände spielen eine ganz untergeordnete Rolle, weil sie nicht konstant sind. Die Lobopodienbildung kann man deutlich beobachten; an den Abbildungen (Taf. I, Fig. 22, 24) gebe ich einige Beispiele davon.

Schon F. E. SCHULZE^{15, 16)} hat in seinen berühmten Arbeiten über *Cordylophora lacustris* und *Syncoryne Sarsii* die Beobachtung gemacht, daß im Ektoderm des Hydrokaulus und der Hydrorhiza dieser Formen Nesselzellen vorkommen, u. zw. darin alle parallel zur Oberfläche liegen. An den Hydranthen (außer der Tentakel) fand er sehr wenige Nesselzellen, die aber auch durchwegs parallel der Oberfläche lagen. Es ist zweifellos, daß SCHULZE wandernde Nesselzellen gesehen hat. GROBBEN¹⁹⁾ ist bei der Untersuchung von *Podocoryne carnea* die große Anzahl der Nesselkapseln in den von Periderm bedeckten Teilen aufgefallen; GROBBEN deutet dieses Vorkommen als Vererbungerscheinung. Auch in der neueren Literatur finden wir ähnliches oft erwähnt oder an den Abbildungen dargestellt. So beschreibt CIAMICIAN²⁾ gerade für *Tubularia*, daß sich im Stiel ganz junger Individuen (die sich vor kurzem als Aktinule festgesetzt haben) unterhalb der großen Deckzellen, welche das Periderm bilden, die indifferenten Zellen vermehren und zu Nesselzellen werden. Über eine Verwendung dieser im Stiele sich bildenden Kniden äußert sich aber niemand.

Im ganzen Verlaufe des Stieles (das ist allen untersuchten Formen gemein) können und werden Kniden gebildet. (Über die Entwicklung der Kniden siehe SCHNEIDER.¹⁴⁾ Davon kann man sich besonders an Mazerationspräparaten leicht überzeugen. Oft findet man ganze Nester, in welchen sich alle Kniden in ungefähr

gleichem Entwicklungsstadium befinden. Die Nesselbildungszellen liegen stets basiepithelial an der im Stiel gewöhnlich ziemlich schwach entwickelten Stützlamelle. Bei *Tubularia* ist die Stützlamelle an der Ansatzstelle des Hydranthen sehr mächtig, gegen abwärts zu wird sie immer dünner. Das erscheint ja ganz verständlich, nachdem hier ein Außenskelett vorhanden ist. Die Menge der Kniden im Stiel ist sehr variabel, hängt von vielen Umständen ab: vom Alter des Stockes, von der Ernährung, dem Verbräuche der Kniden am Hydranthen etc. Manchmal häufen sich so viele bereits fertige Kniden an, daß sie sich zwischen die Deckepithelzellen zur Oberfläche drängen und bei Formen, bei welchen das Perisark nicht dicht dem Coenosark anliegt, in den Hohlraum zwischen Coeno- und Perisark fallen (*Campanularia*, *Obelia*, *Gonothyrea*). Obwohl ich es nicht beobachtet habe, so halte ich doch für sehr wahrscheinlich, daß sie später wieder in das Gewebe eintreten, weil ich nie zugrunde gegangene Nesselzellen in dem Hohlraum gesehen habe. In anderen Fällen habe ich wieder beobachtet, daß die massenhaft angehäuften Kniden die Stützlamelle durchdringen und zwischen den Entodermzellen in das Stiellumen gelangen. Daß die Nesselzellen sehr widerstandsfähig sind und sogar einige Tage im Seewasser liegen können, ohne ihre Fähigkeiten einzubüßen, ist eine schon lang bekannte Tatsache (MÖBIUS⁷). Daß man den Nesselzellgehalt des Stieles auch künstlich ändern kann, habe ich an einem bereits früher erwähnten Experiment (*Tubularia*) gezeigt.

Es ist leicht, nachzuweisen, daß die im Stielektoderm (Coenosark) entstandenen Nesselzellen nicht im Stiel selbst verbraucht werden können. Die Kniden entwickeln sich zwar zur ganz vollkommenen Form; es fehlen nur die akzessorischen Bestandteile (Differenzierungen des Plasmas am Explosionspol: Knidozil etc.). diese werden ja immer erst beim Aufstellen gebildet. Dazu kommt es aber im Stiele nicht. Die Nesselzellen gehen hier gar nicht zur Oberfläche (ausgenommen, wenn sie durch große Anhäufung gedrängt werden, aber auch dann differenziert sich der Explosionspol nicht). Die Hauptschwierigkeit, welche sich einem eventuellen Gebrauche der Kniden am Stiel entgegenstellen würde, ist das starke Perisark. Verdünnte Essigsäure wirkt sehr prompt auf die Nesselkapsel, wenn sie dieser zugänglich ist. Setzt man dem Wasser, in welchem sich etwa ein Stück des Stieles von *Tubularia* befindet, etwas Essigsäure zu, so gehen die Nesselkapseln, die sich im Coenosark befinden, nicht los, obwohl sie, wie ich es später zeigen werde, explosionsfähig sind. Man kann hier nur die Undurch-

lässigkeit des Periderms in Betracht ziehen. Das Perisark ist blättrig und zeigt keine Poren. Ich habe nie im Coenosarkektoderm eine explodierte Knide gesehen, noch weniger solche, die etwa mit ihrem Stilet das Perisark durchbohrt und den Faden herausgestülpt hätten, auch nirgends in der Literatur finde ich ähnliches erwähnt. Wenn auch die Nesselzellen bekanntlich (GRENACHER³), WAGNER¹⁷) imstande sind, aus einer gewissen Entfernung chitinige Bepanzerungen der Beutetiere zu durchdringen, so kann das, wie aus dem Bau des sogenannten Basalstückes des Fadens hervorgeht, nur eben aus einer gewissen Entfernung geschehen. Es wird wohl überflüssig sein, weiter die Unmöglichkeit des Nesselzellverbrauches im Stiele auseinanderzusetzen.

Man wird vielleicht einwenden, daß die im Coenosark angehäuften Nesselzellen bei Knospenbildung einfach durch Wachstum des Gewebes in die Knospen geschoben werden. (IWANZOFF⁴) hat einen ähnlichen Einwand SCHNEIDER gegenüber hinsichtlich der Siphonophoren gemacht.) Außer der direkten Beobachtung der Wanderung spricht auch der Umstand dagegen, daß ja viele Formen (z. B. Tubularia, Clythia etc.) überhaupt am Stiele keine Knospen treiben und dennoch auch in ganz basalen Regionen, welche nicht einmal bei einer forzierten Hydranthenregeneration (etwa beim Experiment) dazu gelangen, einen Hydranthen oder eine Knospe zu bilden, massenhaft Nesselzellen produzieren.

Endlich würde außer der Auswanderung nur noch eine Möglichkeit übrig bleiben, daß nämlich die im Stiel entstandenen Kniden hier bleiben und zugrunde gehen. Dem gegenüber will ich wohl nicht das in der Natur angeblich herrschende Sparsamkeitsprinzip stellen, weil man sich beim Studium der Nesselzellen, wie das schon SCHNEIDER¹⁴) hervorgehoben hat, schwer davon überzeugen könnte. Die Beobachtung selbst spricht dagegen.

Wenn man sieht, daß es am Hydroidpolypen Teile gibt, an welchen die Nesselzellen stark gebraucht, aber an diesen nicht gebildet werden, andererseits Teile, wo die Kniden unmöglich gebraucht werden können, solche massenhaft produzieren, so liegt es wohl am nächsten, an eine Wanderung zu denken; und sie findet unzweifelhaft statt. Bei allen untersuchten Formen (außer Tubularia) findet man dieselben Verhältnisse. Auf einen gewissen Reiz hin schicken sich die Nesselzellen zur Wanderung an. Einen Reiz müssen wir annehmen, weil die Nesselzellen nicht sogleich die Wanderung unternehmen, wenn sie ausgebildet sind, sondern oft längere Zeit ruhig verharren. Sie stellen sich parallel der Stütz-

lamelle und bewegen sich mit ihrem hinteren (freien) Ende voraus, durch aktive Bewegung sich zwischen die Ektodermzellen drängend. Näheres über die Richtung und Geschwindigkeit der wandernden Nesselzellen werde ich später angeben.

Die abweichenden Verhältnisse, welche wir bei *Tabularia* vorfinden, müssen wir entschieden als sekundär bezeichnen. Schon in der allgemeinen Schilderung habe ich erwähnt, daß der distalste Teil des Stielektoderms wegen seines Baues für wandernde Nesselzellen unpassierbar ist, da gibt es keine interzellularen Lücken, wie sich solche sonst überall im Ektoderm finden. Die Differenzierung des distalen Stielektoderms zum Stützgewebe (auch die Stützlamelle ist an dieser Stelle sehr verdickt) stelle ich mir durch Vergrößerung des Hydranthen und die dadurch größer gewordene mechanische Inanspruchnahme dieses Teiles desselben entstanden vor, weil das Periderm gerade in dieser Höhe ganz dünn ist und allmählich schwindet. Die Annahme, daß die Stielektodermzellen des Knopfes spezifische Drüsenzellen wären, stimmt weder mit dem Bau noch mit der Funktion überein. Die Fähigkeit, das Peridermsekret (Kutikula) zu bilden, besitzt jede Stielektodermzelle, wie man sich experimentell überzeugen kann. Wenn man ein Stück Coenosark von irgend welchem Teil des Stieles aus dem Periderm ausdrückt, so rundet sich das ausgedrückte Gewebe ab und scheidet nach einiger Zeit auf der ganzen Oberfläche eine Peridermlamelle aus. Auf welche Weise sich die Nesselzellen bei *Tabularia* den hier herrschenden Verhältnissen angepaßt haben, daß sie nämlich nicht innerhalb des Ektoderms (intraektodermal) zum Hydranthen wandern, sondern durch die Stützlamelle und das Entoderm in das Stiellumen, darüber kann man nur Hypothesen aufstellen. Jedenfalls ist anzunehmen, daß die Nesselzellen auch hier früher intraektodermal gewandert sind, nachdem aber der Durchgang gesperrt worden ist, sich vor dem Hindernis angesammelt, durch den bei der Ansammlung entstandenen Druck die Stützlamelle passiv durchbrochen haben und zwischen den Entodermzellen in das Stiellumen gelangt sind.

Gegenwärtig wandern die Nesselzellen nie im Ektoderm hinauf. Ich habe nie eine Ansammlung von Nesselzellen im Ektoderm unterhalb des Knopfes angetroffen. Wie die Beobachtung zeigt, wandert die Nesselzelle von der Stelle, wo sie entstanden ist oder unweit davon durch die Stützlamelle. Dabei kann man eine gewisse An-

strengung der Nesselzelle konstatieren. Auf der Tafel I, Fig. 27 sind mittelst Zeichenapparates *intra vitam* einige nacheinander kontinuierlich verlaufende Stadien derselben Nesselzelle bei ihrer Bemühung, durch die Stützlamelle (im Stiele) zu gelangen, skizziert. Ich glaube nicht, daß dabei die Stützlamelle an der Stelle aufgelöst wird; die Beobachtungen deuten eher auf eine Durchbohrung der Zwischenlamelle hin. Während die Nesselzelle sich zwischen die Entodermzellen drängt, verändert sich ihr Plasma, es bläht sich auf und wird vakuolig (siehe Tafel I, Fig. 57); es scheint, als ob die Zelle sich auf das Schwimmen durch Verminderung ihres spezifischen Gewichtes vorbereiten würde. Das ist um so wahrscheinlicher, als das Plasma beim Zurückwandern wieder die normale Beschaffenheit annimmt. Eine einfache Einwirkung des Mediums scheint es auch nicht zu sein. Die bereits aufgestellten Knidenzellen von *Tubularia* zeigen diese Veränderung nicht, wenn sie künstlich aus dem Gewebe austreten. Ebenso wenig zeigen es Nesselzellen anderer Hydroidpolypen, wenn sie in die Gastralflüssigkeit oder das Seewasser gelangen. Die schwimmenden Knidozyten behalten ihre Form, wenn sie aus dem Gastralraum in das reine Seewasser gelangen.

Die Form der schwimmenden Nesselzellen ist so charakteristisch, daß man absolut nicht den Fehler begehen könnte, sie mit etwa als Beute verschluckten zu verwechseln. Das die Nesselzelle umgebende Plasma verändert sich bei dem Aufstellen durch die Stielbildung so, daß man herausgefallene sofort erkennen kann. Außerdem finden wir auch bei ganz jungen Hydranthen (auch Regeneraten), welche noch überhaupt aus der Peridermhülle gar nicht herausragen und keine Nahrung zu sich genommen haben, ebenso schwimmende Nesselzellen, gewöhnlich viel mehr, als bei älteren Individuen. Am leichtesten kann man sich natürlich von einer Auswanderung der Knidozyten durch direkte Beobachtung überzeugen. Wenn man einen Stielabschnitt distal und proximal abschneidet (unten vom Rhizom und oben vom Hydranthen befreit) und dafür sorgt, daß das abgeschnittene Stückchen am Objekträger nicht austrocknet (man kann auch die beiden Schnittwunden zubinden), so wird man in dem früher leeren Stiellumen nach einiger Zeit schwimmende Nesselzellen auffinden; wenn man auch nicht kontinuierlich beobachtet hat, so muß man doch zugeben, daß ein anderer Ursprung der schwimmenden Nesselzellen als eben das Stielektoderm ganz und gar ausgeschlossen ist. Die nähere Betrachtung wird weiter lehren, daß sie eben die Stützlamelle und das Entoderm durchwandern, ehe sie in das Stiellumen gelangen.

Etwas schwieriger ist es, die Einwanderung der Nesselzellen auf eine andere Weise als durch direkte Beobachtung zu beweisen. Während der Hydranthregeneration sehen wir massenhaft Nesselzellen hinaufschwimmen; hinausgeworfen werden sie nicht, sie können einfach nicht ausgeworfen werden, weil ja noch keine Öffnung vorhanden ist, bzw. wenn der Mund vorhanden ist, kann er nicht geöffnet werden, weil der regenerierende Hydranth in die enge Peridermröhre eingeschlossen ist (Tafel II, Fig. 7). Der werdende Hydranth füllt sich mit Nesselzellen, die nachweislich nicht an ihm entstanden sind, und von den schwimmenden Nesselzellen werden immer weniger (zerfallen sieht man sie nicht; wenn es geschähe, so wäre es leicht zu konstatieren, weil die Sklera der zerfallenen Kapseln sich lange erhält und leicht sichtbar ist); es bleibt gar nichts übrig, als eine Einwanderung anzunehmen. Durch direkte Beobachtung wird diese Annahme bestätigt (Tafel I, Fig. 21, 1—3), wie ich es oft tun konnte. Es ist bemerkenswert, daß bei Hydranthregeneraten (Taf. II, Fig. 7) an der Insertionsstelle der aboralen Tentakel die Stützlamelle zwischen Ento- und Ektoderm außerordentlich schwach entwickelt ist. Auf Taf. II, Fig. 5 u. 6 ist ein Stück des Hydranthen dargestellt, und zwar derjenige Teil, an welchem die Rückwanderung der herangeschwommenen Nesselzellen stattfindet. Die Einwanderung in das Gewebe geschieht auf dieselbe Weise wie die Auswanderung. Entoderm und die Stützlamelle werden durchbrochen und die Nesselzellen wandern basiepithelial zur Verbrauchsstätte. In Hydranthen ausgewachsener Individuen kann man auch verschluckte Nesselzellen finden, diese werden aber von den Nährzellen eingenommen; die einwandernden Nesselzellen liegen aber stets zwischen den Nährzellen eingeklemt und bewegen sich mittelst Lobopodien. Wenn man den Vorgang der Aus- und Einwanderung ursächlich nicht erklären kann, so kann man an der Tatsache selbst doch nicht zweifeln.

Die Geschwindigkeit, mit welcher die Nesselzellen wandern, ist sehr verschieden, im allgemeinen aber ziemlich gering. Ich habe viele Aufnahmen mit dem Zeichenapparat gemacht, ähnlich wie es MURBACH⁸⁾ getan hat. Immer nach einer bestimmten Zeit zeichnete ich die wandernde Knide ein und daneben einen fixen Punkt des Objektes. Auch die Bewegungen ganzer Gruppen von Nesselzellen habe ich auf diese Weise aufgenommen, wobei man die relative und absolute Bewegung unterscheiden kann (Taf. I, Fig. 29, Taf. II,

Fig. 2). Die größte Geschwindigkeit erreichen die Nesselzellen an ausgestreckten Tentakeln (Taf. I, Fig. 24) (bei Formen, wo die Kniden nur an der Spitze aufgestellt sind); hier wird höchstwahrscheinlich die Eigenbewegung auch durch (für die Nesselzelle günstige) äußere Umstände reichlich unterstützt.

Wenn die Nesselzelle zum Verbrauchsort gekommen ist, wird sie nach einigen Veränderungen sessil und zum Gebrauche fertig. Die am Orte des Gebrauches durchgemachten Veränderungen bestehen erstens darin (ich habe es an *Tubularia* studiert), daß sich die Nesselzelle an die Stützlamelle mittelst des am basalen Pole angehäuften Plasmas festheftet. Dann dreht sich die Knide mit ihrer Längsachse senkrecht zur Oberfläche des Ektoderms (Taf. I, Fig. 23). Der Zellkern liegt der Kapsel an. Das Plasma, welches sich mit verhältnismäßig großer Fläche der Stützlamelle anheftet, verengt sich allmählich oberhalb der Ansatzstelle (oder: zwischen der Ansatzstelle und der Basis der Knide) und wird immer länger, bis die Knide mit ihrem Explosionspol die freie Oberfläche erreicht hat (Taf. I, Fig. 6—10). Wenn das geschehen ist (oft schon etwas früher), werden das Knidozil und die übrigen Differenzierungen des Plasmas um den Explosionspol der Knide ausgebildet. Erst jetzt hat die Knidozyte ihre definitive Gestalt angenommen und ist schuffertig. Diese Beobachtungen konnte ich wegen der eigentümlichen Eigenschaft des Nesselzellplasmas machen, das sich *intra vitam* mit Methylenblau färbt, wenn sich die Knidozyte einmal an der Stützlamelle festgeheftet hat. Weil diese Reaktion während der Wanderung nicht eintritt, müssen wir annehmen, daß sich das Nesselzellplasma inzwischen verändert hat. Zuerst ist das Plasma körnelig, mit der weiteren Ausbildung des Stieles wird es glatt und stärker lichtbrechend. (Auf Taf. I, Fig. 6—10 bringe ich einige Stadien der Umbildung des Nesselzellplasmas zum Stiel.) Bei der Färbung bin ich folgendermaßen vorgegangen: Von einer konzentrierten Lösung von Methylenblau in destilliertem Wasser setzte ich einige Tropfen (je nach der Größe des Gefäßes, in welchem sich die Tiere befanden) dem Seewasser zu, in welchem die *Tubularia* war. Nach einiger Zeit ($\frac{1}{2}$ bis $\frac{3}{4}$ Stunde) schnitt ich einige aborale Tentakel ab, setzte sie auf den Objektträger und bedeckte sie mit dem Deckgläschen. Nachdem die Tentakel 2—3 Minuten so gestanden waren, trat allmählich die Färbung der Knidenstiele ein. Zuerst ist die Färbung ganz diffus, um sich dann auf das Knidenplasma zu konzentrieren, was ein sehr schönes Bild darbietet. Die ganz ausgebildeten Stiele färben sich intensiver, als die im Ent-

stehen begriffenen. Die Knidozile färben sich gar nicht, wohl aber die plasmatische Umhüllung der Kapsel (Theka). Auf diese Weise ist es mir gelungen, zu zeigen, auf welche Weise die Kniden zur Oberfläche gelangen; nicht wie man gewöhnlich angenommen hat, durch Hinaufwandern, um dann von der Oberfläche einen Stiel herunterwachsen zu lassen, sondern durch Stielbildung selbst (wenigstens bei Tubularia). Außerdem habe ich durch Methylenblaufärbung noch ein merkwürdiges Verhalten der Nesselzellstiele konstatiert: daß sie basal untereinander vielfach durch feinere Fäden im Zusammenhange sind (Taf. I, Fig. 11). Die Stiele sind an der Basis überhaupt flach ausgebreitet. Die Verbindung ist jedenfalls sekundär zustande gekommen. Über die Bedeutung dieser Verbindungen kann ich nichts sicheres angeben.

Noch eine Eigenschaft der Nesselzellstiele habe ich Gelegenheit gehabt, zu beobachten: es ist die außerordentliche Dehnbarkeit, mit Elastizität verbunden. Wenn man einem unter dem Deckgläschen liegenden, lebenden Tubulariatentakel Wasser entzieht, dadurch einem großen Drucke aussetzt, so wird der Tentakel abgeflacht und verbreitert; diese Verbreiterung machen die Nesselzellstiele mit und verlängern sich, dabei immer dünner werdend, um das 3—4fache ihrer ursprünglichen Länge (Taf. I, Fig. 10). Wenn man dann wieder Wasser zusetzt (also den Druck aufhebt), rundet sich der Tentakel wieder mehr ab, die Nesselzellstiele verkürzen sich und werden dicker. Es ist eigentlich diese Eigenschaft der Nesselzellstiele vorauszusetzen, weil ja mit dem Kontraktionszustande des Tentakels auch die Höhe des Ektodermepithels wechselt und die Nesselkapseln doch immer an der Oberfläche bleiben. Aus allem scheint mir hervorzugehen, daß der Nesselzellstiel eine Bildung sui generis ist und daß er nicht als homolog einer Muskel-, Stütz- oder Nervenfaser zu setzen ist. Auch mit Eisenhämatoxylin (HEIDENHAIN) färben sich die Nesselzellstiele tief schwarz, ebenso wie die von mir an den Tentakeln von Tubularia beobachteten Sinneszellenfortsätze oder wie die Muskelfasern.

Was die wandernde Nesselzelle veranlaßt, sich an einer bestimmten Stelle, wo sie gerade notwendig ist, festzusetzen, wobei oft die Stelle eine sehr bestimmte ist, wie z. B. bei Campanulariden, wo die Nesselzellen nur in Wirteln aufgestellt sind, die in gewissen Abständen voneinander stehen, und die Nesselzelle oft mehrere Wirtel passieren muß, bis sie zu einer leeren Stelle kommt, das

wissen wir nicht; ebensowenig, wie bei der Urkeimzelle, die ja oft so komplizierte Bahnen durchwandert, bis sie zur ganz bestimmten Reifungsstelle kommt. Auch wandern die Nesselzellen nicht immer in gleicher Anzahl, sondern zurzeit eines vergrößerten Gebrauches (Knospenbildung, Regeneration etc.) viel reichlicher. Wir können auch experimentell auf die Nesselzellen einen Reiz ausüben, damit sie sich massenhaft in Bewegung setzen. Ich habe bei der untersuchten Tubularia, welche keine Seitenknospen treibt, z. B. an dem basalen Teil des Stieles zwei gegeneinander gerichtete schiefe Einschnitte gemacht. Aus den beiden Schnittwunden wuchsen je ein Hydranth (senkrecht auf die Schnittwunde), dabei konnte ich eine massenhafte Wanderung von Nesselzellen aus der ganzen Umgebung der Einschnitte beobachten. Es wirkt also der Hydranthenbildungsreiz zugleich auch als Wanderungsreiz auf die Nesselzellen. An die Stelle, wo ein Tentakel entstehen soll (bei Formen, welche am ganzen Hydranthen Tentakel bilden), wandern die Nesselzellen (wie ich schon früher erwähnt habe) offenbar auf einen sie dorthin richtenden Reiz, so daß alle früher erwähnten Bildungsreize nicht nur die Nesselzelle überhaupt zur Bewegung veranlassen, sondern auch ihr die Richtung geben. Im allgemeinen geht die Richtung nach dem Hydranthen hinauf, ist aber nicht etwa durch die Schwerkraft bestimmt. Wenn wir nämlich ein Ästchen von Eudendrium, Campanularia oder einen Stiel von Tubularia ganz horizontal legen (am Objektträger bei der Beobachtung), so wandern die Nesselzellen die schon eingeschlagene Richtung weiter, ohne Rücksicht auf die stattgefundene Drehung, zum Verbrauchsorte hin. Am Hydroidpolypstock gibt es auch horizontal, schräg nach unten verlaufende Äste, was für die Wanderungsrichtung der Nesselzellen belanglos ist. Der Stock kann auch von der Unterlage herunterhängen, also gerade umgekehrt orientiert sein als gewöhnlich. Schneiden wir den Stiel von Eudendrium oder Tubularia ein und lösen dadurch eine Hydranthenbildung aus, so werden nicht nur die unter der Einschnittstelle befindlichen Nesselzellen zum Regenerate wandern, sondern auch jene oberhalb derselben Stelle liegenden Kniden, die also nach hinunter wandern müssen. Das zeigt gleichfalls, daß der Reiz für die Richtung der wandernden Nesselzelle bestimmend ist und nicht etwa äußere Einflüsse.

Es wird uns nicht wundern, wenn wir sehen, daß nicht alle von den vielen im Stiel (Coenosark) gebildeten Nesselzellen ihr Ziel erreichen: an den Verbrauchsort zu gelangen und dort aufgestellt zu werden. Ich habe schon früher erwähnt, daß sich bei

den Campanulariden oft sehr viele fertige Nesselzellen im Stiel ansammeln und durch die Stützlamelle und das Entoderm in das Stiellumen gelangen, dann findet man sie im Gastralraum des Hydranthen halb zerfallen, und sie werden von Entodermzellen aufgenommen und verdaut. Auch in Stielentodermzellen fand ich oft halbverdaute Nesselzellen. Bei Tubularia habe ich beobachtet, wie sich die wandernden Nesselzellen in das „Polstergewebe“ verirren und dort zwischen die Zellen durch amöboide Bewegungen drängen. Im allgemeinen möchte ich glauben, daß bei der Wanderung weniger Nesselzellen ihr Ziel verfehlen, als bei der Ausübung ihrer Funktion selbst.

Noch auf eines müssen wir bei der Besprechung der Nesselzellwanderung eingehen, nämlich, wie sich die Knide (Nesselkapsel und Inhalt) dabei verhält und was wir daraus in bezug auf das Wesen und die Funktion derselben schließen können. Trotz zahlreicher eingehender Untersuchungen, welche die Nesselzellen (physiologisch) erfahren haben, ist noch vieles unverständlich oder hypothetisch. Deshalb wird es von Nutzen sein, wenn ich das bei meinen Untersuchungen Beobachtete mitteile. In einem Punkte sind alle Autoren (der neueren Zeit) einig, darin, daß das wesentlichste an der Knide das Sekret ist, welches quellbar ist und durch dessen Verquellung die Energie geschaffen wird, welche nötig ist, um den Faden herauszustoßen (IWANZOFF⁴), SCHNEIDER¹⁴), ABRIE¹) etc.) Über die spezielleren Fragen: auf welchen Reiz hin die Kniden losgehen, wie das Wasser ins Innere der Kapsel gelangt, um das Sekret zur Verquellung zu veranlassen usf., herrschen sehr verschiedene Meinungen. Eine genauere Vorstellung über den ganzen Vorgang der Knidenexplosion hat für die hochdifferenzierten Kniden der Siphonophoren SCHNEIDER¹⁴) gegeben, diese kann aber schon deshalb nicht ohne weiteres allgemein gelten, weil der Vorgang bei Knidenformen, welche keine so hohe Differenzierung (Deckel, gefaltete Membran, Vakuum etc.) aufweisen, nicht derselbe sein kann, wie ihn SCHNEIDER für Siphonophorenkniden annimmt.

Wie ich schon früher angeführt habe, entwickeln sich die Kniden vor der Wanderung ganz vollständig, nur die Differenzierungen, welche vom Zellplasma (Theka) ihren Ursprung nehmen, werden erst am Orte des Verbrauches gebildet. Die Sklera hat ihre definitive Gestalt und Härte, das Basalstück und der Faden sind vorhanden. Ich glaube aber auf Grund des Verhaltens des

quellbaren Sekretes den Farbstoffen gegenüber annehmen zu dürfen, daß das Sekret der wandernden Nesselzellen wenigstens in vielen Fällen nicht ganz reif ist. So habe ich bei den Campanulariden beobachtet, daß sich das Sekret bereits aufgestellter Nesselzellen durch Hämatoxylin gar nicht färbt, jenes der Wanderkniden aber wohl (selbstverständlich beides in fixiertem Zustande). Bei Tubularia ist der Unterschied zwischen beiden nicht so groß. Nicht die Unreife des Sekretes allein ist es, welche die Wanderung der Nesselzellen ungefährdet und überhaupt möglich macht. Es spielen da auch andere Faktoren mit. Wie angegeben, wandern die Kniden mit dem Basalpol der Kapsel voran, so daß der gewiß empfindlichere Explosionspol nicht dem Drucke ausgesetzt ist. Es scheint aber, daß dieses Verhalten nicht direkt zum Schutze der wandernden Nesselzellen zustande gekommen ist. Da der Explosionspol der Kapsel an der Zelloberfläche angewachsen ist, können an dieser Seite die Lobopodien gar nicht gebildet werden; das meiste Plasma ist am hinteren Ende der Kapsel angesammelt, und deshalb, denke ich, geht es voran. Ganz gewiß muß die Knide während der Wanderung oft Druck und Stöße aushalten, weil sie oft Räume passieren muß, die viel enger sind als die Kapsel (z. B. das niedrige Epithel der keulenförmigen Tentakel etc., Taf. I, Fig. 24). Daß die Kapsel dabei nicht losgeht, wird auch darin seinen Grund haben, daß die rein mechanischen Reize (Einwirkungen) unzulänglich sind, eine Explosion zu veranlassen (das zeigen auch die Versuche von WAGNER¹⁷⁾ an Hydra). Die Nesselzellen sind ja, wie ich gleich zeigen werde, bereits im Wanderstadium explosionsfähig, es muß nur der Reiz ein entsprechender sein. Es wird die intraektodermal wandernden Nesselzellen auch Mangel an freiem Wasser zwischen den Epithelzellen an einer Explosion hindern, ohne Wasser aber gibt es vermutlich keine Explosion.¹⁾ Die intraektodermale Wanderung bietet

¹⁾ Bei dem Verquellen vergrößert sich das ursprüngliche Volumen des Sekretes um bedeutendes, wie ich das beobachten konnte: Unter dem Deckglase war zwischen vielen isolierten Kniden aus der Akontie einer Aktinie eine Luftblase. Die Kniden wurden an die Peripherie der Blase durch Wasserströmung (Oberflächenspannung) angezogen und gingen los mit den Fäden in die Luftblase schießend; das Sekret ergoß sich in den wasserleeren Raum und so konnte man die Menge desselben direkt beobachten. Das ergossene Sekret übertraf um bedeutendes das Volumen der Kapsel, welche sich nur um geringes verkleinert hat und nach der Explosion mit verquollenem Sekrete gefüllt war. Da um die isolierte Kapsel nur Wasser vorhanden war, so ist es wohl am wahrscheinlichsten, daß die Vergrößerung des Volums des Sekretes während der Explosion auf Kosten des umgebenden Wassers vor sich ging. Auch der Umstand, daß die längere Zeit hindurch in kleinen Mengen Seewasser (unter dem Deckglas)

also keine Explosionsgefahr. Ich habe nie eine wandernde Nesselzelle innerhalb des Gewebes losgehen gesehen, obwohl sie oft unter beträchtlichem Druck (Deckglas) gestanden sind. Alles das kann wohl die neuere Anschauung, wonach ein mechanischer Reiz (Druck, Zug, Stoß) nicht imstande ist, eine Explosion der Nesselzellen auszuüben, bestätigen, ausgenommen eine mechanische Beschädigung der Kapsel, wodurch der Wasserzutritt zum Sekret gestattet wird.

Interessanter sind die diesbezüglichen Verhältnisse bei Tubularia. Da kommen ja die Wanderkniden in die wässrige Gastralflüssigkeit und gehen nicht los. Daß dabei die Konzentration der Flüssigkeit keine Rolle spielt, sieht man daraus, daß die schwimmenden Nesselzellen auch in reinem Seewasser nicht losgehen. Man braucht den Hydranthen, der im Gastralraum Nesselzellen enthält, nur etwas zu drücken, so werden die Nesselzellen durch den Mund ausgestoßen. Reizt man solche Nesselzellen mit ganz verdünnter Essigsäure, so gehen die meisten los, auch ohne ein Knidozil und andere spezielle Vorrichtungen gehabt zu haben (Taf. I, Fig. 24). Also sind auch die Wandernesselzellen explosionsfähig. Die wasserdichte Sklera schützt das Sekret vor der Explosion.

Unlängst hat WAGNER¹⁷⁾ gezeigt, daß auch die aufgestellten Kniden (mit Knidozils) auch auf ziemlich grobe mechanische Reize nicht mit Explosion reagieren. Wenn wir dann sehen, daß die Nesselzellen, welche sonst Knidozils besitzen, auch ohne Vermittlung derselben losgehen können, so entsteht die Frage, ob überhaupt auch die plasmatische Theka (welche ja ohnehin später zusammenschrumpft) für die Explosion unumgänglich notwendig ist. Um das zu eruieren, ist es notwendig, die Kapsel von der Plasmahülle zu befreien. Bei Tubularia gelingt das sehr schwer, aber doch, und zwar durch Drücken eines abgeschnittenen Tentakels, wobei man aufgestellte Kniden so isolieren kann, daß sie ohne Plasma und Knidozil bleiben. Solche Kapseln gehen nicht ohne weiteres los (etwa durch Einwirkung des umgebenden Wassers), wohl aber auf Zusatz von etwas verdünnter Essigsäure. Noch leichter als bei Tubularia gelang mir die gänzliche Isolation der Kapsel aus der Akontie einer kleinen Aktinie (an solchen Nesselkapseln, die mit einer Plasmahülle aus dem Gewebe ausgestoßen worden sind, kann man

stehenden Knider, wobei die Konzentration des Seewassers sehr gesteigert wird, auch nach Reizung nicht losgehen, sondern nur halbswegs verquellen, ohne daß der Faden ausgestoßen wird, scheint mir darauf hinzuweisen, daß das freie Wasser für die Explosion unumgänglich notwendig ist.

diese wohl konstatieren); oft sind die großen länglichen Kapseln ohne sichtbare Ursache, also spontan losgegangen. Jedenfalls kann die Knide auch ohne Vermittlung von Plasma explodieren.

An diesen Kniden habe ich noch andere interessante Beobachtungen gemacht. Das reife, aber unverquollene Sekret der Nesselzelle färbt sich (intra vitam) mit Neutralrot sehr intensiv. Solange jedoch die Sklera ganz vollständig ist, dringt der Farbstoff nicht zum Sekret. Die vom Zellplasma umhüllten Kniden erscheinen bei Zusatz von Neutralrot (in destilliertem Wasser gelöst) rosarot, die Kniden ohne Plasmahülle ganz farblos¹⁾, dadurch kann man sie mit Sicherheit voneinander unterscheiden. Wenn einmal das Wasser zum Sekret gelangt (am Anfang der Explosion, wenn die Sklera am Explosionspol durchbrochen wird), verfärbt sich dasselbe rasch sehr tief, um sich bei der Verquellung (Verflüssigung) wieder zu entfärben. Dabei habe ich beobachtet, wie sich inmitten des verquollenen Sekretes einige Körner von unverquollenem Sekrete befinden. Diese werden in den Faden getrieben (offenbar durch den Druck, der beim Verquellen entsteht) und bewegen sich innerhalb des Fadens rasch, immer kleiner werdend, d. h. sie verquellen (Taf. I, Fig. 26). Daraus folgt, daß die Sklera wasserdicht, die Intima (SCHNEIDER¹⁴⁾, deren Fortsetzung der Faden ist, dagegen für Wasser durchlässig ist. Die erste Menge des Wassers muß jedenfalls an bereits dazu prädestinierter Stelle eintreten. Das ist die Stelle, wo die Intima in den Faden (d. h. das Basalstück desselben) umbiegt; dort befindet sich in der Sklera eine Öffnung, welche durch den Deckel geschlossen ist. Die Hauptfrage des Problems ist nun, auf welchen Reiz hin und auf welche Weise der Deckel abgesprengt wird. Einen sehr wahrscheinlichen Erklärungsversuch hat für die hochkomplizierten Nesselzellformen der Siphonophoren, wie früher erwähnt, SCHNEIDER¹³⁾ gegeben. Die gleiche Erklärung wird natürlich auch für andere Nesselzellen, welche ein Knidozil und die übrigen Vorrichtungen besitzen, Geltung haben. Wo dies aber nicht der Fall ist, wie z. B. bei den untersuchten Nesselzellen aus der Akontie der Aktinie oder bei ganz isolierten Kniden von Tubularia, welche vorher ein Knidozil wohl besessen haben, und noch vielen anderen Formen, müssen wir uns den Vorgang etwas anders denken, als

¹⁾ Bei Hydra dringt die Methylenblaufarbe wohl in die reifen Kniden ein und verfärbt das Sekret, ohne daß es verquillt. Die Farbe der Sklera bleibt dabei durchschimmernd, wenn aber eine solche Knide losgeht, dann verändert sich die Färbung des Sekretes. Es wird ganz tiefblau und opak und entfärbt sich bei der Verquellung allmählich. Das Sekret hat sich vermutlich verändert.

dies SCHNEIDER tat. Hier muß der Reiz wohl direkt, ohne Vermittlung des Knidozils, der gefalteten Membran und des Vakuums einwirken. Ich habe bei knidozillosen Kniden beobachtet, daß knapp vor der Explosion das Basalstück, welches dem Deckel bzw. der Sklera dicht anliegt, um ganz wenig über die Kapseloberfläche steigt und darauf dann die eigentliche Explosion erfolgt. Als ersten Effekt des Reizes stelle ich mir nicht eine mechanische Ab Sprengung des Deckels vor, worauf dann durch Ermöglichung der Wasserzufuhr die Explosion ausgelöst würde. Wir sehen überhaupt an der Knide keine Vorrichtung, die uns das mechanische Abspringen des Deckels wahrscheinlich machen würde. Ich denke mir den Vorgang vielmehr so: durch einen Reiz chemischer Natur (bei ganz reifen Kniden) wird am Explosionspol an der Stelle, welche von vorneherein etwas abweichend beschaffen ist (Deckel), dem Wasser, wenn auch in ganz geringer Menge, der Eintritt auf eine nicht näher zu bezeichnende Weise ermöglicht, wodurch die zur Sprengung des Deckels nötige Energie entbunden wird. Wenn der Deckel gesprengt ist, dann dringt das weitere Wasser leicht ein und die Explosion ist bewerkstelligt.

Wir sind genötigt, uns eine solche Vorstellung von der Explosionsweise der knidozillosen Kniden zu bilden, weil wir an solchen Kniden keine Vorrichtungen finden, welche eine mechanische Wirkungsweise des Reizes zulassen würden. So habe ich an den Kniden bei Aeoliden, welche nach GROSVENOR von verzehrten Knidariern herrühren, beobachtet, daß viele von ihnen ganz ohne Plasmahülle und Knidozils sind und viele in einer Zelle des Tieres eingebettet sich finden; auf einen Reiz hin (chem.) gehen fast alle in derselben Zelle befindlichen Kniden (oft von verschiedener Art) los. Die wandernden Kniden von Tubularia (noch ohne Knidozile) ebenso wie jene isolierten, welche ein Knidozil gehabt und dieses bei der Isolation verloren haben (ohne dabei loszugehen), explodieren auf einen chemischen Reiz hin (bei den wandernden muß der Reiz stärker sein). Weil das Wasser durch die Sklera nicht zum Sekret gelangen kann, bleibt nur die am Explosionspol präformierte Stelle übrig, die bloß auf chemische Reize hin für das Wasser passierbar wird. In dieser Hinsicht ist folgender Fall interessant: es war eine wahrscheinlich anormal gebaute Knide, das Basalstück reichte nicht bis zum Explosionspol. Auf Zusatz von etwas 2% Essigsäure gingen die normalen Kniden los, die früher erwähnten aber hatten zwar offenbar Wasser aufgenommen, weil das Sekret aufgequollen war und die Sklera auf einer Stelle stark

ausgebuchtet hatte, aber die Explosion ist ausgeblieben. (Taf. I, Fig. 25.) In geringerem Umfange haben sich noch manche andere Kniden, die längere Zeit unter dem Deckgläschen gelegen sind, ausgebuchtet (teilweise Verquellung). Es ist sehr unwahrscheinlich, daß es sich um verletzte Kniden handelt, weil solche gleich das Sekret ausgießen würden.

Wie ich mich durch Versuche überzeugt habe, kann die, wenn auch ziemlich bedeutende Verminderung der Konzentration des Mediums die ganz isolierte oder auch die vom Zellplasma umgebene Knide nicht zur Explosion bringen. Nur wenn man dem Seewasser, in welchem sich die Kniden befinden, sehr rasch viel destilliertes Wasser zusetzt, dann gehen wohl manche los oder sie verkleinern sich um bedeutendes, ohne loszugehen. Dabei scheint die Sklera für das Wasser wie auch für das verquollene Sekret durchlässig geworden zu sein. Auch unter einem anderen Umstande tritt dasselbe auf. Wenn sich nämlich die Kniden längere Zeit unter einem Druck befinden (unter dem Deckgläschen gepreßt), verquillt nach einiger Zeit das Sekret ganz allmählich, die Explosion bleibt aus, das Volumen der Knide wird kleiner. Wir müssen notwendigerweise annehmen, daß das verquollene Sekret durch die gesamte Oberfläche der Sklera hindurch diffundiert ist, weil die Knide nur wenig deformiert wird. Daß das Sekret wirklich verquollen ist, kann man außer durch verändertes Verhalten den Farbstoffen gegenüber auch durch die Veränderung des Lichtbrechungsvermögens erkennen. Außerdem wird die Sklera nach dem Verquellen des Sekretes weich, läßt sich knicken und fälteln. Das alles habe ich nur deshalb erwähnt, um zu zeigen, wie sich die Sklera durch Einwirkung äußerer Umstände in der Tat in ihren Eigenschaften ändern kann, daß heißt ebensoviel, wie, daß sie reizbar ist, was jedenfalls für den Explosionspol in viel höherem Maße gelten wird. Somit wäre die Explosionsweise der einfachen Kniden und das Verhalten der Nesselzellen während der Wanderung unserem Verständnis nähergerückt.

Kurze Zusammenfassung.

1. Die Kniden werden ganz allgemein im Coenosark, das vom Perisark umgeben ist, produziert, wo sie nicht gebraucht werden können.

2. Sie wandern vielmehr in ausgebildetem Zustande hauptsächlich durch aktive Bewegungen zu den Verbrauchsstellen (Tentakel der Hydranthen, Knospen, Regenerate) *a*) intraektodermal

(das ist der weitaus häufigste Fall) oder *b*) (bei Tubularia) auf kombinierte Weise: Im Coenosark aktiv durch die Stützlamelle und das Entoderm in das Stiellumen; von da passiv durch den Flüssigkeitsstrom in den Zentralmagen, wo sie wieder in das Gewebe (des Hydranthen) eintreten und durch aktive Bewegungen zur Verbrauchsstelle gelangen.

3. Die Nesselzellen wandern in der Richtung gegen den Verbrauchsort, wenn ein „Verbrauchsreiz“ auf sie einwirkt; die Geschwindigkeit ist verschieden, aber im allgemeinen ziemlich gering.

4. An dem Verbrauchsort angelangt, bilden die Nesselzellen die noch fehlenden akzessorischen Bestandteile aus (Stiel, Knidozil etc.) und werden, wie es an Tubularia beobachtet wurde, durch das Auswachsen des Stieles zur Oberfläche gehoben.

5. Die Wanderung der Knidozyten ist von großer Bedeutung, indem durch allmählich eintretende Arbeitsteilung das Coenosark die Rolle des Knidenlieferanten übernimmt.

6. Die Wanderkniden sind explosionsfähig, gehen aber erst auf einen chemischen Reiz hin los; normalerweise explodieren sie während der Wanderung trotz ziemlich starker mechanischer Insulte nicht.

7. Die ganz isolierten Kniden (ohne Plasmahülle) sind explosionsfähig, daher müssen wir annehmen, daß die sonst wasserdichte Sklera auf chemische Reize am Explosionspole für das Wasser durchlässig wird (daß sie direkt reizbar ist).

Literaturverzeichnis.

Die bis zum Jahre 1897 erschienenen Arbeiten über die Nesselzellen überhaupt findet man im Referate von LENDENFELD: Biol. Zentralblatt, Bd. XVI, ziemlich vollständig zusammengestellt. Hier ist nur das notwendigste angeführt.

1. P. ABRIE, Sur le fonctionnement des nematocystes des Coelentérés. C. R. Soc. Biol. Paris T. 56.
2. J. CIAMICIAN, Über den feineren Bau und die Entwicklung von Tubularia mesembryanthemum. Zeitschr. f. wiss. Zoologie, 1879, Bd. XXXII.
3. H. GRENACHER, Über die Nesselkapseln von Hydra. Zoologischer Anzeiger, 1895, Bd. XVIII.
4. N. IWANZOFF, Über den Bau, die Wirkungsweise und die Entwicklung der Nesselkapseln der Coelenteraten. Bull. de la Soc. imp. d. nat. d. Moscou T. X. 1896.
5. C. F. JICKELI, Der Bau der Hydroidpolypen I. Morph. Jahrb., 1883, Bd. VIII.
6. R. V. LENDENFELD, Die Nessel-einrichtungen der Aeoliden. Biol. Zentralblatt, 1904, Nr. 24.
7. C. MÖBIUS, Über den Bau, den Mechanismus und die Entwicklung der Nesselkapseln einiger Polypen und Quallen. Hamburg 1866.
8. L. MURBACH, Beiträge zur Kenntniss der Anatomie und Entwicklung der Nesselorgane der Hydroiden. Arch. f. Naturgeschichte, 1894, Jahrg. 60, Bd. I.
9. Derselbe, Hydroids from Wood's Holl. Quart. Journ. of micr. Sc., 1899, Vol. 42.
10. M. NUSSBAUM, Über die Teilbarkeit der lebendigen Materie. I. Arch. f. mikr. Anatomie, 1887, Bd. 29.
11. K. C. SCHNEIDER, Histologie von *Hydra fusca*. Arch. f. mikr. Anatomie, 1890, Bd. XXXV.
12. Derselbe, Einige histologische Befunde an Coelenteraten. Zool. Anzeiger, 1891, Bd. XIV.
13. Derselbe, Einige histologische Befunde an Coelenteraten. Jenaer Zeitschr. für Naturwissenschaft, 1892, Bd. 27.
14. Derselbe, Mitteilungen über Siphonophoren V. Nesselzellen. Arbeiten aus dem zool. Institut, Wien 1900, Bd. XII.
15. F. E. SCHULZE, Über den Bau und die Entwicklung von *Cordylophora lacustris* (Allman). Leipzig 1871.
16. Derselbe, Über den Bau von *Syncoryne Sarsii* (Lovén). Leipzig 1877.
17. G. WAGNER, On some movements and reactions of Hydra. Quart. Journ. of micr. Sc., 1905, Vol. 48.
18. A. WEISMANN, Die Entstehung der Sexualzellen bei den Hydromedusen. Jena 1883.
19. C. GROBBEN, Über Podocoryne carnea Sars. Sitzgsber. K. Akad. d. Wissensch. Wien. Bd. LXXII, 1875.

Tafelerklärung.

Tafel I.

- Fig. 1. Teil eines Längsschnittes aus dem Stiel von Tubularia; zeigt eine Nesselzelle, die eben aus dem Ektoderm durch die Zwischenlamelle in das Entoderm vorgedrungen ist. Fixierung mit FLEMING'scher Mischung, Färbung mit DELA FIELDS Hämatoxylin. Gezeichnet mit Zeichenapp. Vergr. Leitz, Ok. 4. Obj. 7. *P* Periderm; *Ek* Ektoderm; *Z* Zwischenlamelle; *En* Entoderm; *K* Kern der ektodermalen Epithelzelle; *Nb* Nesselbildungszelle; *W* wandernde Nesselzelle.
- Fig. 2. Wie in Fig. 1. Nur ist die wandernde Nesselzelle bereits weiter vorgedrungen.
- Fig. 3. Wie in Fig. 1. Die wandernde Nesselzelle knapp vor dem Verlassen des Coenosarks, in das Stiellumen eintretend.
- Fig. 4. Teil aus dem Längsschnitt des Hydranthen von Tubularia aus der Gegend der Aboraltentakelbasis, um die Rückwanderung der wandernden Nesselzelle zu zeigen. FLEMING-DELA FIELDS Hämatoxylin. Zeichenapp. Leitz, Ok. 2, Obj. 5. Bezeichnung wie früher, außerdem *St* entodermales Stützgewebe (Tentakelbasis); *T* Tentakel.
- Fig. 5. Optischer Längsschnitt aus dem Stiel von Stauridium. Nach dem Leben gezeichnet. Vergr. Leitz, Ok. 4, Obj. 7.
- Fig. 6—10. Verschiedene Stadien der Stielbildung der Nesselzellen im Tentakel von Tubularia. Vitale Färbung mit Methylenblau. Nach dem Leben gezeichnet. Vergr. Leitz, Ok. 4, Ölimm. $\frac{1}{12}$. *S* Stützlamelle; *K* Kern der Nesselzelle; *Ki* Knide; *Si* plasmatischer Stiel; *B* der basale, verbreitete Teil des Stieles.
- Fig. 11. Flächenbild aus dem Tentakel von Tubularia mit Methylenblau behandelt, die Zusammenhänge der Nesselzellstiele zeigend. Nach der Natur gezeichnet. Vergr. Leitz, Ok. 4, Imm. $\frac{1}{12}$. Bezeichnung wie früher.
- Fig. 12. Wandernde Nesselzelle aus dem Hydranthen von Tubularia. Es sind zwei Stadien der Pseudopodienbildung dargestellt. Nach dem Leben gezeichnet. Vergr. Leitz, Ok. 4, Obj. Imm. $\frac{1}{12}$.
- Fig. 13. Nesselzelle von Stauridium. In *a* ist die Kapselkontur gezeichnet; in *b—d* nur der basale Teil derselben. Das Plasma am Hinterende der Kapsel zeigt pseudopodienartige Fortsätze. Nach dem Leben gezeichnet. Vergr. Leitz, Ok. 4, Imm. $\frac{1}{12}$.
- Fig. 14. Eine schwimmende Nesselzelle, die auf Zusatz von 2% Essigsäure losgegangen ist. *Pl* Zellplasma. Nach dem Leben mit Zeichenapp. gezeichnet. Leitz, Ok. 4, Imm. $\frac{1}{12}$.
- Fig. 15—17. Schwimmende Nesselzellen von Tubularia, aus einem Schnittpräparate (FLEMING-DELA FIELDS Hämatoxylin). Mit Zeichenapp. gezeichnet. Leitz, Ok. 4, Imm. $\frac{1}{12}$.
- Fig. 18. Flächenbild aus dem Hydranthen von Tubularia. Es ist eine Ektodermepithelzelle mit einer aufgestellten Nesselzelle dargestellt, um die Lagerungsweise der Nesselzelle zu zeigen. Nach dem Leben gezeichnet. Zeichenapp. Leitz,

Ok. 4, Imm. $\frac{1}{12}$. *G* Grenzlinie der Epithelzelle; *Ki* Knide, die sich in deren Mitte befindet und mit einem Knidozil die Zelle an der Oberfläche durchbohrt. Die Nesselzelle befindet sich nicht in der Epithelzelle, sondern in einem bis zur Oberfläche reichenden Hohlraum derselben.

Fig. 19—20. Kniden von Stauridium. 19 vor, 20 nach der Explosion. Nach dem Leben gezeichnet. Leitz, Ok. 4, Imm. $\frac{1}{12}$, Zeichenapp.

Fig. 21. Optischer Längsschnitt aus dem Hydranthen von Tubularia. Rückwanderung einer Nesselzelle in das Ektoderm. Nach dem Leben gezeichnet. Leitz, Ok. 4, Obj. 5, Bezeichnung, wie in Fig. 1. Es sind nur die Zellkonturen angegeben.

Fig. 22. Spitze des Tentakels von Stauridium. Nach dem Leben gezeichnet. Eine wandernde Nesselzelle ist eben angekommen. Leitz, Ok. 4, Obj. 7, *Pa* Palpozil.

Fig. 23 *a*) bis *d*). Vier Stadien der Aufrichtung einer eingewanderten Nesselzelle (am Tentakel von Tubularia). Nach dem Leben mit Zeichenapp. gezeichnet, der ganze Vorgang hat 15 Minuten gedauert. Es ist nur die Stützlamelle und die Kontur des Kapsel ausgeführt.

Fig. 24. Stück eines Tentakels von Stauridium. Nach dem Leben mit Zeichenapp. gezeichnet. Das Ektoderm ist nur an einer Seite eingetragen. Der Weg von einer Querlamelle zur anderen ist in 3 Minuten zurückgelegt worden. Mit punktierter Linie ist die Kapsel nach 3 Minuten gezeichnet. Leitz, Ok. 4, Obj. 7.

Fig. 25. Isolierte Knide einer Aktinie, in welcher das Sekret verquollen war, ohne daß sie losgegangen wäre. Die Sklerawand ausgebuchet. Nach dem Leben gezeichnet. Leitz, Ok. 4, Imm. $\frac{1}{12}$.

Fig. 26. Der Explosionspol einer Aktinienknide gleich nach der Explosion, mit Neutralrotlösung gefärbt. Die im Basalstück des Fadens sich befindlichen tief gefärbten Sekretballen bewegten sich vorwärts im Faden, dabei verfließend. Nach dem Leben gezeichnet. Leitz, Komp.-Ok. 8, Imm. $\frac{1}{12}$.

Fig. 27. Acht Stadien der Zwischenlamellen-Durchbrechung. Optische Querschnitte aus dem Stiel von Tubularia. Es sind nur die Konturen der Zwischenlamelle, des Periderms und der Wanderknide nach dem Leben gezeichnet. Leitz, Ok. 4, Obj. 5.

Fig. 28. Stück eines Längsschnittes des „Knopf“-Ektoderms von Tubularia. FLEMMING-Eisenhämatoxylin. Leitz, Ok. 4, Obj. 5.

Fig. 29. Zwei längliche wandernde Nesselzellen von Tubularia (im Stiel), es sind nur die Konturen der Kapseln angegeben. Drei nacheinander folgende Stadien der Bewegung. Nach dem Leben mit Zeichenapp. gezeichnet. Leitz, Ok. 4, Obj. 7.

Tafel II.

Fig. 1. Teil eines Längsschnittes von Campanularia, und zwar Übergangsstelle vom Stiel zum Hydranthen, um die Überwanderung der Nesselzellen zu zeigen. FLEMMING'S Eisenhämatoxylin. Zeichenapp. Leitz, Ok. 4, Imm. $\frac{1}{12}$ und zirka um die Hälfte verkleinert. *V* diaphragmaartiger Vorsprung des Periderms; *H* Hydrothek; *Dr* Drüsenzelle des Ektoderms. Übriges wie früher.

Fig. 2. Wandernde Nesselzellen in einer Knospe von Campanularia. Nach Ablauf von je 3 Minuten sind dieselben drei Kniden mit Zeichenapp. aufgenommen. Eine Knide ist mit einem Sternchen bezeichnet. Nach dem Leben gezeichnet. Leitz, Ok. 4, Obj. 7.

- Fig. 3. Optischer Längsschnitt durch die Körperwand eines noch unbeschriebenen Hydroidpolypen. Nach dem Leben gezeichnet. Die Wanderknide wölbt das flache Ektoderm stark vor. Leitz, Ok. 4, Obj. 7.
- Fig. 4. Stück eines Längsschnittes aus dem Stiel von *Campanularia*. Im Ektoderm sind viele Nesselzellen. Einzelne dringen durch die Zwischenlamelle zwischen die Entodermzellen vor. FLEMMING-Eisenhämatoxylin. Zeichenapp. Leitz, Ok. 4, Obj. 7.
- Fig. 5 u. 6. Stücke des Längsschnittes von *Tubularia* aus der Hydranthenwand oberhalb der Insertionsstelle der aboralen Tentakeln, mit rückwandernden Nesselzellen zwischen den Entodermzellen. Sublimat-Hämatoxylin. Zeichenapp. Leitz, Ok. 4, Obj. 7.
- Fig. 7. Halbschematischer Längsschnitt durch einen jungen Hydranthen von *Tubularia*, der das Periderm noch nicht verlassen hat. Im Gastrallumen sind die schwimmenden Nesselzellen angedeutet. FLEMMING-Hämatoxylin. Zeichenapparat Leitz, Ok. 2, Obj. 3, verkleinert. *oT* orale Tentakel; *aT* aborale Tentakel.
-

Zur Kenntnis der polydisken Strobilation von *Chrysaora*.

Von
Mat. Heric.

(Mit 1 Tafel und 1 Textfigur.)

Die Angaben über die Strobilation der Scyphomedusen ergänzen und bestätigen sich teils gegenseitig, teils weichen sie in wesentlichen Punkten ab, ein Umstand, der immer wieder Anlaß zu neuen Untersuchungen geboten hat. Auch in vorliegender Arbeit wurde ein Versuch gemacht, diesen Prozeß näher kennen zu lernen. Ich will an dieser Stelle die angenehme Pflicht erfüllen, Herrn Professor HATSCHKE für die Anregung zu dieser Arbeit, sowie für die wohlwollende Förderung derselben meinen aufrichtigsten Dank auszusprechen. Ebenso standen mir Herr Professor SCHNEIDER und Herr Privatdozent Dr. JOSEPH stets in entgegenkommendster Weise mit Rat und Tat zur Seite; dafür, sowie für die lehrreichen Präparate, die mir jener zur Verfügung gestellt, bin ich ihnen zu bestem Danke verpflichtet.

Das untersuchte Material stammt von der k. k. zoologischen Station in Triest. Die mit FLEMMINGScher Flüssigkeit fixierten und in Schnittserien (4 μ) zerlegten Objekte wurden mit Eisen-Hämatoxylin gefärbt.

Historisches.

Der Entwicklungszyklus der Scyphomedusen, dessen einzelne Stadien man schon vorher kannte, aber als solche nicht erkannte, ist zuerst von M. Sars (1841, 15) beschrieben worden. Auch seither hat es an Publikationen über dieses Thema nicht gefehlt. Doch möchte ich davon nur dasjenige hervorheben, was sich auf die

Strobilation, und zwar insbesondere auf die Bildung des Mundrohres der Ephyren, die Natur seiner inneren Auskleidung, Veränderungen an den Septen, die Septaltrichter, die Abstoßung der Ephyren und die Regeneration des Polypenrestes bezieht.

Die Strobilation wurde teils an mono- teils an polydisken Larven verfolgt, an Formen, zwischen denen kein wesentlicher Unterschied besteht, da, wie allgemein angenommen wird, die polydiske Strobila aus der monodisken durch „Verzögerung in der Ablösung der Ephyren und Beschleunigung der Regeneration“ (CLAUS, 1893; 4, 35) oder durch „Abkürzung und Zusammenziehung der sich wiederholenden Entwicklungsvorgänge“ hervorgegangen ist (CLAUS, 1893; 4, 18). Was nun die Beurteilung der Strobilation betrifft, so geht die allgemeine Ansicht im Gegensatze zu HAECKEL (1879, 10, 475; 1881, 11, 16), der sie für terminale Gemmation hält, dahin, daß sie als Querteilung der Scyphostoma aufzufassen ist, die zur Entwicklung der Meduse führt. Während nun die meisten Forscher in dem Entwicklungszyklus der Scyphomedusen einen Generationswechsel sehen, spricht GOETTE (1887, 6, 51) von einer „ununterbrochen fortschreitenden Metamorphose, verbunden mit ungeschlechtlicher Vermehrung“.

Monodiske Strobila. Kommt es an dem Scyphostoma zur Entwicklung einer einzigen Ephyra mit darauffolgender Regeneration des Polypenrestes zu einem neuen Scyphostoma, so sprechen wir von einer monodisken Strobila. GOETTE (1887, 6, 42) und FRIEDEMANN (1902, 5, 254) vertreten in ihren Arbeiten die Ansicht, daß die Ephyrabildung an dem achtarmigen Scyphostoma eintritt und unter Rück-, Um- und Neubildungen unabhängig von der Strobilation vor sich geht, diese erst mit der „Durchschnürung“ zwischen der Ephyra und dem Polypenrest beginnt.

Man ist darüber einig, daß das Mundrohr der aus der monodisken Strobila hervorgegangenen Ephyra die ungewandelte Proboscis des Scyphostoma repräsentiert. Welchem Blatte gehört nun die innere Auskleidung der Proboscis, bzw. des Mundrohres an? Bei der Beantwortung dieser Frage ist es wichtig zu wissen, wie der Mund an der Larve des Scyphostoma gebildet wird.

HAECKEL (1881, 11, 12) führt die Mundbildung auf die Wiedereröffnung des Prostoma zurück; desgleichen HEIN (1900, 13, 419, 426), nach dessen Berichten „eine vollkommene Verwachsung des planulären Prostoma niemals zustande kommt“. CLAUS (1891, 3, 9) beobachtet an dem distalen Ende eine ektodermale Einstülpung, die „wenigstens teilweise zur Bildung der Proboscis hervortritt“,

und glaubt entgegen seiner früheren Ansicht, daß die innere Auskleidung der Proboscis ektodermaler Natur sei. Dies stellt sich aber auf Grund seiner neuen Untersuchungen (1893, 4, 13) als unrichtig heraus, indem er die Grenze zwischen Ento- und Ektoderm am freien Rande der Proboscis erkannten.

GOETTE, dessen Angaben in der Arbeit von HYDE (1894, 14, 533) Bestätigung finden, beschreibt eine ektodermale Einstülpung, in deren Grunde diese mit dem Entoderm verwächst. Es tritt ein Durchbruch beider Blätter ein, um die Schlundpforte zu bilden, während der Mund selbst am oberen Ende der genannten Einstülpung, die zum Schlundrohr wird, zu suchen ist. Zugleich mit der Einstülpung wird in der Hauptebene ein Magentaschenpaar angelegt (Scyphula-Stadium 1887, 6, 10); diesem folgt alsbald die Bildung des zweiten Paares in der Querebene (polypoides Scyphostoma, 1887, 6, 14). Die beiden Magentaschenpaare finden sich um das Schlundrohr angeordnet und sind von diesem durch die Taschenvorhänge getrennt.¹⁾

Wie erfolgt die Umbildung der Proboscis zum Mundrohr der Meduse? GOETTE (1887, 6, 27) gibt an, daß sich die merklich verkürzten Taschenvorhänge verbreitern und deshalb die vier Magentaschen vom Schlundrohr rücken. Die Proboscis wird septal (= interrädial) abgeplattet und nach und nach eingebuchtet, um dem Mundrohre die charakteristische Gestalt zu geben. Nach diesen Veränderungen ist das polypoide Scyphostoma zum medusoiden geworden.

Im weiteren Verlaufe der Metamorphose beschreibt dieser Autor die Rückbildung der Septen, die mit der schon von A. SCHNEIDER (1870, 16, 364) angegebenen Bildung des Septalostiums unter der Basis der Septalentakel (1887, 6, 31) auftritt. Infolge der Fortsetzung dieses Ostiums nach abwärts erfolgt die Ablösung der Septen von der Wand. Dadurch kommt der „Magentaschenraum“ (GOETTE) oder „Ringsinus“ (CLAUS) zustande, indem die Magentaschen in einen einheitlichen Raum zusammenfließen, wie es A. SCHNEIDER zuerst gesehen (1870, 16, 365). Das Septum stellt nun in seinem von der Wand getrennten Teile einen „koni-schen Schlauch“, bestehend aus der entodermalen Umhüllung der Septaltrichter, dar. Im Fuße bleibt das Septum mit der Magen-

¹⁾ GOETTE gibt in seiner Pelagia-Arbeit (1893, 9, 651, 649) an, daß nicht nur das Schlundrohr, sondern auch das zweite Taschenpaar (in der Querebene), sowie die Septen „mit Ausnahme der Flächen, welche der Lichtung der entodermalen Magentaschen zugekehrt sind“, ektodermaler Natur sind.

wand vereinigt. Wenn schließlich die Stamm- und Flügellappen mit entsprechenden Taschen des Magenraumes. ferner die Sinneskolben zur Entwicklung gekommen sind, haben wir das Stadium der *Scyephyra* (= monodiske Strobila) vor uns, die nach erfolgter Ablösung (= Strobilation) zur Ephyra wird, wie es GOETTE (1887, 6, 44) beschreibt.

Polydiske Strobila. Nach GOETTES Angaben durchlaufen sämtliche Ephyrenanlagen „die Vorstufen des Scyphostoma und dessen Metamorphose zur Ephyraform“ (1887, 6, 45); allerdings unterbleibt in der Regel die Tentakelbildung. Im Gegensatze zu GOETTES und FRIEDEMANN'S Ansicht (vide oben) beginnt nach CLAUS (1883, 2, 9, 14; 1893, 4, 45), dem wir eingehende Untersuchung der polydisken Strobila verdanken, die Ephyrabildung zugleich mit der queren Einschnürung des Scyphostoma und der Bildung des Ringsinus, so daß die Strobilation gleichbedeutend der Ephyrabildung erscheint.

Während nun das Mundrohr der terminalen Ephyra ebenso wie an der monodisken Strobila aus der Proboscis hervorgeht, muß jenes an allen nicht terminalen Ephyren neuangelegt werden. Wie dieser Prozeß vor sich geht, darüber liegen abweichende Befunde vor.

HAECKEL (1881, 11, 17) und CLAUS (1877, 1, 18; 1893, 4, 25) führen die Anlage des Mundrohres aller nicht terminalen Ephyren auf das Verbindungsrohr zweier Ephyren zurück. CLAUS (1893, 4, 28) beschreibt eine hügelartige Erhebung der zentralen Subumbrella. Jene trennt sich infolge der Umwachsung der vier zum Mundrohre gehörenden Septenteile teilweise von diesen, „so daß im Umkreise der vier Stränge ein ringförmiger peripherischer Raum auftritt“. Da sich hierauf diese Septenabschnitte auch in ihren oberen Enden von der entsprechenden Wand des Mundrohres ablösen, bleiben nur ihre unteren Enden mit dem Mundrohr verwachsen und verursachen darin die charakteristische Form des Mundkrenzes. Die vier von der Wand getrennten Septenteile ziehen als strangförmige Gebilde frei durch das obere Ende des Mundrohres zur Exumbrella der vorausliegenden Ephyra hin.

Nach GOETTE (1887, 6, 45) wird dagegen das Mundrohr regeneriert, da er glaubt, daß bei der Abstoßung der Ephyra das Verbindungsrohr zwischen dieser und der folgenden Ephyra zugrunde geht, und behauptet, die Regeneration des Mundrohres setze erst dann ein, wenn die Ephyra nach erfolgter Ablösung der terminalen bzw. der vorausliegenden Ephyra an die Spitze des ganzen Satzes zu liegen kommt.

Auch über die Ablösung der Ephyren liegen verschiedene Befunde vor. CLAUS (1893, 4, 30) beschreibt sie folgendermaßen. Sobald die quere Einschnürung eine beträchtliche Tiefe erreicht hat, tritt die Trennung der Exumbrella von dem Mundrohre der folgenden Ephyra ein, worauf beide Blätter an der Trennungsstelle mit einander verschmelzen. Die Ephyren einer polydisken Strobila, an der dieser Prozeß, bei der terminalen Ephyra beginnend, zum Fuße vorschreitet, hängen schließlich mittelst der schon stark rückgebildeten Stränge, deren Herkunft bereits oben erörtert wurde, zusammen. Ihre Mundrohre schlagen sich teilweise nach außen um. Reißen dann die Stränge ein, so werden die Ephyren sukzessive frei.

Anders lauten dagegen diesbezügliche Berichte GOETTES (1887, 6, 41). Das Ekto- und Entoderm des Verbindungsrohres atrophieren zuerst, „während die zwischen sie eingelagerten Septaltrichterfortsätze noch intakt und gerade gespannt bleiben. Daher sinkt die Exumbrella zwischen ihnen so ein, daß der Stiel an der Einschnürungsstelle stets vierkantig wird (Fig. 57).“ Es lösen sich daselbst beide Blätter gänzlich auf und die Trichterfortsätze bilden die Verbindung der Ephyren. Wenn hierauf diese zerreißen, ziehen sich ihre Enden in die Ephyren zurück, wobei das Verbindungsrohr ganz verschwindet (1887, 6, 46).

Mit dieser von GOETTE angegebenen Art der Ablösung steht nach seiner Ansicht die Anlage der Subgenitalhöhlen in inniger Beziehung, indem diese auf die Trichterfortsätze zurückzuführen sind. Ist nämlich eine Ephyra nach erfolgter Abstoßung der vorausliegenden zur terminalen geworden, so findet sich an ihrer Subumbrella eine vierkantige zentrale Mundöffnung, in deren Ecken sich die vom Ektoderm fast ganz umschlossenen Trichter befinden. Verwächst nun jenes axialwärts von diesen, so kommen die Trichter ganz außerhalb des Mundrohres auf die Subumbrella zu liegen (1887, 6, Fig. 57), um hier die Anlage der Subgenitalhöhle zu bilden (1887, 6, 41, 46).

Diese Angaben stehen im Widerspruch mit den Befunden anderer Autoren (CLAUS, HEIN, FRIEDEMANN), die das Vorhandensein der Trichter im Sinne GOETTES nicht anerkennen (1893, 4, 36; 1902, 5, 259; 1900, 13, 433). Die trichterförmigen Einsenkungen auf der Mundscheibe sind nach CLAUS wie auf der terminalen, so auch an allen übrigen Ephyren „auf den durch Längsmuskel veranlaßten Zug“ zurückzuführen, eine Erscheinung, deren Möglichkeit auch GOETTE zugibt. Dies bestätigt auch FRIEDEMANN, indem er beobachtet, daß der Peristomtrichter der

terminalen Ephyra „bis zum Niveau der Subumbrella hinaufgezogen wird“.

An den freien Ephyren sahen A. SCHNEIDER und GOETTE noch eine weite Scheitelöffnung, CLAUS fand sie bis auf einen kleinen Rest, FRIEDEMANN aber völlig verschlossen.

Wie geht die Regeneration des Polypenrestes vor sich? Dieser Frage hat besonders CLAUS (1893, 4, 35) größere Aufmerksamkeit zugewendet. Nach seinen Angaben regeneriert sich nämlich der Polypenrest zu einem neuen Scyphostoma mit entodermaler Proboscis, die sich als eine niedrige Falte an ihrem oberen Ende von der Exumbrella ablöst. Nach GOETTES Beobachtungen (1887, 6, 43) wird dagegen der Polypenrest durch Umbildung zu einem anthozoonförmigen Scyphostoma mit ektodermalem Schlundrohr.

Behufs leichterer Orientierung sei eine Gruppierung der Ansichten verschiedener Autoren angeführt.

1. Die Proboscis des aus der Larve hervorgegangenen Scyphostoma ist innen ektodermal (GOETTE, HYDE); nach Beobachtungen von CLAUS, HEIN und FRIEDEMANN entodermal.

2. Das Mundrohr aller Ephyren ist innen entodermal (CLAUS); das der terminalen ektodermal (GOETTE). (Über dieses Verhalten an den nichtterminalen Ephyren finden wir in der Arbeit dieses Autors keine Mitteilung.)

3. Das Mundrohr der Ephyra geht aus dem Verbindungsrohr hervor (HAECKEL, CLAUS); nach GOETTE aber durch völlige Neubildung nach der Abstoßung der vorausliegenden Ephyra.

4. Die Ablösung erfolgt durch Einreißen des Verbindungsrohres (CLAUS); durch Auflösung beider Blätter mit Ausnahme der Septaltrichterfortsätze (GOETTE).

5. Die Septaltrichter sind seichte Einsenkungen des Peristomfeldes; die Subgenitalhöhlen gänzliche Neubildungen (CLAUS, FRIEDEMANN). Die Septaltrichter reichen durch den ganzen Satz bis in den Fuß. Die Subgenitalhöhlen sind die auf die Subumbrella gerückten Septaltrichter (GOETTE).

6. Das regenerierte Scyphostoma besitzt nach CLAUS eine innen entodermale, nach GOETTE ektodermale Proboscis.

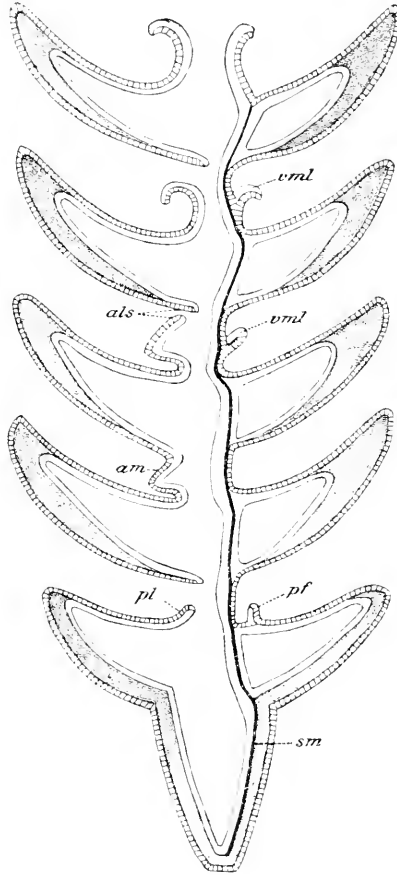
Eigene Beobachtungen.

Die hier mitzuteilenden neuen Beobachtungen sind durchwegs an polydisken Strobilae mit 3—7 Ephyraanlagen gemacht worden. Schon zu Beginn der queren Einschnürung gibt sich die Anlage

der Subumbrella durch den Mangel an Gallerte zu erkennen (Fig. 1), während GOETTE an der Subumbrella reichlich eingelagerte Gallerte beobachtet.

Außer der terminalen Ephyra, deren Mundrohr die umgewandelte Proboscis, deren Herkunft weiter unten erörtert werden wird, repräsentiert, geht an allen übrigen Ephyren das Mund-

Fig. 1.



rohr aus dem Verbindungsrohre zweier Ephyren hervor. Dieses wird erst dann ausgebildet, wenn die quere Einschnürung beträchtliche Tiefe erreicht und die Subumbrella sich vertieft hat. In den vier gastral¹⁾ Regionen des Verbindungsrohres werden eben-

¹⁾ Die anschaulicheren Ausdrücke: gastral, septal werden vom Herrn Professor HATSCHKE statt der gewöhnlichen Ausdrücke: radial, interradial gebraucht.

soviele blasenartige Ausbuchtungen beider Blätter, Anlagen der Mundlappen, angelegt (Fig. 2), die um so mehr hervortreten, je tiefer daselbst die quere Einschnürung wird. Diese reicht septal nur bis zum Septalmuskel, weshalb der septale Teil des Verbindungsrohres gestreckt bleibt (Fig. 2, 3). Eine Trennung der Septen von dem Entoderm, wie sie CLAUS angibt, findet nicht statt. Das entodermale Epithel derjenigen Septenteile, die im weiteren Verlaufe der Strobilation der Rückbildung nicht unterliegen, sowie das der Mundlappenanlagen zeichnen sich durch plasmareiche zylindrische Zellen aus und heben sich dadurch von dem übrigen Entoderm sichtbar ab (Fig. 4, 6).

Ist nun die quere Einschnürung in der gastralen Region so weit vorgeschritten, daß die oberen Enden der Ausbuchtungen einander nahe kommen, so erfolgt daselbst die Ablösung des Mundrohres von der Exumbrella der vorausliegenden Ephyra (Fig. 3, 4) und zwar tritt sie in der Mitte der gastralen Region in Form einer Spalte oder eines Schlitzes ein und schreitet zu den Septen hin vor, ohne aber auf diese selbst überzugreifen. Hier verläuft das Verbindungsrohr noch immer gerade gestreckt (Fig. 3). Die losgelösten gastraln Teile des Mundrohres schlagen sich nach und nach als vier halbkreisförmige Lappen nach außen um. An den Trennungsstellen verschmelzen beide Blätter miteinander.

Septal wird das Verbindungsrohr von vier Verwachsungslappen, deren inneres Blatt entodermaler, deren äußeres ektodermaler Natur ist, umwachsen. Das Entoderm dieser Lappen, das sich in das Ektoderm einkeilt und mit diesem sowie mit dem übrigen Entoderm verschmilzt, zeichnet sich durch zylindrische, plasmareiche Zellen aus und gleicht in dieser Beziehung dem Entoderm der Mundlappen, während das Ektoderm der Verwachsungslappen den Charakter des übrigen ektodermalen Blattes zeigt. Je mehr nun die Verwachsungslappen an Höhe zunehmen, um so mehr tritt ihre Aufgabe, die vier Mundlappen zu einem einheitlichen Rohre zu vereinigen, hervor. Kommen schließlich jene an Größe diesen gleich, so schlagen sie sich ebenfalls nach außen um, und die ursprüngliche Vierlappigkeit des Mundrohrendes ist verschwunden (Fig. 4, 5).

Das von der Basis der vier Umwachsungslappen zur Exumbrella hinziehende Ekto- und Entoderm wird infolge der Degeneration strangartig, zieht sich in die Länge und konvergiert von der Umwachsungsstelle, wo es aus dem neuen Mundrohr austritt, welches Verhalten dadurch zustande gekommen ist, daß es von den Umwachsungslappen umgriffen worden ist, zu der immer mehr zum

Verschlusse gelangenden Scheitelöffnung der vorausliegenden Ephyra. Die vier Stränge, deren Zellenbelag axial dem Entoderm, abaxial dem Ektoderm angehört, vereinigen sich unterhalb der Subumbrella zu einem kurzen, hohlen Verbindungsstrang (eine notwendige Folge der queren Einschnürung und der Rückbildung der Epithelien). Das Ekto- und Entoderm, die auch an diesem zu unterscheiden sind, finden in den entsprechenden Schichten der vorhergehenden Ephyra ihre Fortsetzung (Fig. 4—7).

Unterhalb der Umwachsungsstellen bleibt das Epithel der Septen wohl erhalten und bildet vier leistenartige Vorwölbungen gegen das Zentrum des Mundrohres, wodurch in diesem die charakteristische Form des Mundkreuzes zustande kommt. In gleicher Weise erscheint auch das Ektoderm des Mundrohres septal in Form seichter Rinnen nach innen eingebuchtet (Fig. 5).

Der anfangs wulstig aufgetriebene untere Teil des Septensegmentes zieht sich in die Länge und wird zu einem zungenartigen Fortsatz, dem Magenfilament (Fig. 6). Wenn dessen Verbindung mit der Exumbrella rückgebildet wird, hängt es von der Subumbrella frei in den Magen herab. Eine weitere Veränderung ist an demselben insoferne zu verzeichnen, als seine Ansatzstelle ganz auf die Subumbrella rückt, wie es auch GOËTTE und CLAUS angeben, und es sich in Filamentstiel und Filamentblatt sondert. Letzteres ist breit und peripheriewärts umgeknickt; seine Zellen sind plasmareich und zylindrisch (Fig. 9).

Wenn nun die vier Stränge, die auf diesem Stadium allein die Verbindung der Ephyren bilden, reißen, wahrscheinlich infolge des Schlagens der Stammlappen, denn die subumbrellare Muskulatur ist bereits wohlentwickelt (Fig. 9), kommen die Ephyren zur Ablösung. Die Abstoßung der Ephyren dürfte gleichzeitig mit der gänzlichen Verwachsung der Scheitelöffnung erfolgen, da die eben frei gewordenen Ephyren keine mehr besitzen, die vor der Ablösung stehenden aber nur einen kleinen Rest derselben aufweisen (Fig. 9). Die zentrale Region der Exumbrella entbehrt gleich nach der Ablösung der Gallerte (Fig. 9). Ferner sehen wir an der Subumbrella axial vom Gastralfilament eine Entodermfalte, in die sich das ektodermale Epithel einschiebt. Die Falte erweitert sich zu einer zylindrischen Einsenkung, um die Anlage der Subgenitalhöhle zu bilden. Betrachtet man die Epithelien der Strobilae in verschiedenen Stadien und der freien Ephyren, so bemerkt man, daß die Zellen an Höhe stetig abnehmen, um schließlich ein Plattenepithel oder kubisches Epithel zu bilden (Fig. 9).

Die Septalmuskel, die zu Beginn der Strobilation noch wohl erhalten sind, unterliegen gänzlicher Rückbildung; das Querschnittsbild (Fig. 5) zeigt uns eine homogene Masse mit einem Plasmarest in deren Mitte. Reste von Muskeln wurden an der freien Ephyra nie beobachtet.

Was nun die Septaltrichter GOETTES betrifft, so könnten sie nach unseren Beobachtungen, abgesehen davon, daß sich die Muskeln stets als solid erwiesen haben, schon nach Art und Weise der Ablösung mit der Anlage der Subgenitalhöhlen in keiner Beziehung stehen. Da aber an der terminalen Ephyra der Septaltrichter nach und nach verschwindet, wie FRIEDEMANN angibt, so ist die Subgenitalhöhle sämtlicher Ephyren als eine Neubildung zu bezeichnen.

Die Regeneration des Polypenrestes setzt gleichzeitig mit der Entstehung der Mundrohre der Ephyren ein. Die letzte quere Einschnürung führt zur Anlage der Mundscheibe und eines unansehnlichen Verbindungsrohres des Polypenrestes, an dem man den breiten becherförmigen Oralteil und den Stiel beobachtet (Fig. 2, 3). Wichtig ist nun die Frage, wie die Proboscis entsteht. Ihre Entstehung fällt mit der Ablösung der letzten Ephyra zusammen. Der gastrale Teil des Verbindungsrohres, dessen Durchmesser die Höhe übertrifft, trennt sich von der Exumbrella, ohne vorher die an den Ephyren beschriebene blasenartige Ausbuchtung anzulegen, und bildet eine spaltförmige Öffnung, die zu den Septen hin zunimmt. Auf diese Weise entstehen vier kleine Proboscislappen, die sich jedoch nicht umschlagen und an deren freien Enden das Ekto- und Entoderm verschmelzen. Septal entwickelt sich auf dieselbe Weise wie am Mundrohr der Ephyra (vide oben) ein Verwachsungslappen in Form einer niedrigen Falte (Fig. 2), deren inneres Blatt dem Entoderm, deren äußeres dem Ektoderm angehört. Später findet eine Trennung zwischen den Verwachsungslappen und den von diesen umwachsenen septalen Teilen des Verbindungsrohres statt, so daß diese durch die weite Öffnung der niedrigen Proboscis frei zu der Wand des Magens hinziehen. Sie fallen dann völliger Degeneration anheim.

Wie nun die Mundscheibe mit den Septen in Beziehung tritt, konnte ebensowenig wie die Frage, ob der Septalmuskel in seinem Verlaufe durch den Polypenrest rückgebildet und durch einen neuen von der Mundscheibe aus entstehenden ersetzt wird, oder ob er erhalten bleibt und mit der Mundscheibe in Beziehung tritt, ermittelt werden.

Zusammenfassung.

Die Anlage des Mundrohres jeder nicht terminalen Ephyra wird durch das sogenannte Verbindungsrohr repräsentiert. An diesem legen sich gastral vier blasenartige Ausbuchtungen an, die sich an ihren oberen Enden durch Bildung von vier Mundspalten von der Exumbrella ablösen und zu „Mundlappen“ werden. Zwischen den vier Mundspalten bleiben vier „Verbindungsstränge“ bestehen.

Septal bilden sich vier „Verwachsungslappen“, welche durch freies Vorwachsen der Mundlappen über die Verbindungsstränge entstehen, durch welchen Vorgang sich die Mundlappen in der Folge zu einem einheitlichen Rohre verbinden.

Das innere Blatt der Mund- und Verwachsungslappen gehört dem Entoderm, das äußere dem Ektoderm an.

Bei der charakteristischen Umkrepelung des sich ausweitenden Mundrohres, die an den Ephyrasätzen zeitweilig besteht, wird das innere Blatt nach außen gewendet, ein Verhalten, das bei der freien Ephyra wieder aufgehoben wird.

Der Polypenrest entwickelt seine neue Proboscis gerade so wie die Ephyra ihr Mundrohr. Es werden auch hier vier Mundlappen, vier Verwachsungslappen und vier Spalten angelegt, die zusammen die Proboscis liefern.

Das innere Blatt der beiderlei Lappen, die in die Proboscis eingehen, ist entodermaler Natur.

Daß die Subgenitalhöhle der Ephyra eine mit dem Septaltrichter ontogenetisch in keiner Beziehung stehende Neubildung ist, wird bestätigt. Dennoch kann eine morphologische Beziehung anerkannt werden, wenn dieser Vorgang als ein caenogenetischer betrachtet wird.

Die Verhältnisse bezüglich der inneren Auskleidung der Proboscis bei dem aus der Larve hervorgegangenen Scyphostoma und des Mundrohres der aus diesem Scyphostoma sich entwickelnden terminalen Ephyra wurde von uns nicht untersucht.¹⁾

¹⁾ Dies ist seither durch meinen Kollegen Herrn Dr. HADŽI geschehen, dessen Ergebnis eine erwünschte Ergänzung zu vorliegender Arbeit bildet. Durch äußere Umstände erfolgte die Publikation dieser als Dissertation im Mai 1906 eingeliferten Arbeit später als die des früher Genannten.

Verzeichnis der benützten Literatur.

1. CLAUS, Studien über Polypen und Quallen der Adria. I. Denkschr. der Akad. der Wiss., Wien 1877, Bd. 38.
2. Derselbe, Untersuchung über die Organisation und Entwicklung der Medusen. Prag 1883.
3. Derselbe, Über die Entwicklung des Scyphostoma von Cotylorhiza, Aurelia und Chrysaora, I. Arb. zool. Inst., Wien 1891, Bd. IX.
4. Derselbe, Über die Entwicklung des Scyphostoma von Cotylorhiza, Aurelia und Chrysaora, II. Arb. zool. Ins., Wien 1893, Bd. X.
5. FRIEDEMANN, Untersuchungen über postembryonale Entwicklung von Aurelia aurita. Zeitschr. f. wiss. Zool., 1902, Bd. 71.
6. GOETTE, Abhandlungen zur Entwicklungsgeschichte der Tiere. 4. Heft, 1887.
7. Derselbe, Über die Entwicklung der Aurelia aurita und der Cotylorhiza borbonica. Zool. Anzeiger, 1885, Nr. 205.
8. Derselbe, Wie man Entwicklungsgeschichte schreibt. Zool. Anzeiger, 1900, Nr. 627.
9. Derselbe, Vergleichende Entwicklungsgeschichte von Pelagia noctiluca. Zeitschr. f. wiss. Zool., 1893, Bd. LV.
10. HAECKEL, Monographie der Medusen. I, 1879.
11. Derselbe, Metagenesis und Hypogenesis von Aurelia aurita. Jena 1881.
12. HEIN, Untersuchungen über die Entwicklung von Cotylorhiza tuberculata. Zeitschrift f. wiss. Zool., 1902, Bd. LXXIII.
13. Derselbe, Untersuchungen über die Entwicklung von Aurelia aurita. Zeitschr. f. wiss. Zool., 1900.
14. HYDE, Entwicklungsgeschichte einiger Scyphomedusen. Zeitschr. f. wiss. Zool., 1894, Bd. LVIII.
15. M. SARS, Über die Entwicklung der Medusa aurita und Cyanea capillata. Arch. für Naturg., 1841, Bd. VII.
16. A. SCHNEIDER, Zur Entwicklungsgeschichte der Aurelia aurita. Arch. f. mikrosk. Anat., 1870, Bd. VI.

Abkürzungen.

<i>als</i>	= Ablösungsstelle
<i>am</i>	= Anlage des Mundlappens
<i>ek</i>	= Ektoderm
<i>en</i>	= Entoderm
<i>g</i>	= Gallerte
<i>gf</i>	= Gastralfilament
<i>gh</i>	= Anlage der Subgenitalhöhle
<i>mr</i>	= Mundrohr
<i>ml</i>	= Mundlappen
<i>pl</i>	= Proboscislappen
<i>pf</i>	= Verwachsungslappen der Proboscis
<i>rm</i>	= Ringmuskel
<i>rs</i>	= Ringsinus
<i>str</i>	= Septaltrichter
<i>sp</i>	= Septum
<i>t</i>	= Tentakel
<i>cml</i>	= Verwachsungslappen des Mundrohres
<i>estr</i>	= Verbindungsstrang
<i>sm</i>	= Septalmuskel.

Erklärung der Figuren.

1. *L. Sch.* Strobila mit drei Ephyrenanlagen, links gastral, rechts septal, *str* kurz.
- 2] *L. Sch.* Septal das *mr* gerade, gastral blasenförmige *am* angelegt. *pf* an dem Polypenrest entwickelt, *pl* von der Exumbrella abgelöst.
3. *L. Sch.* durch eine Strobila mit 7 Ephyraanlagen, von denen nur drei dargestellt sind. *am* an *als* von der Exumbrella getrennt, *mr* septal gerade, *ml* der dritten Ephyra noch nicht umgeschlagen. Septenstränge, von der Basis der *pf* abgelöst, ziehen durch die Proboscis in den Magen des Polypenrestes.
4. *L. Sch.* durch den mittleren Teil einer Strobila. Septal *vml*; der septale Teil des Verbindungsrohres ist bei der zweiten Ephyra in seinem Verlaufe von *vml* bis zur Exumbrella der Achse zu geneigt, bei der dritten noch gerade. *ml* dort umgeschlagen, hier nicht.
5. *Q. Sch.* durch das Mundrohr der Ephyra (etwas schief angeschnitten). Die zwei äußeren Epithelien gehören dem umgeschlagenen Mundrohre an. *sm* zwischen *ek* und *en* gelagert und solid. *vml* und *ml* ganz miteinander verwachsen.
6. *L. Sch.* durch eine terminale Ephyra und *mr* der folgenden. *str* unbedeutend. *gf* mit der Exumbrella in Verbindung. *estr* löst sich in vier einzelne Stränge auf; einer von diesen ist dargestellt.
7. *Q. Sch.* durch *estr*. Sein Zellenbelag rückgebildet. *sm* mit einem Plasmarest in der Mitte.
8. *L. Sch.* durch einen Teil der Exumbrella und der Mundscheibe des Polypenrestes; *pf* dargestellt.
9. *L. Sch.* durch eine freie Ephyra.

Das schematische Textbild soll uns die wichtigsten Momente der Strobilation darstellen.



Über die Wachstumsvorgänge am Hinterende und die ungeschlechtliche Fortpflanzung von *Stylaria lacustris* (*Nais proboscidea*).

Von

Giuseppe Dalla Fior.

(Mit 2 Tafeln.)

Historisches.

Die Probleme, welche sich an die Regeneration, das Wachstum und die Teilung der Anneliden knüpfen, sind in letzter Zeit wieder so sehr in den Vordergrund getreten, daß die vorliegende Arbeit über eine Frage, die schon vielfach die Forscher beschäftigt hat, vielleicht nicht unwillkommen erscheinen wird. Das Untersuchungsobjekt, welches die Grundlage meiner Studien bildete, *Stylaria lacustris* [*Nais proboscidea*], wurde in eingehender Weise zuerst vom verdienstvollen O. F. MÜLLER studiert. Er beschäftigte sich nicht nur mit der Anatomie des Tieres, sondern auch mit dessen ungeschlechtlicher Fortpflanzung durch Teilung. Nach ihm erfolgt letztere auf zweierlei Weise. Die erste Weise, die er „Zeugung aus dem Aftergelenk“ nennt, besteht darin, daß das letzte Segment (Aftergelenk) eine Reihe von anderen Segmenten aus sich produziert, um sich dann hinter der Mitte zu teilen. Aus dem abgeschnürten Stücke geht das Hintertier hervor, so daß zwei aneinanderstoßende Individuen entstehen. Nachdem aber am vorderen Tiere aus dem ihm zugewiesenen Aftergelenkstücke mehrere Segmente sich entwickelt haben, teilt sich das Aftergelenk wieder in zwei Teile, was schon vor der Ablösung des hinteren Individuums geschieht. Auf diese Weise entsteht eine Kette von drei Tieren, welche je ein Drittel des ursprünglichen Aftergelenkes erhalten haben und von denen das mittlere das jüngste ist. Haben sich die beiden hinteren Individuen abgelöst, so wächst das vordere Tier stark in die Länge, um sich dann etwa in der Mitte einzuschnüren und wieder zu teilen. Das ist die zweite

Teilungsart, die aber, wie auch MÜLLER selbst hinzufügt, in Grunde denselben Vorgang wie die erste darstellt.

Später haben sich auch andere hervorragende Forscher mit dem Studium von Stylaria (Nais) beschäftigt, wie SCHULTZE (1849), LEUCKART (1851) und SEMPER (1876).

SCHULTZE studierte die Teilung des Tieres zu dem Zweck, um zu zeigen, daß die Fortpflanzung durch Teilung und Knospung nicht unter den Generationswechsel subsumiert werden darf. Er betont, daß der Vorgang kein Knospungs-, sondern ein eigentlicher Teilungsprozeß ist, weil in das Hintertier ein integrierender Bestandteil des Vordertieres (mehrere Segmente in das hinterste Individuum der dreigliedrigen Kette, eines in das mittelständige) übergeht, was mit der Auffassung von der Knospung nicht vereinbar ist. Er hebt ferner hervor, daß die Teilungszone sich nicht in der Mitte eines Segmentes anlegt, sondern an der Grenze zweier aneinanderstoßender Metameren. Der zweite der obengenannten Autoren bestreitet, daß der Prozeß den Teilungsvorgängen zuzuzählen sei und faßt ihn als einen Knospungsprozeß auf. Zur Stütze seiner Meinung, die jedenfalls irrtümlich ist, führt er an, daß die Einschnürung, die man an der Grenze des Vorder- und Hintertieres beobachtet, nicht der Einschnürung zwischen zwei Segmenten entspricht, sondern die Mitte einer Wachstumszone, welche sich zwischen zwei aufeinanderfolgende Metameren eingeschoben hat (Knospe), einnimmt.

Später bestätigte SEMPER in seiner Arbeit „Die Verwandtschaftsbeziehungen der gegliederten Tiere“ die Angaben von LEUCKART. Während SCHULTZE und LEUCKART den Vorgang bloß in seiner äußeren Erscheinung beschrieben hatten, studierte SEMPER auch die dabei stattfindenden histo- und organogenetischen Prozesse. Ferner erkannte er, daß das Hinterende in stetigem Wachstum begriffen ist, was merkwürdigerweise den früheren Beobachtern entgangen war, und gab eine sehr detaillierte Beschreibung der betreffenden Wachstumserscheinungen. Er verfertigte Schnitte sowohl durch das Afterende als auch durch die Teilungszone. Sie waren etwa $\frac{1}{60}$ mm, also ungefähr 20 μ dick, was natürlich auf die damaligen unzulänglichen Hilfsmittel zurückzuführen ist. Die gewonnenen Resultate faßte SEMPER in einige Sätze zusammen:

1. Es bildet sich vor dem After auf der neuralen Seite durch Wucherung aus dem ursprünglich einfachen Ektoderm eine Achsenplatte;
2. diese Achsenplatte zerfällt dann in zwei Mesodermplatten, welche von einem axialen Zellstrang getrennt werden, der, über dem Darne liegend, der Chorda der Wirbeltiere zu vergleichen ist;

3. dieser Chordazellenstrang ist kontinuierlich durch alle Schnitte hindurch zu verfolgen, welche noch embryonalen Charakter tragen, und er liegt hart unter den beiden Nervensträngen des zentralen Nervensystems;

4. die Muskelblätter wachsen gleichzeitig von zwei der Achse des Körpers entsprechenden Linien aus neural- und kardialwärts, genau wie bei Wirbeltieren; es wird somit

5. durch diese Vorgänge eine Achse auch in den Anneliden bezeichnet, in bezug auf welche sich nach unten hin das animale, nach oben hin das vegetative Rohr schließt. Es ist endlich

6. sehr wahrscheinlich, daß das gesamte Mesoderm mit Einschluß der Darmfaserplatte aus dem Ektoderm her stammt.“

Was die Bildung des Nervensystems anlangt, beschrieb SEMPER ganz richtig dessen Anlage als paarige Ektodermverdickung und ließ die beiden seitlichen Ganglien aus den medialen Teilen der Mesodermplatten entstehen. Damit ist nach ihm endgültig die typische Übereinstimmung des Bauchmarkes der Anneliden mit dem Rückenmarke der Wirbeltiere erwiesen. Aus diesem Grund zeichnet er den Bauchstrang in seinen Figuren oben, also dorsal, er wollte ihm die Lage, welche das Nervensystem bei den Wirbeltieren einnimmt, geben.

Dieselben Verhältnisse, die gleiche Organogenese wie am freien wachsenden Schwanzende fand SEMPER an dem sich entwickelnden Schwanz des Vordertieres bei der Teilung und brachte seine Ergebnisse mit denjenigen, welche das Studium der Ontogenie der Anneliden ergeben hatte, in Zusammenhang.

Spätere Arbeiten, welche das Thema des Wachstums am freien Hinterende und bei der natürlichen Teilung behandeln, sind mir nicht bekannt. Mit den Regenerationsvorgängen bei den Naiden nach erfolgter künstlicher Verletzung haben sich hingegen mehrere Forscher beschäftigt, wie RIEVEL, HEPKE, und neuerdings in ausführlicher Weise MAX ABEL.

Stellung der Frage.

Über die Entstehung und die weitere Ausbildung des Mesoderms bei den Anneliden sind die Forscher noch nicht einig. In den meisten Fällen scheint es, als wenn sich die ersten Mesodermzellen aus dem Verbands der Entodermzellen lösten, während sie in anderen Fällen eher dem Ektoderm anzugehören scheinen. So sind auch die Meinungen über die Bildungsweise der Mesodermstreifen geteilt. Während die einen sie nur durch Vermehrung der Urmesoderm-

zellen entstehen lassen (KOWALEVSKY, HATSCHKE, GOETTE), behaupten die anderen, daß auch die umgrenzenden Ektodermpartien Zellen zur Verstärkung der Mesodermstreifen abgeben und daß infolgedessen beide Keimblätter an diesen Stellen ineinander übergehen. KLEINENBERG geht in seiner Untersuchung über die „Entstehung des Annelids aus der Larve von *Lopadorhynchus*“ sogar noch weiter, indem er die Existenz des Mesoderms als selbständiges Keimblatt leugnet und das gesamte mittlere Keimblatt vom Ektoderm herleitet. Nach dem genannten Forscher entbehrt also das Mesoderm jeglicher Selbständigkeit, es ist nicht imstande, weiterzuwachsen und neues Mesoderm aus sich selbst zu produzieren. Wenn das wirklich der Fall wäre, würde das Mesoderm auch nicht bei Verletzungen oder bei der Fortpflanzung durch Teilung einer RepARATION, respektive einer Regeneration fähig sein. In der Tat hat eine Anzahl von Untersuchungen, welche von verschiedenen Seiten über die Oligochaeten und Polychaeten unternommen wurden, für die absolute Unfähigkeit des Mesoderms, sich zu regenerieren, gesprochen. Es fehlt aber nicht auch an solchen Studien (besonders in den letzten Jahren), welche das bestreiten und trotz der starken Differenzierung des mittleren Keimblattes im ausgebildeten Zustande doch das Vorhandensein von mesodermalen Zellen behaupten, die ungemein regenerationsfähig sind. Ich gedenke hier besonders der Arbeiten von RANDOLPH und IWANOW über *Lumbriculus* und von JANDA über *Rhynchelmis*, welche das gesamte Mesoderm aus embryonalen Zellen der sekundären Leibeshöhle herleiten. HEPKE und neuerdings ABEL haben sich in ihren Untersuchungen über die Regeneration bei *Nais* nach künstlicher Abtragung von Körperstücken für die ektodermale Herkunft des Mesoderms ausgesprochen und bestätigen somit, was SEMPER beim Wachstum am Hinterende und bei der Teilung gefunden hatte.

Trotz letzterer Resultate schien mir immer unwahrscheinlich, daß das mittlere Keimblatt, welches in der Ontogenie eine sehr starke Vermehrung seiner Elemente aufweist, plötzlich aufhören sollte weiterzuwachsen, und nun das Material zu seinem Aufbaue dem Ektoderm entnehmen sollte. Darum wurde die Untersuchung, ob das Mesoderm am Hinterende von *Nais* selbständig weiterwächst oder in einem Abhängigkeitsverhältnisse zum Ektoderm steht, zur ersten Hauptfrage der vorliegenden Arbeit. Die Resultate, die ich dabei gewann, regten mich an, meine Studie fortzusetzen und zu untersuchen, inwieweit das Mesoderm bei der ungeschlechtlichen Fortpflanzung durch Teilung am Aufbau der hinteren Segmente des Vordertieres und der vordersten des Hintertieres mitwirkt; was die

zweite Hauptfrage bildete. Meine Abhandlung wird also im wesentlichen eine mit modernen Hilfsmitteln ausgeführte Revision der SEMPERschen Angaben sein.

Untersuchungsmethode.

Die untersuchten Objekte stammten alle aus der Umgebung von Wien und wurden teils im Herbst 1905, teils im Frühjahr 1906 gefischt. Die Zahl der in Teilung begriffenen Tiere war im Frühlinge bedeutend größer als im Herbst und es fehlte auch nicht an Individuen, welche schon die Anlagen der Geschlechtsorgane besaßen. Nach Kokainbetäubung wurden zur Konservierung drei verschiedene Fixiermittel gebraucht:

1. Sublimat-Eisessig (von letzterem 6%).
2. PERÉNYISche Flüssigkeit.
3. FLEMMINGsche Flüssigkeit.

Als bestes Konservierungsmittel erwies sich die Sublimatlösung. Es wurden sowohl Querschnitt- als auch Längsschnittserien (Frontal- und Sagittalschnitte) durch das Hinterende und die Teilungszone verfertigt, wobei die einzelnen Schnitte eine Dicke von 4μ hatten. Zur Färbung der Präparate wurde benutzt:

- DELAFIELDsches Hämatoxylin-Säure-Fuchsin-Orange,
HEIDENHAINsches Hämatoxylin-Eisenalaun.

Zur Färbung der Kerne eignet sich für Sublimatpräparate besonders letztere Methode, welche auch die Orangefärbung zuläßt.

Das Wachstum am Hinterende.

Wie es bei allen limikolen Oligochaeten der Fall ist, verjüngen sich auch bei *Stylaria* (Nais) die Segmente nach hinten und, da das Tier am Hinterende in stetem Wachstum begriffen ist, so befinden sich die Gewebe im Innern der Schwanzregion in reger Tätigkeit; sie besitzen einen vollkommen embryonalen Charakter. Die jüngsten Stadien in der Entwicklung der Ursegmente und der einzelnen Organe werden in der Nähe des Afters getroffen; je mehr man nach vorne fortschreitet, um so höher ist die Ausbildung, bis man zu einem ganz normalen Segmente gelangt. Eine Schnittserie, von der äußersten Schwanzspitze angefangen, wird deshalb eine Übersicht der Vorgänge, die sich bei der Entwicklung der einzelnen Metameren abspielen, geben. Der After liegt fast immer etwas dorsal, so daß die ersten Schnitte ein Bild liefern, das man, wie SEMPER zutreffend sich ausdrückt, als von einer beliebigen Gastrula herrührend ansehen könnte. Die konvexe Seite entspricht dem Ektoderm, die konkave

hingegen (höchstwahrscheinlich auch ektodermal) bildet die Fortsetzung des Darmrohres. Der Raum zwischen beiden Blättern ist fast vollständig von Zellen erfüllt, was aber nicht auf eine geschichtete Epidermis zurückzuführen ist, sondern auf das fast flächenhaft getroffene Epithel, welches etwas weiter nach vorne, wo es ganz quer getroffen wird, und an Längsschnitten, einschichtig erscheint. Von einer Wucherung an der Übergangsstelle zwischen Ektoderm und Entoderm, welche nach BÜLOW und HEPKE das mesodermale Zellenmaterial liefern soll, ist nichts zu sehen. Nur finden sich hie und da spärliche, spindelförmige Zellen, die entweder längs der Epidermis liegen oder zwischen letzterer und Darm ausgespannt sind. Bemerkenswert ist an der Innenseite der Epithelzellen das Auftreten von feinen Fibrillen, die zirkulär verlaufen und von Hämatoxylin stark gefärbt werden, so daß der Gedanke naheliegt, daß es sich um Muskelfibrillen handelt. Doch dürften sie, wenn man die starke epidermoidale Wucherung, welche später stattfindet, in Betracht zieht, nur eine ganz provisorische Ringmuskulatur darstellen, die sich nach dem Auftreten des Mesoderms höchstens dorsal erhält.

Die an den ersten Schnitten beobachtete Rinne schließt sich bald zum Darmrohre, welches jetzt eine deutliche Flimmerung aufweist. Dieser Umstand dürfte wohl für die schon entodermale Natur des Darmes sprechen, dessen Zellen Fortsätze in radialer Richtung entsenden. Bis zu diesem Stadium ist nur eine leichte Verdickung, welche sich an den seitlichen Ektodermpartien zeigt, von Interesse, während das Mesoderm noch nicht zum Vorschein gekommen ist. Am 8. Schnitte aber treten plötzlich zwei Gruppen von großen charakteristischen Zellen auf, welche ventral zwischen Darm und Haut, symmetrisch zueinander liegen und ganz isoliert dastehen. Aus dem Verbande der Ektodermzellen hatte sich in den vorhergehenden Schnitten kein Element mit embryonalem Charakter gelöst, und die Darmzellen zeigen ihrerseits keine Tendenz zur Vermehrung.

Jede Gruppe der ventral zwischen Haut und Darm gelegenen Zellen besteht nur aus 3—4 Elementen, deren Grenzen aber nicht zu erkennen sind, so daß ihre Menge nur aus der Zahl der großen runden Kerne zu ermitteln ist. Ihrer Lage nach muß man sie als Mesoderm bezeichnen und, wenn sie tatsächlich die Endzellen der beiden Mesodermstreifen darstellen, so müssen sich solche in den folgenden Schnitten an sie anschließen, was auch in der Tat der Fall ist. Beide Streifen bewahren dem Ektoderm gegenüber ihre Selbstständigkeit und nehmen gegen vorn an Umfang zu. Fig. 1 zeigt uns

die Verhältnisse im zehnten etwas schief geführten Schmitte, weshalb die linke Mesodermplatte bedeutend größer als die rechte erscheint und nur das Ektoderm der entsprechenden Körperhälfte verdickt ist. Die rechte Mesodermplatte besteht bloß aus zwei großen Zellen, welche eine symmetrische Lage zur gegenüberliegenden größeren Gruppe einnehmen. Die mittelständigen Zellen haben sich höchstwahrscheinlich von der rechten Gruppe abgelöst und sind in die Mitte gerückt, wo sie sich sekundär mit einem der Darmfortsätze verbunden haben. Zu dieser Auffassung führt mich der Umstand, daß solche mittelständigen Zellen von nun an immer wieder in der Zahl 1—2 auftreten, während der rechtsgelegene Zellhaufen immer größer wird und die eigentliche rechte Mesodermplatte darstellt. Die Ektodermverdickung, welche hier nur auf der linken Seite vorhanden ist, tritt bald auch auf der rechten Seite und ventral auf, nicht aber dorsal, wo das Epithel einschichtig bleibt. Die Verdickung ist keine gleichmäßige, sondern läßt auf beiden Seiten der Medianebene je drei Wucherungsstellen erkennen, welche zueinander symmetrisch liegen.

Die zwei Wucherungen, welche ventral gelegen sind, werden durch eine deutliche Spalte getrennt und entsprechen der paarigen Anlage des Nervensystems.

Das zweite Paar von Wucherungsstellen liegt seitlich ventral, rechts und links von der Bildungsstätte des Bauchmarks und stellt die Anlage der ventralen Borstenfollikel dar. Aus dem dritten Paar, welches ganz seitlich oder etwas dorsal zu liegen kommt, gehen die Rückenborstenfollikel hervor. Während die Anlagen des Bauchmarkes und der ventralen Follikel aus mehreren Zellen bestehen, erscheinen die dorsalen Follikel bloß von 2—4 Zellen gebildet, welche wegen ihrer Größe in die Leibeshöhle hineinragen und eine stark ausgesprochene Erhebung bilden (Fig. 2 *d b, f*). Von der ursprünglichen Ringmuskulatur sind in diesem Stadium nur hier und da einzelne feine Fibrillen zu sehen, während dorsalwärts sich kleine schmale Zellen an die Körperwand anschmiegen. Gleichzeitig weisen beide Mesodermplatten die Tendenz auf, sich über der Bauchmarkanlage durch zwei spitze Vorsprünge zu vereinigen. Zwischen diesen letzteren liegt eine rundliche Zelle mit großem Kerne, die unzweifelhaft mesodermal ist und auf dieselbe Weise wie die früher beobachteten mittelständigen Zellen entstanden sein dürfte. Zwei andere Vorsprünge bildet das Mesoderm knapp unterhalb des Darmes: sie wachsen gegeneinander und schließen zuletzt im Zusammenhang mit dem ventralen Paare ein Lumen ein, welches zum Bauchgefäß wird. Wie aus meiner Darstellung hervorgeht, steht das, was ich

über die Entstehung und weitere Ausbildung des Mesoderms beobachtet habe, zu den Angaben SEMPERs in schroffem Gegensatz. SEMPER hat nämlich schon beim ersten Auftreten des Mesoderms zwischen diesem und dem Ektoderm einen innigen Zusammenhang bemerkt, welcher nur „hie und da, so namentlich an der neuralen Seite“ von „einer mehr oder minder ausgesprochenen Linie, vielleicht einer Art Basalmembran, unterbrochen war“. Aus seinen Abbildungen gehen auch solche Verhältnisse tatsächlich hervor; SEMPER verfertigte aber Schnitte von $\frac{1}{50}$ mm Dicke, so daß er gleich nach dem ersten Schnitte, an dem noch kein Mesoderm zu sehen war, ein Bild bekam, in welchem das Mesoderm mit den ektodermalen Wucherungen der Borstensäcke zusammenhing. Es ist wohl verständlich, daß man beim Fehlen der Bilder, in denen der Keimstreif vollkommen selbständig ist, geneigt sein wird anzunehmen, daß das Mesoderm mit dem Ektoderm verwachsen ist, indem man der feinen Linie, welche dazwischen verläuft, keine besondere Bedeutung beilegt. Die auf Taf. 5, Fig. 3 von SEMPER abgebildeten Verhältnisse entsprechen in vielfacher Beziehung denen, die sich in meinem 13. Schnitte (Fig. 2) zeigen; vor allem wegen des Vorkommens der zwischen beiden Mesodermplatten liegenden Zelle und einer anderen ins Mesoderm vorspringenden Zelle, welche ektodermal ist und die Stelle des künftigen ventralen Borstenfollikels bezeichnet. Auch über die Natur der Borstensäcke stimme ich mit SEMPER nicht überein, als dieselben keine mesodermalen, sondern ausschließlich ektodermale Gebilde darstellen. Das geht aus meiner Fig. 3 (15. Schnitt), wo ein junger Follikel in seiner ganzen Ausdehnung getroffen ist, deutlich hervor; um ihn sind die Mesodermzellen angeordnet, ja sie sind sogar oben von eindringenden Ektodermelementen auseinander geschoben worden. Auch an der Stelle des Rückenborstenfollikels ragt in die Leibeshöhle eine kegelförmige ektodermale Zellgruppe hinein, welche mit der dorsalen Seite der Mesodermplatte in Berührung steht. Was das weitere Schicksal des mittleren Keimblattes anlangt, so läßt sich schon in Fig. 3 auf der linken Seite wahrnehmen, daß das mesodermale Gewebe nicht mehr kompakt ist. Im weiteren Verlaufe der Entwicklung wird dieses Auseandertreten seiner Elemente immer ausgesprochener. Dabei vermehren sich aber die Zellen lebhaft, ihr Durchmesser wird immer kleiner, und während ein Teil derselben in der ventralen Körperhälfte verbleibt, wandern andere dorsal und ordnen sich teils der Körperwand entlang, teils aber rings um den Darm an. Auf diese Weise werden Längsmuskulatur und Peritoneum angelegt (Fig. 4).

Meine Beobachtungen über die Entwicklung der longitudinalen Muskulatur können die Angaben von SEMPER nur bestätigen: die mesodermalen Zellen, die sich an der Innenseite des Ektoderms aneinandergereiht haben, entwickeln an ihrer nach außen gewendeten Seite die Muskelfibrillen, während der undifferenzierte Zellkörper mit dem Kerne nach innen liegt. In einem Punkte weiche ich jedoch von SEMPER ab. Es bilden sich nämlich nicht, wie er behauptet, zuerst zwei ventrale Muskelplatten, die dann zum neuralen Muskelblatte verschmelzen, sondern es wird zunächst die seitliche Muskulatur angelegt. Was SEMPER meint, geschieht ziemlich spät, und zwar nach der definitiven Anlage des Nephridiums, in dessen Nähe die Zellen längere Zeit in undifferenziertem Zustande verbleiben. Ist die Niere angelegt, dann schieben sich mehrere Mesodermzellen zwischen Bauchmark und Epidermis ein und rücken von beiden Seiten nach der Mittellinie hin, bis sie endlich eine einheitliche Platte liefern (Fig. 5 *nm*).

Auch die Muskeln der Borstenfollikel sind mesodermalen Ursprungs: von den Zellen, welche sich um den jungen Borstensaek anordnen, differenzieren sich manche zu Muskelzellen, wobei der undifferenzierte Zelleib an den Follikel sich anlegt, während die Fasern sich an die Körperwand ansetzen.

Der Darm zeigt am Hinterende keine besonderen Wachstumserscheinungen. Interessant ist die Lage der Kerne in den Darmzellen, welche an der der Leibeshöhle zugewendeten Seite der Zelle sich befinden. Das steht vielleicht mit der Ausstrahlung zahlreicher Fortsätze, welche von den Darmepithelzellen ausgehen und sich mit mesodermalen Elementen (Peritonealzellen) in Verbindung setzen, in Beziehung. Solche Verhältnisse repräsentieren aber nicht den definitiven Zustand. Das Peritoneum entwickelt an seiner Innenseite die sog. Darmfaserhaut, welche aus Muskelfibrillen besteht, die rings um den Darm verlaufen, während die Peritonealzellen selbst allmählich eine exkretorische Funktion gewinnen und sich in Chloragogenzellen umwandeln. Ferner sind im entwickelten Zustande die Darmzellen zweierlei Art: die einen sind klein und ohne erkennbare Grenzen, die anderen dagegen, welche zwischen und außerhalb der ersteren liegen, sind groß, wohlbegrenzt und mit einem stark hervortretenden Kerne versehen (Fig. 7).

Die Segmentalorgane. Als eine Untersuchung, die mit großen Schwierigkeiten verbunden ist, stellt sich die über die Entwicklung der Nephridien dar. Die betreffenden Anlagen treten ziemlich spät auf, wenn die Borstenfollikel und das Nervensystem

in ihrer Ausbildung schon weit fortgeschritten sind. An Längsschnitten erscheint das junge Nephridium als kurzer, dicker Zellstrang, welcher von der Bauchseite, dem Nervensystem ganz nahe, zum nächst vorderen Dissepimente zieht, an welches er sich mittelst einer großen Zelle ansetzt (vgl. VEJDOVSKÝ). Die weitere Ausbildung des Nephridiums mit einer gewissen Genauigkeit und Klarheit zu verfolgen, ist mir aber leider nicht gelungen.

Die Bildungsprodukte des Ektoderms.

Nachdem ich sämtliche mesodermale Organe und mit diesen in Zusammenhang, die Borstensäcke in ihren Anlagen beschrieben habe, bleibt mir noch übrig, der weiteren ektodermalen Bildungsprodukte zu gedenken. Nach den ersten Wucherungsprozessen, wobei sich die drei genannten Proliferationsstellen entwickeln, tritt, außer an der Dorsalseite, eine allgemeine Vermehrung der Hautelemente ein, so daß das Ektoderm seitlich ziemlich gleichmäßig verdickt erscheint (Fig. 4 links). Ihm kommt außer der Erzeugung der Borstenfollikel auch die Bildung der Ringmuskulatur und des Nervensystems zu. In der Tat sieht man seine innere Zelllage sich stark abplatteln und die Grenzen der einzelnen Elemente verschwinden: diese Zellschicht differenziert sich zu einer Ringmuskellage. Auch dorsal kann man hier und da manche abgeplattete Zellen sehen, die in der Haut verbleiben und höchstwahrscheinlich auch zur Bildung von Ringmuskelfasern aufgebraucht werden.

Das Nervensystem. Wie aus dem historischen Teile hervorgeht, ist es SEMPERs feste Überzeugung, daß das Bauchmark zum Teil ektodermal sei, zum Teil aber dem Mesoderm seinen Ursprung verdanke, und zwar sollte letzteres die zwei seitlichen Ganglien liefern. Zur Zeit, da SEMPER seine Untersuchung gemacht hat, waren die Meinungen über den Ursprung des Nervensystems geteilt; heutzutage ist man aber darüber einig, daß das Nervensystem aus dem Ektoderm entsteht. Wie es sich im Laufe der Darstellung ergeben wird, bin ich aber genötigt, die SEMPERsche Angabe über eine Angliederung der zentralen Mesodermteile an das Nervensystem zu bestätigen. Bisher habe ich das Bauchmark bloß in seiner ersten paarigen Anlage, wie sie sich in Fig. 2 *b_m* darbietet, beschrieben. Die zwei leichten Erhebungen, welche hier die Ektodermwucherungen erzeugen, werden immer größer und ragen immer tiefer in die Leibeshöhle hinein, das Mesoderm nach oben drängend. Auf diese Weise wird eine ganz seichte Rinne gebildet, die sich aber schon im folgenden Schnitte plötzlich ums Doppelte vertieft. Man ist geneigt.

die zwei Zellgruppen, welche die Rinne beiderseits begrenzen, auf das Hineinwachsen der seitlichen Teile des Nervensystems in die Leibeshöhle und eine entsprechende Verdrängung des Mesoderms zurückzuführen. Eine so plötzliche Zunahme der Bauchmarkanlage von einem Schnitte zum nächstfolgenden kann man sich aber nur durch Angliederung zweier Zellgruppen vom Mesoderm erklären. Eine derartige Annahme wird auch von der Tatsache unterstützt, daß an den folgenden Schnitten häufig eine Trennungslinie zwischen dem zentralen Teile der Neuralanlage und den seitlichen Fortsätzen deutlich wahrzunehmen ist (Fig. 4 rechts). Auch ABEL ist mit seinen Untersuchungen über die Regeneration des Nervensystems bei *Nais* zu gleichen Resultaten gekommen und sagt, daß die genannten Mesoderm-partien in beträchtlichem Maße an der Ausgestaltung des Bauchmarks mitwirken. Von einer Sonderung zwischen dem zentralen Teile des Nervensystems und den angelagerten Mesoderm-partien macht er keine Erwähnung. Trotz dieser sonderbaren Verhältnisse bin ich fest überzeugt, daß die zwei mesodermalen Zellgruppen nicht dazu bestimmt sind, einen integrierenden Bestandteil des Nervensystems zu liefern. Die Bildung der Fasersubstanz beginnt nämlich unterhalb der erwähnten Trennungslinie zwischen Neuralanlage und Seitenfortsätzen. In einem entwickelten Segmente wird die Fasermasse in den Ganglien von kleinen Zellgruppen bedeckt, die auf die angelagerten Mesodermteile zurückzuführen sind; in den Kommissuren aber liegen auf ihrer Oberseite nur vereinzelte oder sogar keine Zellen. Gegen den nervösen Charakter der letztgenannten Elemente spricht auch die Rolle, die sie beim Teilungsvorgange spielen.

Die erste Andeutung einer Bildung von Fasersubstanz tritt erst im 21. Schnitte auf, und zwar in Form von zwei rundlichen, fein punktierten Gebilden, welche in der Neuralrinne liegen und durch einen schmalen Strang miteinander in Verbindung stehen (Fig. 4f/s). Sie sind an einer Reihe von Schnitten wahrzunehmen und verschwinden erst, nachdem die Bildung der Fasersubstanz vollendet ist. Ob die Fasermasse von ihnen ausgeht, kann ich mit Sicherheit nicht sagen; was sich beobachten läßt, ist, daß sie anfangs von einem leeren Raume umgeben sind, der erst später von den Fibrillen eingenommen wird, und daß die Fasermasse sich über ihnen ansammelt.

Die bis jetzt geschilderten histo- und organogenetischen Vorgänge sind nach einer und derselben Schnittserie dargestellt. Sie sind an Querschnitten von solchen Individuen besonders schön zu verfolgen, welche ein etwas stumpfes Hinterende besitzen. Bei solchen Individuen,

die ganz stumpfschwänzig sind, spielen sich schon an der äußersten Körperspitze mehrere Vorgänge gleichzeitig ab, so daß dadurch ein sicheres Urteil häufig erschwert wird. Nicht besonders geeignete Untersuchungsobjekte sind auch solche Tiere, die einen langen, allmählich sich zuspitzenden Schwanz haben, weil hier die Querschnitte so klein sind, daß es nicht gelingt, mit Bestimmtheit zu sagen, ob eine Zellgruppe dieser oder jener Organanlage entspricht.

Ein sicherer Beweis der Selbständigkeit des Mesoderms im Schwanzteile wird in allen Fällen von den Längsschnitten geliefert, und ich gewann durch diese die feste Überzeugung, daß das mittlere Keimblatt am Hinterende dynamisch mit dem Ektoderm gleichwertig ist (Fig. 6).

Die Chordazellen (Neoblasten) und die Seitenlinien.

Ich beschreibe das Auftreten und die Anordnung dieser eigentümlichen Bildungen ganz gesondert von der übrigen Darstellung, weil sie tatsächlich im wachsenden Schwanzende keine näheren Beziehungen zu anderen sich entwickelnden Organen zu haben scheinen. Im ausgebildeten Zustande bezeichnen sie im Körper drei longitudinale Linien: die Chordazellen eine mediane ventrale Linie, die Seitenlinien eine rechte und eine linke.

Erstere haben ihren Namen von SEMPER bekommen, welcher in seiner Studie über „die Verwandtschaftsbeziehungen der gegliederten Tiere“ den von ihnen gebildeten Strang mit der Wirbeltierchorda homologisierte. Heutzutage ist die Bezeichnung „Chorda“ für diesen Zellenstrang nicht mehr aufrechtzuhalten. Seine ventrale Lage, die Struktur, und wie es sich im folgenden ergeben wird, die Funktion desselben sprechen gegen eine solche Deutung. Elemente, welche mit den Chordazellen SEMPERs übereinstimmen, hat VEJDOVSKÝ bei *Lumbriculus* besonders zu beiden Seiten des Bauchgefäßes und bei jungen Würmern von *Rhynchelmis* gefunden.

Bei letzteren entstehen sie zwischen gewöhnlichen Peritonealzellen und an den Dissepimenten, zeichnen sich durch ihre Größe aus und trennen sich frühzeitig ab, um in die Leibeshöhle zu fallen. JANDA fand sie auch in den völlig ausgebildeten Segmenten von *Rhynchelmis*, und zwar gewöhnlich je zwei oder vier stets der zwischen dem Bauchmarke und den ventralen Borstenfollikeln befindlichen Spalte anliegend. Das Auftreten solcher Elemente ist bei den genannten Würmern ein sehr frühzeitiges und das gleiche gilt für *Stylaria*. Hier kommen sie fast gleichzeitig mit dem Mesoderm zum Vorschein (Fig. 1 und 3) als große, zwischen beiden noch aus

wenigen Elementen bestehenden Mesodermplatten liegende Zellen, und zwar in der Zahl 1—3. Daß es sich um die Chordazellen *SEMPERS* handelt, besagt der Umstand, daß sie von nun an kontinuierlich in der gleichen Lage, mit demselben embryonalen Aussehen und in derselben Zahl zu beobachten sind. Die große Bedeutung der Chordazellen bei der ungeschlechtlichen Fortpflanzung wird uns die Erklärung geben, warum sie schon im jüngsten Entwicklungsstadium des Mesoderms angelegt werden.

Die Lage des von ihnen gebildeten Stranges, welcher sich ununterbrochen bis in die vordersten Segmente fortsetzt, ist knapp über dem Bauchmarke, also zwischen diesem und dem Bauchgefäße. Die Form der Zellen erscheint an Querschnitten als rundliche, manehmal etwas abgeplattete, an Längsschnitten immer als eine oblonge: in der Mitte bauchig aufgetrieben, nach vorne und hinten in zwei sich verschmälernde Fortsätze ausgezogen. Sie weisen somit genau dieselbe Form und dieselben Charaktere auf wie die entsprechenden Elemente bei *Lumbriculus*, die *IWANOW* abgebildet hat, und sind einfach hintereinander gereiht. Unterhalb der Chordazellen sind andere Zellen zu sehen, welche aber viel kleiner und abgeplattet sind und wahrscheinlich bestimmt sind, die feine Membran, welche die Fasersubstanz im fertigen Zustande bedeckt, zu liefern (Fig. 15).

Was die Seitenlinien anlangt, so sind sie beiderseits kontinuierlich zu verfolgen, bestehen aber nicht wie der Chordazellenstrang bloß aus mesodermalen Zellen, sondern auch aus solchen des Ektoderms. Sie werden nicht sehr früh angelegt, sondern erst, nachdem die Mesodermplatten die Mitte des Körperquerschnittes erreicht haben. In diesem Stadium sticht seitlich im Ektoderm eine Zelle durch ihre Größe hervor, welche im Verbands der Ektodermzellen verbleibt und ihren embryonalen Charakter behält. Weiter nach innen liegt eine zweite Zelle, deren Ursprung mir unmöglich war zu bestimmen. Um diese legen sich büschelförmig mehrere andere Zellen, die sicher mesodermaler Herkunft sind. Letztere bleiben ebenfalls undifferenziert und bilden somit eine Trennung zwischen ventralem und dorsalem Seitenmuskel. Durch das Zusammentreten der erwähnten Elemente ist die Seitenlinie entstanden, der von verschiedenen Seiten ein nervöser Charakter zugeschrieben wird. Eine solche Annahme ist vielleicht nicht unberechtigt, weil in einem ausgebildeten Segmente die Zelle, deren Ursprung unsicher ist, nicht mehr wahrzunehmen ist, sich an ihrer Stelle aber eine Masse vorfindet, die sich mit Orange schön gelb färbt und an die Fibrillenschichte des Bauchmarks erinnert. Ein weiterer Anhaltspunkt zu

der obengenannten Deutung der Seitenlinie dürfte auch in der Tatsache liegen, daß sich eben an dieses Organ die Muskulatur der Borstenfollikel ansetzt.

Die ungeschlechtliche Fortpflanzung.

Die ungeschlechtliche Fortpflanzung von *Stylaria* ist als Teilung mit vorzeitiger Regeneration zu bezeichnen. In diesem Sinne hat SCHULTZE den Vorgang aufgefaßt, während LEUCKART und SEMPER ihn als Knospung deuteten, obwohl bei der Vermehrung ein wesentlicher Bestandteil des sich fortpflanzenden Tieres (ein bis zahlreiche Segmente) in das neu entstehende Individuum übergeht. Nach dem Vorgange MÜLLERS unterscheidet auch SEMPER zweierlei Arten der Teilung: die aus dem Aftersegmente und die eigentliche Teilung. Beides ist aber im Grunde derselbe Prozeß; der Unterschied ist bloß ein zeitlicher, indem im ersten Falle der Schwanz weiterwächst und dann erst die Teilung eintritt, im zweiten dagegen hat man ein schon ausgewachsenes, zur Fortpflanzung fertiges Tier vor sich. An einem und demselben Individuum können mehrere Teilungsprozesse auftreten (in der Regel 2—3), welche aber ein verschiedenes Alter zeigen. Die erste Teilungsstelle entsteht etwas hinter der Körpermitte, die zweite ein Segment vor der zuerst angelegten, so daß in das mittelständige Zooid ein Somit des Vordertieres übergeht; die dritte endlich bildet sich etwa in der Mitte des hinteren Zooides. SEMPER hat den Teilungsvorgang sehr genau studiert und ich stimme in bezug auf die äußeren Erscheinungen mit seinen Angaben vollständig überein.

Die Zone entsteht immer an der Grenze zwischen zwei aneinandergrenzenden Segmenten und stellt einen durch interkalares Wachstum erzeugten Ring dar, welcher, wenn er ungefähr die Länge eines normalen Segmentes erreicht hat, sich durch eine zuerst die Epidermis betreffende Einschnürung in zwei ungleiche Teile spaltet. Das größere Stück ist das vordere, und wird zum Schwanz des Vordertieres, das kleinere dagegen ist bestimmt, den Kopf und vier neue Rumpfsegmente des Hintertieres zu bilden. SEMPER nennt das neue Schwanzende des vorderen Zooides „die Rumpfzone“, die Anlage des Vorderkörpers des hinteren Tochterindividuums „die Kopfzone“.

Die Entwicklung des Schwanzes des Vordertieres.

Die histo- und organogenetischen Vorgänge, welche sich in der Rumpfzone abspielen, entsprechen vollkommen denjenigen, die

am freien Hinterende vor sich gehen, sind nur wegen des Umstandes komplizierter, daß hier auch regenerative Prozesse stattfinden. Beide Zooide müssen trotz des interkalaren Wachstums bis zu ihrer Trennung mit ununterbrochenem Bauchmarke und kontinuierlicher Muskulatur versehen sein: Haut, Darm, Nervensystem und Muskulatur müssen sich daher verlängern. Zu diesem Zwecke tritt entweder einfache Vermehrung der schon vorhandenen Elemente oder Regeneration aus embryonalem Gewebe ein. Ersteres trifft für die Epidermis und den Darm zu, letzteres für das Nervensystem und das Mesoderm, die neu angelegt werden. Da im entwickelten Zustande das am reichsten differenzierte Keimblatt das mittlere ist und es doch hier regeneriert werden muß, so scheint es zweckmäßig, zuerst die Entstehung des Mesoderms zu besprechen.

Wie am Hinterende, läßt SEMPER auch in der Rumpffzone das Mesoderm von der Haut aus durch einfache Abgliederung einer paarigen ektodermalen Zellplatte entstehen. Anfangs glaubte ich die Angaben SEMPERs bestätigen zu können. Eine genaue Prüfung der durch Rumpffzonen verfertigten Serien von Querschnitten zeigte mir aber, daß im hinteren (also im jüngeren) Abschnitte der Zone das Mesoderm beiderseits von einer Zellengruppe repräsentiert wird, welche vom Ektoderm weit absteht und knapp am Darne liegt. Das mittlere Keimblatt war also so wie am freien Hinterende schon selbständig geworden und fähig, von selbst weiterzuwachsen. Es war daraus zu schließen, daß, wenn auch eine Einwucherung von ektodermalen Elementen in Wirklichkeit stattgefunden hätte, dies nur an einer Stelle geschehen sein konnte. Um dies sicher festzustellen, war es notwendig, ein ganz junges Stadium zu finden, wo das Mesoderm vor kurzem angelegt worden war und den Leibesköhlenraum noch nicht erfüllte. Da aber ein solches Stadium äußerlich am Tiere selbst unter dem Mikroskop nicht zu sehen ist, so nutzte ich zu meinem Zwecke die Beobachtung aus, daß sich ein Segment vor der zuerst angelegten Zone zumeist die zweitjüngere vorfindet. Auf diese Weise erhielt ich eine Serie, welche allein einen sicheren Aufschluß über die Herkunft des Mesoderms gab. Von dieser Serie habe ich einen Schnitt gewählt, der in Fig. 7 abgebildet ist. Hier ist das Ektoderm nur seitlich etwas verdickt und von einer ektodermalen Einwucherung nichts zu sehen; die Haut ist nach innen überall wohl abgegrenzt. In reger Tätigkeit befinden sich dagegen die mesodermalen Zellen der Seitenlinie und die Chordazellen.

Die Elemente der Seitenlinie (in der Figur der rechten) bilden durch Vermehrung einen Strang, welcher nach abwärts längs der

Körperwand bis zur Höhe des ventralen Borstenfollikels zieht (Fig. 7 sz). Die einzelnen Zellen sind klein und manche von ihnen zeigen einen nach der Körperwand gerichteten Fortsatz mit dem Streben, sich zwischen die schon vorhandenen Längsmuskelfasern einzuschieben. Vielleicht dürfte es sich hier um eine Neubildung von Fasern handeln, welche, zwischen den alten eingeschaltet, die erste Verlängerung der Zone ohne jede Unterbrechung des Muskelzusammenhanges gestatten.

Die Chordazellen hingegen produzieren nur große, mit auffallendem Kerne versehene Elemente, die sich rechts und links vom Bauchmark ansammeln und die Anlagen der zwei neuen Mesodermplatten liefern. Die Proliferation der Chordazellen hatte schon SEMPER beobachtet, welcher sich überall und immer vergeblich bemüht hatte, eine Grenze zwischen den Chordazellen und den Mesodermzellen zu entdecken. Gegen die Möglichkeit einer Teilnahme ersterer an der Bildung des Mesoderms spricht nach ihm der Umstand, daß, wenn es wirklich der Fall wäre, die Anlage eine symmetrische sein müßte, was aber wegen der seitlichen Lage des Bauchgefäßes unmöglich ist. Nun liegt das Bauchgefäß gar nicht immer seitlich und auch in diesem Falle läßt es Raum genug, damit die Chordazellen bei einer Vermehrung sich auf beide Seiten hin ausbreiten können. In meiner Abbildung sieht man ungemein deutlich, wie beide Mesodermplatten zwischen Bauchgefäß und Bauchmark miteinander in inniger Verbindung stehen, ja es verläuft sogar über dem Gefäße eine lange schmale Zelle, welche die Verbindung auch hier herstellt. Durch andere Schnittreihen wurde SEMPER wieder unsicher gemacht, weil er fand, daß es in „manchen Fällen gerade so aussieht, als wenn auch die beiden seitlichen Ganglien einen Anteil an der Hervorbringung der beiden Mesodermplatten haben könnten“.

Eine Vermehrung der oberen seitlichen Zellen des Nervensystems habe ich auch öfters und deutlich beobachtet, so daß sie auch an der Bildung des Mesoderms mehr oder weniger mitwirken. Eigentlich sind diese Zellen nichts Anderes als Relikte der zwei sogenannten Spinalganglien SEMPERs, welche, wie dargestellt, unzweifelhaft mesodermalen Ursprunges sind. Durch die neue Tätigkeit dieser Zellen wird es klar, daß sie sich im Schwanzende nicht nervös differenziert hatten. Wäre das der Fall gewesen, so stände man vor der wunderbaren Erscheinung einer Umwandlung von Mesodermzellen in Ganglienzellen und einer nachherigen Metamorphose letzterer in embryonales Mesodermgewebe. Der wichtige Schluß, den man jetzt aus dem Verhalten der sogenannten Spinal-

ganglien *SEMPERS* bei der ungeschlechtlichen Fortpflanzung ziehen kam, ist also, daß das Nervensystem ausschließlich dem Ektoderm seine Entstehung verdankt.

Die bisher geschilderten Vorgänge über die Mesodermbildung geben uns einen sehr wichtigen Anhaltspunkt, um die Existenz des Mesoderms als gesondertes Keimblatt aufs neue zu behaupten. Sie sind von allgemeinem Interesse im Hinblick auf das Verhältnis zwischen Keimblättern und ungeschlechtlicher Fortpflanzung, und da sie sich auch bei anderen mit *Stylaria* verwandten Formen in ähnlicher Weise abspielen, so werden durch sie die Teilungs- und Regenerationserscheinungen in engere Beziehung gebracht.

RANDOLPH und *IWANOW* sind bei *Lumbriculus* und *JANDA* bei *Rhynchelmis* nämlich zu Ergebnissen gekommen, welche mit meinen bei *Stylaria* vollkommen übereinstimmen. Bei der Regeneration des Hinterendes bildet sich der Mesoblast nach den erwähnten Autoren wesentlich aus den großen, nach *RANDOLPHS* Vorschlag als Neoblasten bezeichneten Elementen, welche mit geringen Lageunterschieden sowohl bei *Lumbriculus* wie bei *Rhynchelmis* hauptsächlich in der Nähe des Bauchmarkes sich vorfinden. Von der Identität solcher Zellen mit *SEMPERS* Chordazellen habe ich schon Erwähnung gemacht; bei der Regeneration teilen sie sich mitotisch sehr rasch und liefern den größten Teil des Embryonalgewebes, welches weiterhin zu mesodermalen Bildungen verwendet wird. Im Gegensatz zu *RANDOLPH* und *IWANOW* beschränkt hingegen *WAGNER* in seiner eingehenden Studie über die Regenerationsprozesse bei *Lumbriculus* die Tätigkeit der Neoblasten nur auf die Produktion eines Teils des Mesodermgewebes, während er die Bildung der Muskulatur dem Ektoderm und Derivaten des Coelomepithels zuschreibt.

Auf das Stadium, in welchem das mittlere Keimblatt als ein einfaches Paar von Zellgruppen erscheint, folgt ein zweites, wo er Fortsätze nach denjenigen Stellen des Ektoderms treibt, an denen später die ventralen und dorsalen Borstenfollikel und Seitenlinien entstehen. Die Mesodermfortsätze dringen zwischen die Muskelplatten und setzen sich hier mit spitzem, dann immer breiter werdendem Ende fest (Fig. 9 *msf*). Infolge einer starken Ektodermverdickung, welche gleichzeitig mit der Mesodermmentfaltung stattfindet, erscheint die Leibeshöhle verengt, während die einzelnen Muskelplatten näher aneinander gerückt sind. Letztere gehen merkwürdige Verschiebungen ein, welche mit Neubildung von Muskeln verbunden sind und deren Endresultat folgendes ist: Der dorsale Seitenmuskel verwächst beiderseits mit der dorsalen Muskelplatte in der Weise, daß die Lücke

des Borstenfollikels von neuen Muskelzellen erfüllt wird; der neurale Seitenmuskel wird von einem der obengenannten Mesodermfortsätze in zwei Stücke gespalten. das obere größere Stück wird zum dorsalen Seitenmuskel des neuen Schwanzes, das untere kleinere dagegen zu einem integrierenden Bestandteile der Muskulatur des sich renovierenden Bauchmarkstückes (vergl. das Kapitel Nervensystem). Es fehlt also noch der neurale Seitenmuskel, welcher aber vollständig neu angelegt wird (Fig. 11).

Diesen Verhältnissen zufolge wird die Anlage des dorsalen Borstenfollikels an die Stelle, wo im normalen Segmente die Seitenlinie ist, zu liegen kommen, während letztere und der ventrale Borstenfollikel erst später zwischen den zwei Spaltungsstücken des Seitenmuskels ihre Entstehung nehmen.

Wir wollen nun das Zustandekommen des neuen neuralen Seitenmuskels verfolgen. Die zwei Spaltungsstücke der alten Platte werden vom Mesoderm immer mehr voneinander getrennt, und im freigewordenen Raume entsteht dorsalwärts die Seitenlinie, ventralwärts der neue Borstenfollikel und zwischen beiden die Muskulatur (Fig. 8). Letztere schreitet in ihrer Ausbildung von vorne nach hinten fort, so daß sie die Form eines Keiles annimmt, welcher zwischen die zwei Spaltungsstücke eindringt. Im jüngsten Teile der Zone (hinten) kann die alte Muskelplatte noch als zusammenhängend betrachtet werden. weil hier nur ein dünner Mesodermfortsatz die Lage der später erfolgenden Trennung bezeichnet. Fig. 11 erläutert die dargestellten Verhältnisse. Da sieht man die keilförmige Muskelplatte, ferner das ventrale Spaltungsstück, welches im ältesten (vordersten) Teile der Zone an die subneurale Muskulatur gerückt ist, während das dorsale Stück die Fortsetzung des vor ihm liegenden dorsalen Seitenmuskels bildet.

Ich habe von Neubildung des neuralen Seitenmuskels gesprochen: in Wirklichkeit aber werden auch die zwei Stücke des alten Seitenmuskels vollständig renoviert, indem die Mesodermzellen jede Muskelplatte von beiden Seiten umgreifen, dieselbe abheben und darunter neue Muskelzellen bilden (Fig. 9 *usp*). Natürlich ist das nur am vorderen älteren Teile der Rumpfzone wahrzunehmen; nach hinten zu sieht man die einzelnen Muskelplatten der Epidermis noch anliegen und keine Spur von jungen Muskelfibrillen. Auch die dorsale Muskulatur wird höchstwahrscheinlich durch neue ersetzt, nicht aber vermittelt totaler Abhebung, sondern in der Weise, daß vom Mesoderm her Zellen dorsalwärts wandern, die sich zwischen die alten Fasern einschieben und Fibrillen produzieren. In der Tat sind am

älteren Abschnitte der Zone eine ziemlich gut entwickelte junge Muskulatur und einzelne alte abgelöste Muskelfasern zu sehen, während im hinteren Abschnitte die dorsale Platte noch intakt, nach innen aber dicht von Mesodermzellen belegt erscheint, die den charakteristischen zur Epidermis gerichteten Fortsatz zeigen.

Das Nervensystem.

Da beide Zooide bis zu ihrer Trennung durch den gemeinsamen Bauchstrang in Verbindung bleiben und dieser nicht regenerationsfähig ist, so ist für das Schwanzende eine neue Anlage notwendig, die auf dieselbe Weise wie am freien Afterende zustandekommt. Das Ektoderm verdickt sich ventral und hebt den Bauchstrang mit seiner Muskulatur empor. Die Verdickung ist eine paarige und erstreckt sich bis zur Stelle der ventralen Borstenfollikel, nimmt also einen großen Teil der Ventralseite des Körpers in Anspruch. So wie die Anlage stimmen auch die weiteren Vorgänge in der Entwicklung des Bauchmarkes mit jenen des Schwanzes überein, ja es kommt in der Rumpfzone die Angliederung der Mesodermteile an das Nervensystem sogar noch deutlicher zum Ausdruck als am Hinterende. Es wird für die weitere Schilderung also bloß die Verbindung des neuen Bauchstranges mit dem alten im vorderen (älteren) Teile der Zone in Betracht kommen. Schon etwas hinter der Stelle, wo die Verwachsung statthat, sind feine Züge von Fasersubstanz bemerkbar, welche von der neuen zur alten Fibrillenschichte ziehen. Am Verwachsungspunkte selbst tritt eine festere Verbindung auf, indem von der unteren Fibrillenmasse zwei starke seitliche Stränge aufsteigen, die sich mit dem darüberliegenden alten Bauchmarke in Verbindung setzen (Fig. 10). Dadurch wird die emporgehobene alte Muskulatur in drei Bündel geteilt; das mittlere größere wird von den zwei Fasersträngen umgürtet, die zwei seitlichen werden nach rechts und links geschoben. Die gesamte Muskulatur, sowie die hinter der Verwachsungsstelle liegende Fasersubstanz des alten Bauchmarkes sind bestimmt, allmählich resorbiert zu werden. Auf beiden Seiten des neuen Nervensystems liegen die zwei ventralen Spaltungsstücke des Seitenmuskels. So wie die übrige Muskulatur werden sie vom Mesoderm regeneriert und verschmelzen unterhalb des Bauchmarks zu einer einheitlichen Platte (Fig. 8 *usp* und 10 *nm*).

Während die Entstehung und Ausbildungsweise der Organe in der Rumpfzone die gleiche wie am Afterende ist, scheint das nicht für die Lage derselben auf dem Körperquerschnitte der Fall

zu sein. Eine genauere Prüfung lehrt aber, daß auch in dieser Hinsicht die Übereinstimmung eine vollkommene ist und nur das Vorhandensein der alten Muskulatur eine anscheinende Abweichung verursacht. Auch am Hinterende liegen anfangs ventrale und dorsale Borstenfollikel mehr seitlich am Körper als im ausgebildeten Zustande und es erscheint das Nervensystem im Verhältnisse zum Körperquerschnitte viel größer als im fertigen Segmente. Nun wird in beiden Fällen das Ziel auf dieselbe Weise erreicht, und zwar durch ein überwiegendes Wachstum der seitlichen Körperteile. Dadurch werden die dorsalen Follikel nach oben, die ventralen nach unten geschoben. Während nämlich an den seitlichen Partien zahlreiche Zellteilungen stattfinden, welche ihnen gestatten, trotz des Wachstums in die Länge ihre Breite zu behalten, verlängern sich Dorsalseite und Ventralseite hauptsächlich durch Streckung ihrer Elemente und verschmälern sich dabei. Daß die Sache in der Tat sich so verhält, besagt schon die Querschnittabnahme des Nervensystems beim Fortschreiten der Entwicklung, doch kann man sich davon auch durch direkte Beobachtung überzeugen. An sagittalen Längsschnitten erscheinen die Kerne der Epidermis, wenn letztere oberflächlich getroffen wird, groß und dicht gedrängt; wenn aber der Schnitt weiter nach innen geführt ist und der dorsale und ventrale Teil des Ektoderms vorliegt, stehen sie viel weiter voneinander ab und sind bedeutend kleiner.

Die Bildung des Enddarmes.

Kurz vor der Trennung der beiden Tiere muß sich eine Verbindung zwischen Haut und Darm zum Zwecke der Proktodaeumbildung herstellen. Soweit mir aus einer Serie durch ein vor kurzem abgelöstes Zooid und aus Längsschnitten durch schon reife Zonen bekannt ist, findet eine einfache Verlötung des Darmes mit der Epidermis statt. Letztere trifft schief auf den Darm, aber ohne Spur einer Einsenkung. Dementsprechend sieht man an Querschnitten den Körperdurchmesser immer kleiner werden und die Epidermiszellen dem Darne sich nähern, nie aber eine zweifache Lage von Ektodermzellen: eine äußere, welche die Haut darstellte und eine innere rings um den Darm, die dem eingestülpten Rande entspräche, wie das der Fall sein müßte, wenn eine Einkrümmung des Ektoderms wirklich stattfände. Betreff dieses Punktes bin ich mit den Angaben ABELS in Einklang, der an sich regenerierenden Hinterenden von *Nais* viel häufiger als bei *Tubifex* eine einfache Verlötung von Darm und Epidermis beobachtete.

Ich halte jedoch eine spätere Ektodermeinsenkung für sehr wahrscheinlich, weil der After zur Zeit der Trennung terminal mündet, während er im normalen Zustande etwas dorsal liegt.

Die Kopfzone.

Wie es SEMPER richtig behauptet, ist in sehr jungen Stadien die Kopfzone nicht oder kaum zu unterscheiden. Ein solcher Zustand dauert aber nicht lange: ein dicker Zellstrang, welcher beiderseits von den dorsalen Borstenfollikeln bis in die Nähe des Bauchmarkes zieht und aus kleinen Elementen zusammengesetzt ist, ermöglicht in einem etwas späteren Entwicklungsstadium die Kopfzone von der entsprechenden Rumpfzone sofort zu unterscheiden (Fig. 12). Woher der genannte Zellstrang stammt, kann ich mit Sicherheit nicht aussagen: an einigen Schnitten zeigt sich eine direkte Verbindung desselben mit dem Ektoderm, und zwar an der Seitenlinie und an den ventralen Borstenfollikeln. Ältere Stadien lassen eine deutliche ektodermale Einwucherung an diesen Stellen erkennen, so daß der Gedanke eines ektodermalen Ursprunges des Zellstranges wohl begründet erscheint. Vereinzelt große Zellen, welche nicht selten auch durch direkte Verbindung mit den Neoblasten ihre mesodermale Herkunft verraten, liegen in der Umgebung des Nervensystems. Die Tätigkeit der Neoblasten ist also, obwohl in geringerem Maße, auch im Hintertiere zu erkennen.

Mit der weiteren Ausbildung des Kopfes komplizieren sich die Verhältnisse sehr stark: Gehirn und Schlundringanlage füllen den größten Teil der Leibeshöhle aus, während der Darm seinerseits eine starke Verdickung zum Zwecke der Pharynxbildung aufweist. Das Zusammentreffen aller dieser Gewebe und ihr außerordentlich ähnliches Aussehen machen es ungemein schwierig, wenn nicht unmöglich, die Grenze zwischen den einzelnen Keimblättern und Organanlagen zu erkennen. Trotzdem habe ich die Überzeugung gewonnen, daß auch hier wie am Hinterende und in der Rumpfzone das Mesoderm seine Selbständigkeit behält und dieselbe Regenerationskraft besitzt. Die Gründe, welche mich zu dieser Meinung geführt haben, sind folgende:

1. Das Vorhandensein auch in der Kopfzone von mesodermalen Zellen mit embryonalem Charakter (Neoblasten), die in Vermehrung begriffen sind.

2. Die Übereinstimmung der Resultate in bezug auf die Mesodermstehung am Hinterende und in der Rumpfzone, so daß es wahrscheinlich wird, daß das Mesoderm für die vier vorderen

Segmente, welche hinter dem Kopfe gebildet werden, denselben Ursprung hat wie in den zwei studierten Fällen.

3. Der Umstand, daß an einer älteren Kopfzone das Mesoderm, welches vorne (natürlich immer hinter dem Schlundringe) mehr oder minder deutliche Beziehungen zum Ektoderm aufweist, im hinteren jüngeren Teile (die Ausbildung der Segmente schreitet von vorne nach hinten fort) eine immer mehr zunehmende Unabhängigkeit vom Ektoderm und sehr innige Beziehungen zu den Neoblasten und den oberen Seitenteilen des Bauchmarks gewinnt.

Im Folgenden gebe ich die Beschreibung einer Querschnittserie durch eine ältere Kopfzone von vorne angefangen. Die Schnitte sind ein wenig schief geführt worden und das Gehirn erscheint zuerst auf der rechten Seite in Form einer dicken Zellplatte, welche dorsal, aber noch etwas seitlich am Darne liegt. Bald kommt auch die linke Gehirnhälfte zum Vorschein, welche das Streben zeigt, den Darm zu überwachsen, um sich mit der rechten Anlage zu vereinigen. Beide Zellplatten finden ihre Fortsetzung in einem breiten Zellstrang, der den Darm umgürtet und sich etwas weiter hinten mit dem Bauchmark in Verbindung setzt. Wir haben hier die Schlundkommissur vor uns. Letztere steht jederseits an zwei Stellen mit dem Ektoderm in breiter, deutlicher Verbindung, und zwar an der Seitenlinie und am ventralen Borstenfollikel. Daraus erkennen wir sofort, daß hier die Einwucherungen stattgefunden haben, die das Material zum Aufbau des Zentralnervensystems geliefert haben. Die Wucherung der Seitenlinie richtet sich hauptsächlich dorsalwärts und erzeugt den oberen Teil des Schlundringes und das Gehirn, während ein nach abwärts ziehender Zellstrang sich mit der vom ventralen Borstenfollikel herkommenden Wucherung verbindet, die ebenfalls sehr stark erscheint. Eine dritte paarige Wucherung des Ektoderms, welche aber schwächer als die beiden vorigen erscheint, läßt sich unterhalb des Bauchmarks beobachten. Sie ist in den Abbildungen der SEMPERschen Abhandlung nicht angegeben oder bloß durch vereinzelte Zellen angedeutet. Und doch ist sie in der ganzen Zonenlänge zu verfolgen: ihre Zellen dringen an zwei Punkten zwischen die Fasern der neuralen Muskulatur, dieselbe in drei Bündel spaltend, bis unterhalb der Fibrillenschichte ein, wo sie zwei Platten bilden, die sich seitlich bis ungefähr zur Mittelhöhe der Fibrillenschichte erstrecken (Fig. 13 *pzp*). Die Bedeutung dieser dritten Ektodermeinwucherung liegt wohl auf der Hand; wie in der Rumpffzone ist auch hier das Nervensystem nicht regenerationsfähig und eine Verlängerung desselben ist nur dann

möglich, wenn vom Ektoderm her neue Fasersubstanz produziert wird. Das geschieht auch in der Tat, ja sogar in noch stärkerem Maße als in der Rumpfzone, durch die paarige Zellplatte, welche die Faserschicht der vier vordersten mächtigen Ganglien erzeugt.

Statt der subneuralen Ektodermeinwucherung beschreibt SEMPER eine andere, welche am dorsalen Borstenfollikel stattfinden sollte und die Ursprungsstätte der Gehirnanlage bilden dürfte. Einen deutlichen Zusammenhang zwischen Gehirnanlage und dieser Stelle habe ich nur an einem Schnitte nachgewiesen und diese Verbindung dürfte wohl, wie SEMPER meint, dem Optikus entsprechen. Es handelt sich aber nicht um eine Ektodermwucherung, sondern vielmehr um eine sekundäre Vereinigung der Haut mit dem Zentralnervensystem.

Durch die vorausgehende Darstellung haben wir ein Bild des vordersten Teiles einer Kopfzone, also des eigentlichen Kopfes des Hintertieres gewonnen. Nun werden, wie schon bemerkt, hinter dem Kopfe 4 neue Rumpfsegmente angelegt, welche im Baue bis auf die fehlenden Rückenborsten mit den normalen Brustsegmenten übereinstimmen. Ein knapp hinter der Kopfanlage geführter Schnitt trifft noch einen Teil des Gehirns, und zwar dessen hintere zwei Lappen, die im ausgebildeten Zustande sehr umfangreich sind. Sie besitzen eine mandelförmige Gestalt (Fig. 13 *gl*) und sind von Zellen umgeben, die ich als Mesodermelemente auffasse. An der Seitenlinie ist der Zusammenhang mit dem Ektoderm schon aufgehoben, ja es scheint an dieser Stelle überhaupt keine Proliferation stattgefunden zu haben. Am ventralen Borstenfollikel sieht man eine ektodermale Einwucherung, sie ist aber etwas tiefer in der Leibeshöhle vom Mesoderm abgegrenzt und von ihm kappenartig bedeckt. Wir haben unzweifelhaft einen jungen Borstenfollikel vor uns. Setzen wir unsere Untersuchung über das Mesoderm in jüngeren Teile der Zone fort, so werden wir eine immer mehr zunehmende Zurückziehung des Mesoderms gegen die Ventralseite hin bemerken, bis wir einen Zustand treffen, wo die Neoblasten in Proliferation sich befinden und das Bild einer jungen Rumpfzone wiederholen (Fig. 14 *ms*). Das Aussehen des Mesoderms im vorderen Teile der Zone ist allerdings von dem des Hinterendes und der Rumpfzone stark verschieden, indem die Zellen kleiner sind und in zwei Strängen, einem intestinalen um den Darm und einem parietalen längs der Epidermis verlaufenden, angeordnet erscheinen; ich bin aber der Meinung, daß der hinterste Teil der Kopfzone mit seinen schön hervortretenden Mesoderm-Elementen doch für die Entstehung des mittleren Keimblattes aus letzteren spricht. Die abweichende Verteilung des Zellenmaterials

hat wahrscheinlich ihren Grund darin, daß auch die aus demselben hervorgehende Muskulatur im fertigen Zustande wegen der Anwesenheit des Pharynx eine andere Anordnung als in der Rumpfzone annehmen muß. Dazu kommt auch die Notwendigkeit einer frühzeitigen Ausbildung der Gefäßschlingen, welche im Schwanze nicht vorhanden sind.

Die Gefäße entwickeln sich auf die einfachste Weise, aus einer doppelten Zellreihe, welche ein Lumen in sich einschließt und deren Elemente stark in die Länge gezogen sind. Die Beziehungen des Mesoderms zur Längsmuskulatur sind auch sehr deutlich: an jedem Schnitte sieht man Zellen, welche an der Körperwand mit einem dünnen Fortsatz zwischen die alte Muskulatur eindringen. Zahlreicher sind solche Zellen in der Mitte der Zone, wo sie im Bereich der ganzen Leibeshöhle auftreten, zwei lange Fortsätze zeigen und nach den verschiedensten Richtungen orientiert sind. Diesen letzteren Elementen kommt die Bildung der Muskelfasern, die zwischen Pharynx und Körperwand ausgespannt sind, zu.

Ob eine vollständige Renovation der alten Muskeln auch in der Kopfzone stattfindet, kann ich mit Sicherheit nicht sagen: alte Muskelfasern sind auch in abgelösten Zooiden zu finden, und zwar in nicht geringer Anzahl, so daß es wahrscheinlicher ist, daß die Verlängerung der Muskelfelder durch einfache Einschiebung von Fasern bewirkt werde.

Mesodermelemente sind jedoch auch im Kopfe vorhanden. Die Annahme einer speziellen Anlage für diese letzteren scheint mir nicht gerechtfertigt zu sein; vielmehr wird auch hier, wie nach Prof. HATSCHKE bei *Polygordius*, eine Einwanderung von Elementen vom dahinterliegenden Mesoderm stattfinden.

Die Pharynxbildung.

Gleich hinter der Mundhöhle beginnt beim ausgebildeten Tiere der Pharynx, welcher bekanntlich ausgestülpt werden kann. Derselbe zeigt im Querschnitte zwei miteinander weit kommunizierende Höhlen, eine obere und eine untere. Letztere wird von einer einfachen Zellenlage umschlossen, erstere hingegen besitzt eine dicke Wandung, mit hohen Epithelzellen und einer Schichte von Muskeln und Drüsenzellen. Die Befestigung des Pharynx an der Leibeshöhle wird durch zahlreiche radiär gestellte Muskelfasern vermittelt.

In der Ontogenese ist der Ursprung des Pharynx ein ektodermaler, bei der künstlichen Regeneration ist er nach HERKE auch ektodermal, während er nach den neueren Angaben von ABEL

entodermal sein soll. Die Mitte wird von SEMPER gehalten, welcher Entoderm und Mesoderm an der Pharynxbildung mitwirken läßt, und zwar soll die ventrale Wand entodermalen, die dorsale aber mesodermalen Ursprunges sein. Der obere Teil des paarigen Keimstreifens setzt sich nach ihm an die Darmwandung, von beiden Seiten herkommend, dicht an und die Hälften vereinigen sich in der dorsalen Mittellinie. Später sollen diese mesodermalen Partien mit dem ventralen entodermalen Abschnitt verschmelzen. Der Prozeß geht aber nicht auf die von SEMPER behauptete Weise vor sich.

In einer jungen Kopfzone besteht in Bezug auf den Darm kein Unterschied zur Rumpffzone. Die Außenfläche des Darmepithels zeigt vereinzelte Zellen, welche sich mit Hämatoxylin sehr intensiv färben und dadurch den embryonalen Charakter ihres Protoplasmas kundgeben. Nicht selten erscheinen sie in zwei Gruppen seitlich ventral am Darne angeordnet, dadurch zwei kleine Ausbuchtungen des Peritoneums bildend. Mit fortschreitender Entwicklung nimmt die Zahl solcher Zellen immer zu, die Proliferation erstreckt sich auch auf die seitlichen Darmteile, welche stark verdickt erscheinen, obwohl der Zusammenhang der durch Wucherung gebildeten Zellmassen mit dem Darmepithel nicht immer erhalten ist. Zu dieser Zeit hat sich das Mesoderm schon sehr stark entwickelt und greift über die obere Grenze der entodermalen Wucherung über. Ich meine, daß SEMPER durch dieses Stadium zu der Annahme geführt wurde, daß nach oben die Pharynxwandung vom mittleren Keimblatt gebildet werde. Es fehlt aber nicht an den Bedingungen, welche eine Proliferation des Entoderms im dorsalen Teile ermöglichen, weil sich auch hier Zellen mit embryonalem Charakter vorfinden und ich habe solche Schnitte vor mir gehabt, wo der Prozeß der Darmverdickung auch dorsal begonnen hatte und wo kein Zweifel über den Ursprung der Zellen bestehen konnte, da sie innerhalb des Peritoneums erschienen. Die Entstehung der Pharynxanlage bei *Stylaria* erfolgt bis in die Details genau so wie bei der verwandten Art *Chaetogaster*. WETZEL drückt sich für diese Form folgendermaßen aus: „Die Neubildung des Pharynx beginnt damit, daß die basalen Zellen der ventralen Darmwand, nicht das Epithel, sich zu teilen beginnen. Die ventrale Darmwand verdickt sich auf diese Weise eine Strecke weit. Die Zellwucherung bleibt auch nicht auf die ventrale Partie der Darmwand beschränkt, sondern erstreckt sich auch seitlich, umgreift also den Darm halbmondförmig.“

In Bezug auf die weitere Ausbildung des Pharynx stimme ich mit SEMPER überein: Die obere Hälfte der dicken, den Darm um-

gebenden Zellplatte löst sich vom Darmepithel ab und es entsteht zwischen beiden ein weiter leerer Raum. Es zerfällt dann allmählich das Darmepithel, so daß die definitive Pharynxbekleidung direkt von den Elementen der Zellplatte gebildet wird. Ich erhoffe derart gezeigt zu haben, daß die Entstehung eines so wichtigen Organes nicht wie bei der Ontogenie vom Ektoderm, sondern vom Entoderm erfolgt. Dieselbe Überzeugung hat ABEL aus seinen Beobachtungen über die Regeneration des Vorderdarmes bei *Nais* gewonnen. Es ist übrigens auch von zahlreichen anderen Seiten und zwar in weitgehender Übereinstimmung für die verschiedensten Arten von Oligochaeten- und Polychaetenspezies (*Tubifer*, *Lumbriculus*, *Chaetogaster*, *Lumbricus*, *Allolobophora*, *Dero*) der Beweis erbracht worden, daß bei der Regeneration nur die wenig umfangreiche Mundhöhle ektodermalen Ursprunges ist.

Die Mundbildung.

Sind in der Kopfzone sämtliche Organe schon ziemlich weit entwickelt, so trennt sich das Hintertier vom vorderen ab. Dabei ist der Darm das letzte Organ, das sich teilt; selbst das Ektoderm ist an der Ringfurchung gespalten und es handelt sich nun darum, den Mund zu bilden. Zu diesem Zwecke stülpt sich der Vorderrand der Epidermis im ganzen Umkreis ein und tritt mit dem Entoderm (Darm) in Verbindung. Die Einstülpung ragt aber nicht weit nach innen, sondern nur etwa um die Dicke des Schlundringes. Das Vorhandensein dieser Einkrümmung habe ich zuerst an Querschnitten nachgewiesen, bei denen die ektodermale Längsmuskulatur um den Darm herum zu sehen war. An sagittalen und frontalen Längsschnitten ist das Verhältnis noch deutlicher. An diesen habe ich beobachtet, daß die Einstülpung ventral tiefer ist als dorsal; bedenkt man aber, daß nach der Ablösung vom Vordertiere der obere Teil des Kopfes sich stark verlängert und die Mundöffnung ventral zu liegen kommt, so ist wohl anzunehmen, daß die Einsenkung auch dorsal tiefer wird und wenigstens die ganze Mundhöhle auskleidet.

SEMPER nimmt die Bildung einer ventralen unpaaren Mund-einsenkung an. Von dieser habe ich nie eine Andeutung gesehen, selbst an Zooiden nicht, die sich eben abgelöst hatten. Der Mund hat sich einfach durch die Verbindung der Epidermis mit dem Darm gebildet und wird dann später ventral verschoben. Er liegt übrigens schon vor der Trennung etwas ventral, weil die Ringfurchung nicht ganz vertikal, sondern schief von vorne oben nach unten hinten verläuft. Infolge der Ektodermeinstülpung ragt nach der Ablösung

ein kleines Darmstück aus dem ektodermalen Munde heraus, welches aber bald zugrunde geht. Aus meinen Befunden folgt, daß auch keine sekundäre Vernarbung zur Bildung der Stirne notwendig ist, wie sie SEMPER auf Grund der Annahme einer ventralen Mundeinsenkung vertreten muß.

Zusammenfassung der Resultate.

Fasse ich die gewonnenen Resultate zusammen, so ergibt sich folgendes für das mittlere Keimblatt:

1. Das Mesoderm wächst am freien Hinterende durch die Tätigkeit von Urmesodermzellen, welche zu 2—3 beiderseits die hinterste Spitze der Mesodermstreifen einnehmen und vom Ektoderm vollständig getrennt sind. Wenigstens für meinen speziellen Fall ist also die von Prof. HATSCHKE behauptete, von KLEINENBERG und LWOFF bestrittene hintere Endigung des Mesoderms mit Polzellen endgültig bewiesen.

2. Schon vor der Gliederung des Mesoderms in Ursegmente entstehen zwischen beiden Mesodermplatten die Chordazellen SEMPERs (Neoblasten), welche immer einen ausgeprägt embryonalen Charakter tragen und einen kontinuierlichen Strang bis in die vordersten Segmente bilden.

3. Bei der ungeschlechtlichen Fortpflanzung wird das Mesoderm in der Rumpfzone (Schwanz des Vordertieres) hauptsächlich durch die Neoblasten regeneriert und nur in sehr geringem Maße durch die mesodermalen Elemente der Seitenlinien;

4. in der Kopfzone, in der hinter dem Kopfe 4 Rumpfsegmente neugebildet werden, entsteht das Mesoderm aller Wahrscheinlichkeit nach auf dieselbe Weise wie in der Rumpfzone, obwohl das Bild, das man von ihm in diesem Körperteile bekommt, mit Ausnahme der hintersten jüngsten Region der Zone, ein ganz anderes ist.

In allen drei Fällen liefert das Mesoderm dieselben Organe und zwar: Längs-, Pharynx- und Borstenmuskulatur, Peritoneum und Nephridien.

Was die Tätigkeit des Ektoderms anbelangt, hat sich gezeigt: Das äußere Keimblatt produziert ausschließlich

1. die Ringmuskulatur und

2. das Nervensystem, dessen Anlage immer eine paarige ist.

a) Am Hinterende fließt die Anlage des Nervensystems in der äußersten Schwanzspitze mit dem Ektoderm zusammen, dasselbe geschieht in der

b) Rumpfzone, wo eine neue Anlage für das Nervensystem gebildet wird, die sich an der vorderen Grenze der Zone mit dem alten Bauchmark verbindet;

c) in der Kopfzone erfolgt nur eine Verlängerung des Bauchmarkes, welche dadurch ermöglicht wird, daß sich eine paarige ektodermale Zellplatte zwischen Fasersubstanz und neurale Muskulatur einschiebt. Die Schlundkommissur und das Gehirn werden durch paarige ektodermale Wucherungen an den Seitenlinien und an den ventralen Borstenfollikeln angelegt. Die auf diese Weise entstandenen Zellmassen umwachsen allmählich den Darm und verschmelzen oberhalb desselben.

Als Produkt des Entoderms hat sich der Pharynx ergeben.

Der neue Mund entsteht durch Einstülpung des Ektoderms und Verbindung der Einstülpung mit dem Darm; er liegt unmittelbar nach der Trennung noch fast vollkommen terminal.

Das neue Proktodaeum wird durch einfache Verlötung von Darm und Epidermis hergestellt.

Literatur.

- ABEL MAX, Beiträge zur Kenntnis der Regenerationsvorgänge bei den limikolen Oligochaeten. Zeitschr. f. wiss. Zoologie, Bd. LXXIII, 1903.
- BÜLOW C., Die Keimschichten des wachsenden Schwanzendes von *Lumbriculus variegatus*, nebst Beiträgen zur Anatomie und Histologie dieses Wurmes. Zeitschr. f. wiss. Zoologie, Bd. XXXIX, 1883.
- HATSCHER B., Studien zur Entwicklungsgeschichte der Anneliden. Arbeiten Zool. Inst. Wien, Bd. I, 1878.
- HATSCHER B., Zur Entwicklung des Kopfes von *Polygordius*. Arb. Zool. Inst. Wien, Bd. VI, 1885.
- Derselbe, Über den gegenwärtigen Stand der Keimblättertheorie. Verh. Deutsch. Zool. Gesellschaft. 3. Jahresversammlung, Göttingen 1893.
- HEIDER C., Ist die Keimblättertheorie erschüttert? Zool. Zentralblatt, 1897, Bd. IV.
- HEPKÉ P., Über histo- und organogenetische Vorgänge bei den Regenerationsprozessen der Naiden. Zeitschr. f. wiss. Zoologie, Bd. LXIII, 1897.
- IWANOW P., Die Regeneration von Rumpf- und Kopfsegmenten bei *Lumbriculus variegatus*. Zeitschr. f. wiss. Zoologie, Bd. LXXV, 1903.
- JANDA V., Über die Regeneration des Zentralnervensystems und Mesoblastes bei *Rhynchelmis*. SB. Böhm. Ges. Wiss., 1902.
- KLEINENBERG N., Die Entstehung des Annelids aus der Larve von *Lopadorhynchus*, nebst Bemerkungen über die Entwicklung anderer Anneliden. Zeitschr. f. wiss. Zoologie, Bd. XLIV, 1886.
- KORSCHÉLT-HEIDER, Vergleichende Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere. Spezieller Teil I. Jena 1906.
- LEUCKART R., Über die ungeschlechtliche Vermehrung bei *Nais proboscidea*. WIEGMANN'S Archiv für Naturgeschichte, Jahrg. 17, 1851.

- MÜLLER O. F., Von Würmern des süßen und salzigen Wassers, 1771.
 RANDOLPH H., The regeneration of the tail in *Lumbriculus*, Journ. of Morphol., VII, 1892.
 RIEVEL H., Die Regeneration des Vorderdarmes und Enddarmes bei einigen Anneliden. Zeitschr. f. wiss. Zoologie, Bd. LXII, 1897.
 SCHULTZE M., Über die Fortpflanzung durch Teilung bei *Nais proboscidea*. WIEGMANN'S Archiv für Naturgeschichte, 1849, Jahrg. 15.
 Derselbe, Noch ein Wort über die ungeschlechtliche Vermehrung bei *Nais proboscidea*. Ibid., 1852.
 SEMPER, Die Verwandtschaftsbeziehungen der gegliederten Tiere. Arb. aus dem zool. Inst. Würzburg, Bd. III, 1876.
 VEJDOVSKY F., System und Morphologie der Oligochaeten. 1884.
 WAGNER F., Einige Bemerkungen über das Verhältnis von Ontogenie und Regeneration. Biolog. Zentralblatt, Bd. XIII, 1893.
 Derselbe, Reparationsprozesse bei *Lumbriculus variegatus*. Zool. Jahrb., Abteilung für Anatomie und Ontogenie, I. Teil, Bd. XIII; II. Teil, Bd. XXII, 1905.
 WETZEL H., Zur Kenntnis der natürlichen Teilung von *Chaetogaster diaphanus*. Zeitschr. f. wiss. Zoologie, Bd. LXXIII, 1902.

Figurenerklärung.

<i>bg</i> = Bauchgefäß	<i>nm</i> = neurale Muskulatur
<i>bm</i> = Bauchmark	<i>osp</i> = oberes Spaltungsstück des Seitenmuskels
<i>bm'</i> = Anlage des neuen Bauchmarks	<i>p</i> = Peritoneum
<i>d</i> = Darm	<i>ph</i> = Pharynx
<i>dbf</i> = dorsaler Borstenfollikel	<i>pzp</i> = paarige Zellplatte
<i>diss</i> = Dissepiment	<i>rmf</i> = Ringmuskelfasern
<i>dm</i> = Dorsalmuskulatur	<i>rms</i> = rechte Mesodermplatte
<i>ek</i> = Ektoderm	<i>s</i> = Seitenlinie
<i>enm</i> = emporgehobener Neuralmuskel	<i>sche</i> = Schlundkommissur
<i>fs</i> = Fasersubstanz	<i>sz</i> = Zellen der Seitenlinie
<i>fs'</i> = neue Faserschichte	<i>ums</i> = Urmesodermzellen
<i>gl</i> = Gehirnlappen	<i>usp</i> = unteres Spaltungsstück des Seitenmuskels
<i>ism</i> = junger Seitenmuskel	<i>vbf</i> = ventraler Borstenfollikel
<i>lms</i> = linke Mesodermplatte	<i>ekw</i> = Ektodermwucherung
<i>msf</i> = Mesodermfortsatz	
<i>N</i> = Neoblasten (Chordazellen)	
<i>nf</i> = Nephridium	

Fig. 1—5 sind derselben Serie von Querschnitten entnommen.

Fig. 1 zeigt ein junges Stadium der Mesodermentwicklung.

Fig. 2. Ein weiteres Stadium mit Anlage eines Borstenfollikels und mit Neuralanlage.

Fig. 3. Noch älteres Stadium mit stark verdicktem Ektoderm und deutlichem ventralen Borstenfollikel. Beiderseits auch die Anlagen eines dorsalen Borstenfollikels.

Fig. 4. Beginn der Bildung der Fasersubstanz. Links hat sich ein Mesodermstück an das Nervensystem schon angegliedert, während auf der rechten Seite die entsprechende Mesodermpartie von einer deutlichen Linie begrenzt erscheint. Oberhalb des Bauchmarks das Lumen des Ventralgefäßes. Links die Bildung der Seitenlinie,

dorsal zahlreiche Zellen, welche die Längsmuskulatur liefern. Die Ektodermzellen sind zahlreicher und kleiner geworden.

Fig. 5. Die dem Nervensystem angegliederten Mesodermportionen sind schon in Zerfall begriffen. Über der Fasermasse liegen drei große Neoblasten.

Fig. 6. Sagittaler Längsschnitt durch das Hinterende, welcher die Endigung des Mesoderms mittelst Polzellen zeigt.

Fig. 7. Neoblastenproliferation zur Bildung des Mesodermgewebes in einer jungen Rumpfzone.

Fig. 8. Schnitt durch eine ältere Rumpfzone, die Anlage des neuen Seitenmuskels und des Nervensystems zeigend.

Fig. 9. Späteres Stadium in der Entwicklung des Mesoderms in der Rumpfzone, die Mesodermfortsätze nach der Haut und die drei Ektodermverdickungen zeigend.

Fig. 10. Verbindungsstelle des alten Bauchmarks mit der neuen Faserschichte im vorderen Teile einer Rumpfzone (etwas schematisch).

Fig. 11. Schematische Darstellung der Verschiebungen, welche die Muskulatur in der Rumpfzone eingeht. Die Muskelbänder sind auf einer Fläche ausgebreitet gezeichnet. In *a*) erscheinen die Muskelbänder infolge der starken Ektodermverdickung aneinander genähert; in *b*) ist die Bildung des neuen Seitenmuskels (*ism*) abgebildet, welcher keilförmig zwischen die Spaltungsstücke eindringt. Von den letzteren verbindet sich das untere (*usp*) mit der neuralen Muskulatur, das obere (*osp*) mit dem dorsalen Seitenmuskel (*dsm*). In der Mitte die in Zerfall begriffene subneurale Muskulatur (*eum*).

Fig. 12. Querschnitt durch eine junge Kopfzone mit den ektodermalen Einwucherungen an den ventralen Borstenfollikeln und an den Seitenlinien und mit den zwei Zellsträngen, welche die erste Anlage der Schlundkommissur darstellen.

Fig. 13. Querschnitt durch die Schlundkommissurregion einer älteren Kopfzone. Der Zusammenhang mit der Seitenlinie und den ventralen Follikelstellen schon aufgehoben, rechts findet sich ein junger Borstenfollikel. Deutlich zu sehen ist die paarige subneurale Einwucherung (*pzp*). Rechts oben ein Gehirnlappen, links der Schlundring. Die ventralen Darmteile sind stark verdickt.

Fig. 14. Querschnitt durch den hinteren jüngeren Teil einer Kopfzone. Die zwei Zellgruppen, welche das Mesoderm eines dem eigentlichen Kopf folgenden Segmentes liefern, sind unzweifelhaft auch mesodermaler Herkunft.

Fig. 15. Längsschnitt durch Bauchmark und Chordazellenstrang.

Zur Kenntnis des Baues der Kieferdrüse bei Isopoden und des Größenverhältnisses der Antennen- und Kieferdrüse bei Meeres- und Süßwasserkrustazeen.

Von

Dr. Alois Rogenhofer.

(Mit 1 Tafel.)

Über die Schalen- oder Kieferdrüse der Isopoden finden wir in verschiedenen Arbeiten zerstreut längere und kürzere, zum Teil, wie die eigene Untersuchung gezeigt hat, unrichtige Angaben. Auf Veranlassung meines hochverehrten Lehrers Herrn Professor Dr. K. GROBBEN habe ich es daher unternommen, diese Organe weiter zu untersuchen und unsere Kenntnisse darüber teilweise zu ergänzen. Was das mir zur Verfügung gestandene Material betrifft, so gelangten Land-, Süßwasser- und Meeresformen, unter letzteren parasitisch und frei lebende Tiere zur Untersuchung, daher sind auch einige Angaben in biologischer und physiologischer Richtung möglich geworden. Die marinen Tiere stammen mit Ausnahme der Bopyriden, welche ich von Neapel bezog, aus Triest, wo ich sie in der k. k. zoologischen Station konservierte. Die Land- und Süßwasser bewohnenden Isopoden habe ich in der Umgebung Wiens gesammelt, und zwar *Porcellio scaber*, *Platyarthrus Hoffmanssegi* und *Asellus aquaticus*. Von marinen Formen untersuchte ich *Bopyrus squillarum*, *Gyge branchialis*, *Anilocra mediterranea*, *Ligia Brandtii*, *Sphaeroma* und *Astacilla*.

Eine gute Konservierung vorbenannter Objekte ist infolge des schwer durchlässigen Chitinpanzers nicht leicht zu erreichen. Ich bekam erst nach längeren Versuchen mit warmem Sublimat und Pikrinessigsäure gute Resultate. Nicht weniger unangenehm ist das Chitin auch für das Mikrotom und die Ursache des öfteren Zerreißen der Schnitte, insbesondere in der Nähe der bisweilen kräftigen Mundteile, wo ja die Kieferdrüse liegt. Nichtsdestoweniger habe ich

unter den zahlreich angefertigten Schnitten ganz brauchbare Serien erhalten, meistens jedoch nur in einer Dicke von 6 μ .

Am besten sind zur Untersuchung junge oder frisch gehäutete Tiere zu verwenden, da sich dieselben leichter schneiden lassen.

Gefärbt wurden die Schnitte mit Hämatoxylin (DELAFIELD) und Eosin oder Orange, ferner auch mit HEIDENHAIN'schem Eisenhämatoxylin. Alle diese Methoden eigneten sich sehr gut und gaben ganz hübsche Bilder.

Trotz vielfacher Versuche war es mir nicht möglich, die Kieferdrüse an ganzen Tieren zu beobachten. Dies ist zum Teil auf die geringe Größe des Organes, wie z. B. bei den Bopyriden, zum Teil auf die starke Pigmentierung des Körpers, wie z. B. bei *Asellus* oder *Anilocra*, zurückzuführen. Infolgedessen mußte ich mich mit den Schnittergebnissen begnügen.

Zur Anatomie und Histologie der Kieferdrüse der Isopoden.

a) Bopyridae.

Am wenigsten wissen wir über die Kieferdrüse bei der interessanten Familie der Bopyriden. WALZ hat wohl die Kieferdrüse bei *Gyge* gesehen und bildet sie auch andeutungsweise ab, bezeichnet sie jedoch fälschlich als Antennendrüse; er schreibt in seiner Arbeit über die Bopyriden: „Mit Sorgfalt suchte ich nach Antennendrüsen, konnte jedoch bei *Bopyrus* keine derartigen Organe beobachten. Bei *Gyge* finde ich auf meinen Querschnitten beiderseits unterhalb des äußeren Antennenpaares, das hier lang ist, ein mehrfach gewundenes Gebilde vom Charakter einer Drüse, indem es ein sehr deutliches Epithel und außen einen feinen Saum, wie eine Stützmembran aufweist, welchem Saume sich peritoneales Bindegewebe anlegt. Da ich außer der Lage nichts angeben kann, was dieses Gebilde als eine Antennendrüse kennzeichnen möchte, so lasse ich diese Frage noch unentschieden.“ Auch BONNIER erwähnt in seiner Monographie über die Bopyriden nichts von einer Kieferdrüse. Richtig bezeichnet, aber nur ganz kurz erwähnt hat BRUNTZ die Kieferdrüse bei *Bopyrus Fougerouvi*.

Mit Rücksicht auf diese ungenügenden Angaben habe ich sowohl bei *Bopyrus* als auch bei *Gyge* nach einer Kieferdrüse gesucht und konnte dieselbe bei beiden Formen konstatieren. Die Drüse zeigt bei beiden Tieren einen ganz ähnlichen Bau und liegt im Kephalothorax ventralwärts von dem umfangreichen Vormagen an der Basis der 2. Maxille (Fig. 1 *Dr*), welche kurz und halbkreisförmig ist. Demnach haben wir es hier nach der Lage mit einer

typischen Kiefer- oder Schalendrüse zu tun und nicht mit einer Antennendrüse, wie WALZ vermutet, denn die Antennen liegen ganz am Vorderrande des Körpers und der Schnitt, welchen WALZ abbildet (Fig. 18), kann unmöglich mehr durch die Antennenregion gehen. Da die Bopyriden sehr undurchsichtig sind, konnte ich trotz mannigfaltiger Versuche die Drüse an ganzen Tieren nicht genau verfolgen. Die Totalansicht der Drüse (Fig. 2), bei welcher auch die Lage des Endsäckchens angedeutet erscheint, ist daher das Ergebnis einer Rekonstruktion aus Schnittpräparaten. Die Kieferdrüse ist nicht umfangreich und kann daher insbesondere bei den kleinen Männchen (Fig. 5), wo sie noch um die Hälfte kleiner als bei den Weibchen ist, leicht übersehen werden. Die Messung einer Drüse beim Weibchen ergab folgende Dimensionen:

Name	Länge	Höhe	Breite
<i>Bopyrus squillarum</i>	ca. 290 μ	70 μ	225 μ
<i>Gyge branchialis</i>	ca. 275 μ	64 μ	230 μ

Die Kieferdrüse ist demnach bei *Bopyrus* und *Gyge* fast gleich groß. Sie hat bei beiden Formen sackförmige Gestalt, ist dorsoventral abgeflacht und rings von Bindegewebe und Blutlakunen umgeben. Die Drüse ist ziemlich einfach gebaut und beginnt mit einem kurzen, aber ziemlich breiten Endsäckchen, welches keine Krümmung aufweist und an der nach außen gewendeten Seite ventral (Fig. 2^x) in ein kurzes Kanälchen, das Harnkanälchen, übergeht. Dieses biegt an dem hinteren Ende des Säckchens nach vorne um und mündet ungefähr in gleicher Höhe mit dem vorderen Ende des Säckchens gegen die Medianebene des Tieres zu mit einem kurzen, von einer chitininigen Kutikula ausgekleideten Ausführungsgang, welcher einen Durchmesser von 3.6 μ hat (Fig. 6).

Wir haben es hier demnach mit einem ziemlich einfach verlaufenden und wahrscheinlich infolge der parasitären Lebensweise des Tieres kleinen Organe zu tun.

Zur Darstellung der histologischen Verhältnisse der Kieferdrüse bei den zwei erwähnten Formen mögen die weiteren Schnittfiguren (Fig. 3 bis 6) dienen. Im allgemeinen stimmt der feinere Bau dieser Drüsen mit jenem bereits beschriebener derartiger Organe überein. Die Zellen des Endsäckchens sitzen auf einer feinen strukturlosen Basalmembran auf und sind an jener Stelle, wo der Kern liegt, gegen das Lumen zu vorgewölbt. Diese Vorwölbung ist aber nicht so auffallend wie z. B. bei *Porcellio*, jedoch immerhin bei einzelnen Zellen ziemlich stark sichtbar. Das Plasma der Zellen, deren Kerne

größtenteils eine rundliche Gestalt besitzen. zeigt feinkörnige Struktur.

Die Wandzellen des Harnkanälchens, welche auch auf einer Basalmembran aufsitzen, sind etwas höher als jene des Endsäckchens und bilden ein geschlossenes Epithel. Das Plasma der Zellen ist gegen das Lumen zu von zahlreichen kleineren Vakuolen durchsetzt und zeigt körnige Struktur. Eine Anordnung des Plasmas in Streifen oder Stäbchen konnte ich nicht beobachten.

Als Bekleidung der Epithelzellen kann man eine weitere Schichte unterscheiden, welche der von GROBBEN nachgewiesenen Stäbchenkutikula entspricht. Da ich die Tiere bereits in konserviertem Zustande erhielt, waren einzelne Details nicht besonders gut erhalten, so auch hier nicht die Streifung der Stäbchenkutikula. Die Kerne haben runde Gestalt und gleiche Größe, wie jene des Endsäckchens.

Die Kieferdrüse ist bei *Bopyrus* und *Gyge* sowohl anatomisch, als auch histologisch fast ganz gleich gebaut. Einen Unterschied, der mir besonders auffiel, möchte ich noch erwähnen, wenngleich er nicht direkt die Drüse betrifft. Bei *Bopyrus* ist die Kieferdrüse von etwas stärkerem Bindegewebe und zahlreicheren Blutlakunen (Fig. 3 BS) umgeben als bei *Gyge*.

b) Oniscoidea.

Bei *Oniscus* erwähnt zuerst CLAUS in seiner Arbeit über *Apeudes Latreilli* vergleichsweise das Vorhandensein einer Schalendrüse.

In einer Beschreibung über die Anatomie der Isopoden findet sodann NĚMEC, daß die Schalendrüse bei *Oniscinen* schwach entwickelt und sogar rückgebildet sei; bei *Platyarthrus* und *Porcellio* soll sie nur aus einem weiten Kanal bestehen, und bei *Platyarthrus* außerdem sogar eines Ausführungsganges entbehren.

NĚMEC ist ferner der Meinung, daß die Schalendrüse ein „ursprünglich exkretorisches Organ“, bei den *Oniscoideen* sich in eine Art Speicheldrüse umgewandelt habe. Letzterer Ansicht, sowie den angeführten Angaben über *Platyarthrus* und *Porcellio* kann ich mich nicht anschließen. Soweit ich diese beiden Genera untersucht habe, zeigen sie fast ganz gleich gebaute Kieferdrüsen. Bei *Platyarthrus* und insbesondere bei *Porcellio* konnte ich sehr wohl und sogar besser als bei den *Bopyriden* eine Differenzierung in Endsäckchen und Kanal unterscheiden; der histologische Unterschied ist ganz typisch und unzweifelhaft (Fig. 9 und 10). Sowohl *Platyarthrus* als auch *Porcellio* besitzen einen Ausführungsgang. Die Drüse von *Porcellio* ist ziemlich groß, liegt in der Kopffregion unterhalb des Kaumagens

und seitlich vom Bauchmarke. Das Endsäckchen geht vorne in das Harnkanälchen über, welches darüber liegt. Bald hinter der Einmündung des Endsäckchens teilt sich das Harnkanälchen in zwei Äste (Fig. 9), welche sich vor der Ausmündung wieder zu einem Kanäle vereinigen.

An der Übergangsstelle des Endsäckchens in das Harnkanälchen konnte ich die von VEJDOVSKÝ beschriebenen Trichterzellen, welche durch ihre großen Kerne auffallen, konstatieren. VEJDOVSKÝ behandelt in derselben Arbeit auch anatomisch und histologisch die Kieferdrüsen von *Ligidium agile* und *Tithanetes albus*; ich erwähne dies nur deshalb, weil beide Arten auch zu den *Oniscoidea* gehören.

Insbesondere schöne histologische Resultate habe ich durch Studium der Schnitte von *Porcellio* erhalten. Hier zeigen die Zellen des Endsäckchens, welche auf einer Basalmembran aufsitzen, besonders schöne grobkörnige Struktur und sind sehr stark gegen das Lumen zu vorgewölbt (Fig. 10). Die Kerne besitzen rundliche Gestalt.

An den Zellen des Harnkanälchens, welches verhältnismäßig dünnwandig ist, kann man deutlich zwei Schichten unterscheiden, eine feinkörnige flache Plasmaschichte, auf welcher eine ungefähr gleich hohe Stäbchenkutikula aufsitzt. Die Kerne zeigen infolge der geringen Höhe der Epithelzellen langgestreckte Formen. Zellgrenzen konnte ich keine beobachten, da sie infolge der Streifung verwischt erscheinen.

In größerer Anzahl habe ich ferner noch *Ligia Brandtii*, als marine Form untersucht und hübsche Schnitte von der Kieferdrüse erlangt.

Auch bei dieser Form liegt die Drüse von zahlreichen Blutlakunen umgeben in der Kieferregion ventralwärts unterhalb des Kaumagens und erstreckt sich von dem Bauchmarke dorsalwärts bis zu den Leberschläuchen. Die mittlere Transversalebene überschreitet sie ebensowenig wie bei *Porcellio* und *Platyarthrus*. Das Endsäckchen, welches BRUNTZ folgendermaßen beschreibt: „le saccule est constitué par un long tube fermé à une de ses extrémités et plus ou moins replié sur lui-même“, geht vorne in das Harnkanälchen über, das sich ebenfalls wie bei den zwei früher erwähnten Formen in zwei Kanäle teilt und vor der Ausmündung wieder zu einem Kanäle vereinigt. An der Einmündungsstelle des Harnkanälchens in das Endsäckchen, welche nicht seitlich wie bei *Porcellio* verschoben ist, fand ich wieder die von VEJDOVSKÝ beschriebenen Trichterzellen. Das Harnkanälchen von *Ligia* ist ein wenig länger als von *Porcellio*, bei welcher es

jedoch im Durchschnitt ein fast dreimal größeres Lumen besitzt. Gegen das Ende macht das Harnkanälchen sodann noch einige kurze Windungen und mündet an der Basis der 2. Maxille in einen Ausführungsgang, der den Bau der Haut zeigt.

Die histologischen Verhältnisse sind wie jene bei *Porcellio*. Während jedoch bei *Porcellio* die Zellen des Endsäckchens eine Höhe von 16 μ erreichen, sind sie bei *Ligia* nur bis zu 7 μ hoch. Es zeigt sich daher, daß BRUNTZ mit seiner Angabe von 17 μ für die Höhe der Zellen des Endsäckchens bei *Ligia* entschieden zu hoch gegriffen hat. *Ligia* habe ich gerade in zahlreichen Exemplaren untersucht und nirgends diese Höhe der Vorwölbung gefunden.

c) Asellidae.

Ebenfalls in der Arbeit über *Apseudes* erwähnt CLAUS als erster die Schalendrüse der Wasserassel; er findet dieselbe mächtig entwickelt und gibt von derselben auch eine Abbildung (Fig. 48). ROSENSTADT beschreibt sodann auch dasselbe Organ von *Asellus aquaticus* mit einem Harnkanälchen von ansehnlicher Länge und mit der Mündung an der 2. Maxille. Ferner erwähnt ROSENSTADT das Vorhandensein von Schalendrüsen bei *Porcellio*, *Idothea*, *Nesaea*, *Cymothoa* und *Jaera*. Auch BRUNTZ, welcher größtenteils mittels physiologischer Injektionen seine Untersuchungen gemacht hat, hat nebst anderen exkretorischen Organen bei Arthropoden unter den Isopoden auch bei *Asellus* die Kieferdrüse (reins maxillaires) nachgewiesen. Im Besonderen jedoch beschreibt BRUNTZ nur das Endsäckchen, und zwar von *Asellus* folgendermaßen: „le saccule se montre sous la forme d'un petit tube déjà un peu courbé.“ Diese Form des Endsäckchens konnte ich auch an meinen Schnitten konstatieren.

Hinzufügen möchte ich noch, daß die Kieferdrüse bei *Asellus* auch zwischen Bauchmark und Leber, jedoch mehr lateral als ventral gelagert ist. Sie reicht dorsalwärts über die mittlere Transversalebene hinaus und bei größeren Exemplaren fast bis an die Rückenwand des Körpers. Insbesondere lang ist das Harnkanälchen, welches alle bisher erwähnten Formen um ein Beträchtliches an Länge übertrifft. Die Kieferdrüse ist daher an Schnitten (Fig. 7) so umfangreich, daß sie nicht leicht übersehen werden kann, wie z. B. bei den Bopyriden. Die Windungen des Kanales sind sehr zahlreich, infolgedessen kann man sie schwer genau verfolgen. Die histologische Beschaffenheit dieser Drüse stimmt bis auf die größeren Zellen mit der bei den bisher erwähnten Formen überein.

d) Flabellifera.

Bei *Anilocra mediterranea* finden wir, ähnlich wie bei *Asellus*, eine verhältnismäßig große Kieferdrüse, welche gleichfalls über die mittlere Transversalebene hinausreicht. Das Endsäckchen, welches wie bei *Asellus* (Fig. 7) ungefähr in der Mitte der ganzen Drüse liegt, wird daher von den Windungen des Harnkanälchens rings umgeben.

Durch innere Scheidewände, welche BRUNTZ als „cloisons internes“ bezeichnet, hat das Endsäckchen eine Oberflächenvergrößerung erfahren.

Das Harnkanälchen ist länger als bei den bisher erwähnten marinen Formen und läßt sich daher in seinem Verlaufe schwer genau verfolgen. Der histologische Aufbau der Drüse stimmt mit dem der vorher erwähnten Formen überein. Von *Anilocra* habe ich nur ein junges Männchen untersucht, da ältere Tiere wegen ihres starken Chitinpanzers sehr schwer zu untersuchende Objekte sind.

Sphaeroma serratum zeigt wie die anderen marinen Isopoden wieder eine kleine Kieferdrüse und erinnert in Bezug auf den Bau der Drüse an *Porcellio*.

Von den *Valcifer*a möchte ich hier nur noch kurz *Astacilla* erwähnen. Dieses Tier hat ebenfalls eine kleine und ähnlich gebaute Kieferdrüse wie *Porcellio* und *Sphaeroma*.

Betrachtungen und Untersuchungen über das relative Größenverhältnis der Kiefer- und Antennendrüsen bei Meeres- und Süßwasserkrustazeen.

Durch die vorhergehenden Untersuchungen mögen unsere Kenntnisse über die Kieferdrüse der Isopoden teilweise ergänzt werden. Wenn wir von *Anilocra* absehen, so fällt uns bei einem Vergleiche aller sonst erwähnten Isopoden ein bedeutender Größenunterschied in der Drüse zwischen marinen und Süßwasserasseln auf, und ich möchte in Folgendem darauf insbesondere die Aufmerksamkeit lenken. Diese merkwürdige Erscheinung ist bei anderen Tieren in der Literatur schon mehrmals erwähnt worden und ich will daher hier nun die diesbezüglichen Angaben über Krustazeen zusammenfassen.

Als erster hat wohl GROBBEN auf die in Frage stehenden Punkte aufmerksam gemacht. In seiner Arbeit über die Antennendrüse der Krustazeen sagt GROBBEN am Schlusse: „Vergleichen wir die Antennendrüse des *Cetochilus nauplius* mit der des *Cyclops nauplius* so fällt die außerordentliche Länge des Harnkanälchens bei *Cyclops* im Vergleich zu *Cetochilus* auf. Ich will darauf auf-

merksam machen, daß die eine Form ein Süßwasserbewohner, die andere ein Meeresbewohner ist. Es scheint also die Verlängerung des Harnkanälchens mit dem Leben im Süßwasser parallel zu gehen. Stimmen noch einige Tatsachen damit? Vergleichen wir die Schalendrüse der marinen Calaniden mit der des Süßwassercalaniden *Diatomus*, oder gar mit *Cyclops*, so zeigt sich hier abermals eine bedeutende Verlängerung des Harnkanälchens der genannten Drüse bei den Süßwasserformen.“ Weiter weist GROBBEN darauf hin, daß unter den Anneliden die marinen Polychaeten kurze Schleifenkanäle, die meist das Süßwasser bewohnenden Oligochaeten und Hirudineen dagegen lange schleifenförmige Organe besitzen. „Auch der von HATSCHKE beschriebene *Protodrilus Leuckartii* hat einen kurzen Schleifenkanal, während der von LANGERHANS gefundene im Brack- und Süßwasser lebende *Polygordius Schneideri* (wie HATSCHKE vermutet auch ein *Protodrilus*) viel längere Segmentorgane besitzt.“ GROBBEN schließt nun mit den Worten: „es bleibt noch zu untersuchen, ob dieser Parallelismus zwischen der Länge des Harnkanälchens und dem Süßwasserleben allgemein zutrifft.“ Von Interesse ist hier für uns zunächst, was GROBBEN über die Antennen- und Kieferdrüse der Kopepoden sagt.

In gleichem Sinne lauten die Angaben von RICHARD über Kopepoden. In seiner Arbeit über die freilebenden Süßwasserkopepoden gibt RICHARD nebst einer genauen Beschreibung der Kieferdrüse auch zahlreiche Angaben über die Größenverhältnisse der Drüse. RICHARD bestätigt GROBBENS Beobachtung über die relativ bedeutend größere Antennen- und Kieferdrüse der Süßwasserkrebse für die Kieferdrüse der Kopepoden. RICHARD fügt noch weiter bei: „Mais on peut aller plus loin et montrer que, d'une façon générale, le canal de la glande est d'autant plus long et compliqué qu'on l'observe dans des genres plus confinés dans les eaux douces.“

Was nun die einzelnen Genera betrifft, so findet RICHARD das Harnkanälchen bei *Cyclops* am längsten entwickelt; die im Meere unbekanntenen Calaniden-Gattungen *Epischura*, *Hetercope* und *Diatomus* zeigen ebenfalls lange Harnkanälchen an der Schalendrüse, während die im Brack- oder Süßwasser lebende *Eurytemora*, ein minder langes Harnkanälchen als die vorher genannten Tiere aufweist. Endlich ist das Harnkanälchen bei *Popella*, *Schmackeria* und *Limnocalanus* relativ sehr kurz. Diese Formen repräsentieren nach RICHARD ausgesprochen marine Typen, wenngleich die Reliktenform *Limnocalanus* sowohl im süßen als auch im salzigen Wasser lebt, was auch bei *Popella* und *Schmackeria* nach RICHARD der Fall sein dürfte.

Unter den Harpacticiden hat *Canthocamptus*, welcher im Süßwasser lebt, ein viel längeres Harnkanälchen als die Gattung *Bradya*, von der alle Formen im Brack- oder Seewasser leben, mit Ausnahme von *Bradya Edwardsi*. Wie aus dem bereits Erwähnten hervorgeht, fand RICHARD, daß schon die im schwach salzigen Brackwasser lebenden Formen eine Verkürzung des Harnkanälchens aufweisen.

Eine hervorzuhelende Ausnahme bildet nach RICHARD *Diaptomus salinus*. Bei demselben ist das Harnkanälchen der Schalendrüse genau so entwickelt, wie bei den Süßwasserformen dieser Gattung.

RICHARD äußert nun folgendermaßen seine Ansicht über die Verkürzung des Harnkanälchens bei den Süßwasserformen: „La nature du milieu dans lequel vivent les animaux exerce sans doute une action assez forte, mais dont nous ignorons complètement le mécanisme“ und an einer anderen Stelle: „Il était intéressant de rechercher si l'influence de ce milieu spécial ne s'exerçait pas sur la glande du test et si la salure de l'eau n'entraînait pas une diminution dans la longueur du canal de cette glande comme on pouvait le supposer *a priori* d'après ce que nous savons de la longueur de ce canal chez les Copépodes d'eau douce.“

Gehen wir nun zu den Dekapoden über, so sind hier die Beobachtungen von MARCHAL in Betracht zu ziehen. MARCHAL findet, daß für die Drüse von *Astacus fluviatilis* das Vorhandensein eines langen Kanales (substance médullaire), welcher das Labyrinth mit der Harnblase verbindet, charakteristisch ist.

Bei dem nahe verwandten *Homarus* ist dieser Kanal nur andeutungsweise vorhanden und fehlt anderen marinen Dekapoden, die er untersuchte. MARCHAL glaubt nun ebenfalls, daß die Verschiedenheit des Mediums höchstwahrscheinlich einen Einfluß ausübt und eine Verlängerung dieses Verbindungsstückes zwischen dem eigentlichen Labyrinth und der Blase herbeiführt. Es scheint auch bei der Süßwasserform *Caridina Desmaresti* das Harnkanälchen von ansehnlicher Länge zu sein nach der Stelle bei MARCHAL: „mais la vessie assez réduite se prolonge en un large et long canal sinueux, qui se termine en s'aminçissant au tubercule excréteur.“ Doch findet MARCHAL in dieser Beziehung eine Ausnahme, nämlich die im Süßwasser lebende *Telphusa fluviatilis*, bei welcher er keinen wesentlichen Unterschied von den im Meere lebenden Verwandten in der Größe des Exkretionsapparates konstatieren konnte.

Schließlich hat CLAUD sowohl bei den Phyllopoden als auch Ostrakoden ähnliche Verhältnisse gefunden und insbesondere bei

ersteren einen Größenunterschied in der Schalendrüse zwischen marinen und Süßwasserformen erwähnt. CLAUS findet nämlich, daß bei *Artemia* die Form der Schalendrüse infolge der geringen Komplikation der Windungen des Kanälchens einfacher erscheint als bei *Branchipus torticornis* und wahrscheinlich auch bei den übrigen *Branchipus*-arten. Bei *Artemia* fehlt die absteigende Schleife des Harnkanälchens, welche bei *Branchipus* in das Segment des ersten Beinpaars herabreicht.

Was die Ostrakoden betrifft, so sind die Angaben diesbezüglich zwar nicht so zahlreich und ausreichend, mögen aber doch der Vollständigkeit halber hier angeführt werden. CLAUS sagt in seiner Arbeit über die Halocypriden folgendes: „Die für die Krustazeeen so charakteristische Antennen- und Kieferdrüse habe ich nicht nachweisen können.“ Dagegen findet CLAUS bei den Süßwasser-Ostrakoden „eine umfangreiche Schalendrüse in der vorderen Schalenregion.“ Bei den marinen Formen *Bairdia mediterranea* und *Paradoxostoma triste* fand MÜLLER ein Organ, das er als Segmentalorgan anspricht; es ist „kurz zweiteilig“, sonst aber bei keiner marinen Species vorhanden. „Bei den Süßwassercypriden (*Cypris pubera*)“ dagegen sagt er, „lassen sich mit Hilfe von Carminfütterung 2 Segmentalorgane nachweisen: eines an der Oberlippe, es mündet an der Spitze des 1. Gliedes (Stammes) der 2. Antenne, die Antennendrüse; ein 2. an der Basis der Maxille.“

Wenn ich nur noch kurz erwähne, daß auch DELLA VALLE bei den Gammariden unter den Amphipoden GROBBENS Angabe über die verschiedene Länge des Harnkanälchens bestätigt, so glaube ich hiemit die diesbezügliche Literatur über die Krustazeeen so ziemlich erschöpft zu haben.

Bei meinen Untersuchungen der Isopoden habe ich ganz ähnliche Verhältnisse zwischen marinen und Süßwasserformen gefunden, welche hier anschließend Erwähnung finden sollen. Außerdem jedoch habe ich Amphipoden und Dekapoden in dieser Richtung hin untersucht und konnte hier die bereits bekannten diesbezüglichen Tatsachen bestätigen.

Was nun die Isopoden anbelangt, so finden wir, wie aus der vorausgehenden Beschreibung bereits hervorgeht, einen bedeutenden Größenunterschied der Kieferdrüse zwischen marinen und Süßwasserformen, den ich bisher in der Literatur nicht erwähnt finde. Insbesondere ist es wieder die Länge des Harnkanälchens, welche bei *Asellus aquaticus* auffällt. *Ligia Brandtii* und *Porcellio scaber*, erstere eine Meeres-, letztere eine Landform, zeigen dagegen bedeutend

kleinere Dimensionen der Drüse als *Asellus*. Doch mögen zur besseren Übersicht gleich folgende Zahlen dienen:

Name	Länge	Höhe	Breite
<i>Ligia Brandtii</i>	ca. 240 μ .	89 μ .	192 μ .
<i>Porcellio scaber</i>	ca. 192 μ .	101 μ .	222 μ .
<i>Asellus aquaticus</i>	ca. 306 μ .	326 μ .	474 μ .

Wir sehen aus diesen Dimensionen der Drüse, sowie aus den beiden schematischen Zeichnungen (Fig. 11 und 12), welche das Volumen der Drüse in eine Fläche projiziert darstellen, den gewaltigen Unterschied in der Größe der Drüse bei der Süßwasser- und Meeresform. Da ich an ganzen Tieren die Drüse nicht beobachten konnte, mußte ich mich hier zu diesen Vergleichen, welche natürlich an gleich großen Exemplaren gemacht wurden, mit einer schematischen Zeichnung begnügen. Die Landform *Porcellio* ist in Bezug auf die Größe der Drüse nicht viel von *Ligia* verschieden, sie hat eine etwas breitere, dafür aber wieder kürzere Drüse. Hauptsächlich liegt auch bei der Kieferdrüse der Isopoden der Größenunterschied in der Länge des Harnkanälchens, denn an Schnitten durch die Drüse zeigt z. B. *Asellus* 6—8 Querschnitte durch das Harnkanälchen, während man z. B. bei *Ligia* höchstens 2—4 Kanälchenlumina beobachten kann. Schließlich sei darauf hingewiesen, daß die Abbildungen der Kieferdrüsen (Fig. 3, 4, 7, 8 und 9) alle bei der gleichen Vergrößerung angefertigt wurden. Hervorgehoben muß jedoch noch werden, daß unter den bisher untersuchten Isopoden sich auch eine Ausnahme bereits gezeigt hat, und zwar *Anilocra*. Letztere zeigt eine für marine Formen verhältnismäßig große Kieferdrüse, welche ganz an jene von *Asellus* erinnert. Es scheint daher dieser bedeutende Größenunterschied der Kieferdrüse bei den Isopoden zwischen Meeres- und Süßwasserformen doch nicht allgemein zuzutreffen.

In Bezug auf die Frage der relativen Größe habe ich weiters die Antennendrüse von Gammariden untersucht, worüber mir anschließend noch einige Bemerkungen gestattet seien. Bei dem marinen *Gammarus locusta* liegt die Antennendrüse ventralwärts von dem Gehirn in einer Ausbauchung des Basalgliedes der 2. Antenne und ist so unscheinbar, daß sie leicht übersehen werden kann. Betrachten wir andererseits Süßwasserformen, und zwar zunächst *Gammarus pulex*, so liegt hier die Drüse an derselben Stelle, kann aber infolge ihrer Ausdehnung nicht so leicht übersehen werden. Die Ausbauchung im Basalgliede der Antenne, in welchem die Drüse

hier liegt, ist bedeutend größer. Denselben Bau und die gleiche Ausdehnung der Drüse zeigt auch *Niphargus puteanus*. Bei beiden Süßwasserformen reicht die Drüse bis an die Transversalebene, was bei *Gammarus locusta* nicht der Fall ist. Das Harnkanälchen ist auch hier bei den zwei letzteren Tieren viel länger und macht daher zahlreichere Windungen, so daß man an Schnitten durch die Drüse im Maximum 7 Kanälchenlumina sieht, während man bei *Gammarus locusta* deren höchstens 3 beobachten kann. Das Harnkanälchen erscheint demnach bei den Süßwassergammariden mindestens doppelt so lang, als bei der marinen Species. Bei Tieren von 5—7 mm Länge zeigen die Drüsen folgende Dimensionen:

Name	Länge	Höhe	Breite
<i>Gammarus locusta</i>	ca. 90 μ .	133 μ .	104 μ .
<i>Gammarus pulex</i>	ca. 180 μ .	296 μ .	296 μ .
<i>Niphargus puteanus</i>	ca. 150 μ .	355 μ .	222 μ .

Obwohl die Dekapoden bereits von MARCHAL in dieser Hinsicht untersucht worden sind, möchte ich doch noch einige eigene Beobachtungen hier anschließen; und zwar verglich ich *Astacus fluviatilis* mit *Nephrops norvegicus*, *Palaemon squilla* mit *Palaemonetes varians*, *Telphusa fluviatilis* mit *Portunus depurator*. Präparieren wir zunächst bei *Astacus* und *Nephrops* die Antennendrüse heraus und nehmen hiezu Exemplare von 130 cm Länge, so finden wir bei *Astacus* die größere Drüse. Ebenso zeigt sich bei einem Vergleiche zwischen *Palaemonetes* und *Palaemon* bei sonst gleich großen Tieren, daß *Palaemonetes* die größere Antennendrüse besitzt. Überzeugt man sich durch Messung von der Größe der Drüse, so erhält man folgende Dimensionen:

N a m e	Länge	Höhe	Breite
	M i l l i m e t e r		
<i>Nephrops norvegicus</i>	8	1·5	7
<i>Astacus fluviatilis</i>	8·5	4	8·5
<i>Palaemon squilla</i>	0·8	1	1·2
<i>Palaemonetes varians</i>	1·1	1·7	1·5

Bei *Telphusa fluviatilis*, welche eine vielverzweigte Blase besitzt, ist es schwer, in Zahlen zu sprechen, doch konnte ich keine wesentliche Vergrößerung gegenüber der Antennendrüse von *Portunus depurator* bemerken, wie auch MARCHAL bereits angibt.

Aus den bisher angeführten Tatsachen geht deutlich hervor, daß die von GROBBEN gemachte Beobachtung, daß die Harnkanälchen bei Süßwasserformen länger sind, auch für andere Gruppen, wenn auch nicht ausnahmslos, zutrifft. Doch sind Ausnahmefälle anscheinend

nur selten, und zwar finden wir sie hauptsächlich bei solchen Tieren, die gerade außergewöhnliche Lebensbedingungen haben. Nach RICHARDS Beobachtungen ist dies einerseits *Diaptomus salinus*, nach MARCHAL andererseits *Telphusa fluviatilis* und schließlich auch *Anilocra*, wie ich konstatieren konnte. Alle drei Tiere zeigen keine wesentliche Verschiedenheit in der Größe der Drüse von ihren im anderen Medium lebenden Verwandten. Was zunächst *Diaptomus salinus* betrifft, so findet sich derselbe in den mehr oder weniger salzigen Gewässern von Algier, Ungarn, Rußland und auch in dem nur 0.3% Salz enthaltenden Salzsee bei Halle. RICHARD selbst hat Exemplare aus dem salzgesättigten Sebkhä bei Oran untersucht und vermutet, daß *Diaptomus salinus* mit Rücksicht auf seine große Antennendrüse noch nicht hinreichend lange Zeit in diesem Medium existiere.

Ganz ähnlich verhält es sich wahrscheinlich auch mit *Telphusa*, eine der wenigen im Süßwasser vorkommenden Krabben. Dieselben sind höchst wahrscheinlich auch erst in jüngerer Zeit, im Gegensatze zu *Diaptomus salinus* aber ins Süßwasser eingewandert.

Weniger leicht erklärlich erscheint dagegen die etwas größere Kieferdrüse, welche ich bei *Anilocra* gefunden habe. Diese Art nimmt zwischen den marinen Formen und *Asellus* in Bezug auf die Größe der Drüse eine Mittelstellung ein. Man könnte allenfalls diese Ausnahme unter jene Gruppe von Vorkommnissen subsumieren, welche SEMPER mit folgenden Worten bezeichnet: „Thiere, welche an denselben Stellen unter scheinbar ganz gleichen äußern Existenzbedingungen leben, reagieren trotzdem in ganz verschiedener Weise gegen die im Wasser aufgelöst enthaltenen Stoffe (Salze, Sauerstoff, Kohlensäure usw.).“

Wenn wir nun von diesen wenigen Ausnahmefällen absehen, handelt es sich um die Beantwortung der Frage, auf welche bereits GROBBEN hinwies, ob das längere Harnkanälchen mit dem Leben im Süßwasser zusammenhängt, und ob ein Gesichtspunkt für die Erklärung dieser Verhältnisse gewonnen werden kann. Jedenfalls können wir die Ursache, welche einen so auffälligen Unterschied in der Größe der Drüsen bei Süßwasserkrebsen und marinen Formen bewirkt, nicht sogleich angeben. Zunächst muß hervorgehoben werden, was auch aus den Abbildungen (Fig. 13 und 14) hervorgeht, daß die größere Drüse bei den Süßwasserkrebsen zum Teil zunächst auf das Vorhandensein größerer Zellelemente zurückgeführt werden kann. Ich konnte diese Tatsache bei Isopoden, Amphipoden und Dekapoden konstatieren. Wengleich die Zellgrenzen nicht sichtbar sind, so genügen zu dieser Erkenntnis jedenfalls schon die größeren Kerne

(Fig. 13 und 14) und die Dimensionen zwischen denselben. Bei *Asellus aquaticus* konnte ich an Schnitten durch Zählung sogar finden, daß die größere Drüse eher weniger Zellen aufweist als die kleinere bei *Ligia*.

Diese größeren Zellen können jedoch nicht die einzige und letzte Ursache der größeren Kiefer- und Antennendrüse sein. Die eigentliche Veranlassung zur Vergrößerung muß jedenfalls tiefer liegen und physiologischen Ursprungs sein. Während einige Autoren, wie z. B. DELLA VALLE, glauben, daß die Größe der Drüse nicht durch das Medium, beeinflußt werde, sondern ein rein spezifischer Charakter sei, haben GROBBEN, RICHARD und MARCHAL jedenfalls viel richtiger erkannt, daß das Medium, in dem die Tiere leben, einen Einfluß auf die Vergrößerung der Drüse ausübe.

Es ist gewiß naheliegend, die Vergrößerung des Exkretionsorganes bei den aufgezählten Tieren gegenüber den marinen Verwandten, mit dem Leben im Süßwasser in Verbindung zu bringen. Denn das Meerwasser enthält verschiedene Salze, wovon insbesondere das Chlornatrium stark vertreten ist. Es drängt sich nun die Annahme auf, daß diese Salze, beziehungsweise der Mangel oder das geringe Vorhandensein dieser Substanzen im Süßwasser in verschiedener Weise auf den Bau eines Organismus einwirken mögen. Im Folgenden möchte ich auf einige Beobachtungen hinweisen, aus denen sich ein Gesichtspunkt für die Erklärung ergibt.

Eine größere Niere respektive Kiefer- oder Antennendrüse leistet naturgemäß mehr Arbeit bei der Exkretion als eine kleine. Die Verlängerung der gewundenen Harnkanälchen bei den Süßwasserbewohnern vergrößert nun entschieden die sezernierende Epithelfläche. Es muß also bei den Meerestieren ein Moment vorhanden sein, welches die dort zu leistende Arbeit der Niere verringert oder erleichtert. Das Nächstliegende ist natürlich der reiche Salzgehalt. HEIDENHAIN hat nun bei Wirbeltieren folgende Erfahrung gemacht, welche ich hier zuerst in Betracht ziehen möchte. Durch Einführung gewisser Substanzen (des Harnstoffes, harnsaurer Salze, Kochsalz, Salpeter usw.) in das Blut ist man imstande, eine Harnsekretion unter Bedingungen herbeizuführen, unter welchen dieselbe ohne jene Zusätze in das Blut nicht stattfindet. Auch geht nach Injektion einiger Gramm von jenen Substanzen die Wassersekretion der Niere in die Höhe, wenngleich durch vorherige Halsmarksdurchschneidung der Aortendruck soweit gesunken ist, daß vor der Einspritzung die Absonderung völlig stockte. Als spezifischer Reiz für die absondernden Epithelien wirkt jede größere Steigerung des Gehaltes des Blutes an solchen so-

genannten harnfähigen Substanzen (Harnstoff, Neutralsalze usf.). Ihre Absonderung wird dabei so intensiv, daß sie mit jenen Substanzen merkliche Wassermengen in die Harnkanälchen überführen. Wenden wir nun diese Erfahrung für die Meerestiere an.

Die Kiefer- und Antennendrüsen sind von zahlreichen Blutlakunen umgeben und die auszusecheidenden Bestandteile werden aus dem Blute genommen.

FREDERICQ hat nun nachgewiesen, daß der Salzgehalt des Blutes bei marinen und Süßwassertieren ein verschiedener ist. So fand er bei *Astacus fluviatilis* 0.94%, bei *Homarus vulgaris* dagegen 3.04%. Auch PELSENER sagt, daß das Blut der stenohalinen Wirbellosen regelmäßig denselben Salzgehalt wie das äußere Medium zeigt. Im Blute der marinen Krebse ist somit eine harnfähige Substanz, das Kochsalz, in reichlicherer Menge zu finden als bei den Süßwasserformen. Man könnte somit zu der Ansicht neigen, daß die reichlichere Menge von Chlornatrium im Blute als spezifischer Reiz auf die Harnkanälchen wirke, die Niere der Seetiere somit eine geringere oder leichtere Arbeit zu leisten habe, infolgedessen kleiner sein kann als jene. Einer solchen Annahme steht aber entgegen, daß das Blut der marinen Tiere im Salzgehalte mit dem Seewasser übereinstimmt, ein solcher Reiz demnach hier wegfällt. Die kleinere Niere der Seetiere erscheint somit unter diesem Gesichtspunkte nicht zu erklären. Für die größere Niere der Süßwassertiere dagegen können wir andererseits wohl dem Mangel an Salzgehalt in dem Medium hier zunächst wahrscheinlich größere Bedeutung zumessen.

Jedenfalls ist es für den sicheren Nachweis auch nötig, daß man marine Tiere an Süßwasser und umgekehrt Süßwasserbewohner an Seewasser allmählich anpaßt. Derartige Versuche sind allerdings von PLATEAU und anderen schon gemacht worden, doch wurde hierbei auf innere anatomische Veränderungen, insbesondere der Exkretionsorgane, nicht geachtet. Diese könnten wohl erst im Verlaufe von Generationen merkbar werden.

Schließlich möchte ich noch erwähnen, daß ich auch derartige Versuche angestellt habe. Eine größere Anzahl von *Asellus aquaticus* habe ich durch sehr langsames und geringes Zusetzen von Seewasser (2000 cm³ Süßwasser + 100 cm³ Seewasser wurden alle drei Wochen um 25 cm³ vermehrt), 1 Jahr lang erhalten und den Salzgehalt dabei auf 2% gebracht.

Für die physiologischen und anatomischen Zwecke meiner Untersuchung war dies jedoch leider noch zu kurz. Da sich die Tiere nur durch eine Generation erhalten haben.

Wenn ich das Wichtigste aus dem Vorbergehenden nun nochmals kurz zusammenfasse, so ergeben sich dabei folgende

Resultate.

1. Die Bopyriden besitzen keine Antennendrüse, sondern eine Kieferdrüse, dieselbe ist nicht umfangreich und zeigt die charakteristischen Bestandteile: Endsäckchen, Harnkanälchen und Ausführgang.

2. Bei den Oniscinen ist die Kieferdrüse nicht rückgebildet, wie NĚMEC angibt, sondern typisch ausgebildet.

3. Die Angaben von BRUNTZ über die Kieferdrüse der Isopoden werden größtenteils und jene von VEJDOVSKÝ über die Trichterzellen vollständig bestätigt.

4. Der Größenunterschied der Kiefer- und Antennendrüse zwischen Meeres- und Süßwasserformen liegt hauptsächlich in der Länge des Harnkanälchens: er trifft auch bei den Isopoden und bei den Krustazeen somit fast ausnahmslos zu.

5. Die größere Drüse bei den untersuchten Süßwasserkrustazeen kann zunächst auf das Vorhandensein größerer Zellen zurückgeführt werden.

6. Es läßt sich die Verlängerung des Harnkanälchens bei den Süßwasserkrebsen mit einiger Wahrscheinlichkeit auf den Mangel an Salzgehalt im Süßwasser zurückführen.

Zum Schlusse sei es mir gestattet, einer angenehmen Pflicht nachzukommen und meinem hochverehrten Lehrer Herrn Professor Dr. K. GROBBEN für die wertvolle Unterstützung, welche er meinen Untersuchungen angedeihen ließ, den verbindlichsten Dank auszusprechen. Gleichzeitig bin ich auch Herrn Professor Dr. Th. PINTNER für manche wichtige Anweisung zu Dank verpflichtet.

Literaturverzeichnis.

1. BONNIER J., Contribution à l'étude des Épicarides: Les Bopyridae. Trav. Stat. Zool. Wimereux 1900. Tom. VIII.
2. BRUNTZ L., Contribution à l'étude de l'excrétion chez les Arthropodes. Archiv. de Biol. 1903. Tom. XX.
3. CLAUS C., Die Gattungen und Arten der mediterranen und atlantischen Halocypriden nebst Bemerkungen über die Organisation derselben. Arbeit. d. zool. Inst. Wien, 1891, Bd. IX.
4. Derselbe, Über *Apeudes Latreillii* Edw. und die Tanaiden. Ebenda. 1887, Bd. VII.

5. Derselbe. Untersuchungen über die Organisation und Entwicklung von *Branchipus* und *Artemia* nebst vergleichenden Bemerkungen über andere Phyllopoden. Ebenda. 1886, Bd. VI.
6. DELLA VALLE A., Gammarini del Golfo di Napoli. Fauna u. Flora d. Golfes v. Neapel, 1893, Bd. XX.
7. FREDERICQ L., Influence du milieu ambiant sur la composition du sang des animaux aquatiques. Arch. d. Zool. exp. 1885, II. Ser., Bd. III. Notes et revue Nr. XXIII.
8. GROBBEN C., Die Antennendrüse der Crustaceen. Arb. d. zool. Inst. Wien, 1881, Bd. III.
9. HEIDENHAIN R., Die Absonderungsvorgänge. HERRMANN L., Handbuch der Physiologie, 1880, Bd. V, I. T.
10. KOWALEWSKY A., Ein Beitrag zur Kenntnis der Exkretionsorgane. Biol. Zentralblatt, 1890, Bd. IX.
11. MARCHAL P., Recherches anatomiques et physiologiques sur l'appareil excréteur de crustacées decapodes. Arch. d. Zool. exp. Paris, 1892, II. Ser., Bd. X.
12. MÜLLER G. W., Die Ostracoden des Golfes von Neapel. Fauna u. Flora d. Golfes v. Neapel, 1894, Bd. XXI.
13. NEMEC B., Studie o Isopodech. Sitzungsber. d. K. böhm. Gesellsch. d. Wissensch. (math.-nath. Cl.), Jahrg. 1895 u. 1896.
14. NUSSBAUM M., Über die Sekretion der Niere. Arch. f. d. ges. Phys., 1878, Bd. XVI.
15. Derselbe, Fortgesetzte Untersuchungen über die Sekretion der Niere. Ebenda, 1878, Bd. XVII.
16. PELSENEER P., Der Ursprung der Süßwassertiere. Bull. d. l. Classe de Science l'Acad. roy. de Belg. 1905.
17. PLATEAU, Recherches physico-chimiques sur les Articulés aquatiques. Mémoire couronné etc. publié par l'Académie Royale de Belgique, 1871, Tom. XXXVI.
18. RICHARD J., Recherches sur le système glandulaire et sur le système nerveux des Copépodes libres d'eau douce suivies d'une révision des espèces de ce groupe, qui vivent en France. Ann. Sc. Nat. Paris, 1891, Ser. VII, Bd. XII.
19. Derselbe, Sur la glande du test des Copépodes d'eau douce. Bull. de la Soc. zool. de France, 1890, Bd. XV.
20. ROSENSTADT B., Beiträge zur Kenntnis der Organisation von *Asellus aquaticus* und verwandter Isopoden. Biol. Zentralbl., 1889, Bd. VIII.
21. SEMPER K., Die natürlichen Existenzbedingungen der Tiere. Leipzig, 1880.
22. VEJDovsky F., Zur Morphologie der Antennen- und Schalendrüse bei Krustaceen. Zeitschr. f. wiss. Zool., 1901, Bd. LXIX.
23. WALZ R., Über die Familie der Bopyriden mit besonderer Berücksichtigung der Fauna der Adria. Arbeit, d. zool. Inst. Wien, 1882, Bd. IV.

Tafelerklärung.

BM = Bauchmark

BS = Blutsinn

C = Kanälchen

cu = Stäbchenkutikula

ES = Endsäckchen

K = körnige Plasmaschichte

KM = Kaumagen

KW = Körperwand

StM = Stützmembran.

Fig. 1. Ventrale Ansicht des Kopfes von *Gyge branchialis* ♀ a_1 u. a_2 Antennen, *md* Mandibel, *ul* Unterlippe, *mx*, 2. Maxille, *Vm* Vormagen, *Dr* Kieferdrüse (20fache Vergrößerung).

Fig. 2. Totalansicht der rechten Kieferdrüse von *Gyge branchialis* ♀ (aus Schnitten rekonstruiert) (100fache Vergrößerung). Der Übergang in das Kanälchen liegt bei \times an der Unterseite. Das Säckchen liegt darüber.

Fig. 3. Schnitt durch die rechte Kieferdrüse von *Bopyrus squillarum* ♀ (125fache Vergrößerung).

Fig. 4. Schnitt durch die linke Kieferdrüse von *Gyge* ♀ (125fach vergrößert).

Fig. 5. Schnitt durch die rechte Kieferdrüse von *Gyge* ♂ (220fach vergrößert).

Fig. 6. Schnitt durch den Ausführungsgang von *Gyge* ♀ (links, 220fach vergrößert).

Fig. 7. Schnitt durch die Kieferdrüse von *Asellus aquaticus* (120fach vergrößert).

Fig. 8. Schnitt durch die linke Kieferdrüse von *Ligia Brandtii* (120fach vergrößert).

Fig. 9. Schnitt durch die linke Kieferdrüse von *Porcellio scaber* (120fach vergrößert).

Fig. 10. Schnitt durch die rechte Kieferdrüse von *Porcellio scaber* (290fach vergrößert).

Fig. 11. Schematische Darstellung der Größe der Kieferdrüse von *Ligia Brandtii* (10fach vergrößert, die Größe der Drüse in eine Ebene projiziert).

Fig. 12. Dasselbe von *Asellus aquaticus*.

Fig. 13. Drüsenzelle aus dem Harnkanälchen von *Ligia Brandtii* (940fach vergrößert).

Fig. 14. Dieselbe von *Asellus aquaticus*.

Fig. 13 und 14 mit ZEISS homog. Imm. $\frac{1}{12}$, Okular 4.

Die Anatomie der Larve von *Pedicellina echinata*.

Von

Richard Czwiklitzer.

(Mit einer Tafel und zwei Textfiguren.)

Die vorliegende Untersuchung wurde zu Ostern 1906 an der k. k. zoologischen Station in Triest begonnen und in den darauffolgenden Monaten — bis Ende Juni — so weit geführt, daß alle wesentlichen tatsächlichen und theoretischen Resultate feststanden. Nach längerer Unterbrechung der Arbeiten während des Sommers wollte ich dann im Herbst an die Feststellung aller Details schreiten, als ich die im Juliheft der „Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie“ erschienene Arbeit SEELIGERS (22) zu Gesicht bekam, die unter dem Titel „Über die Larven und Verwandtschaftsbeziehungen der Bryozoen“ eine überaus detaillierte, mit zahlreichen Abbildungen versehene Darstellung der Anatomie der *Pedicellinalarve* brachte und mir im ersten Augenblicke meine eigenen Untersuchungen bzw. deren Publizierung als völlig überflüssig erscheinen ließ. Eine genauere Durchsicht der SEELIGERSchen Arbeit zeigte mir aber bald eine in vielen Punkten bestehende Differenz zwischen den dort niedergelegten Resultaten und denen, zu welchen ich selbst gekommen war, eine Differenz, die mich zu erneuter Nachuntersuchung meiner Befunde veranlaßte, die, unterstützt durch die Beobachtung des lebenden Materials, mir nicht nur eine volle Bestätigung meiner ersten Anschauungen brachte, sondern mir auch einen genaueren Einblick in einzelne Teile der Organisation der Larve, speziell des Nervensystems, verschaffte, die in SEELIGERS Darstellung überhaupt keinen Platz gefunden hatten. Ich darf hier wohl erwähnen, daß SEELIGERS Untersuchungen an einem zum Teil viele Jahre alten Material vorgenommen wurden, das sich ausschließlich aus Larven in vollständig kontrahiertem Zustande zu-

sammensetzte, ein Umstand, der allein schon die richtige Beurteilung mancher Bildungen sehr erschwert, und, wie es scheint, auch fast unmöglich macht. — Diese wenigen Worte glaubte ich gleichsam als Erklärung für das Unternehmen, einer von so bewährter Hand durchgeführten Untersuchung so bald darauf eine neue über denselben Gegenstand folgen zu lassen, die zudem nicht einmal den Anspruch auf gleiche Ausführlichkeit zu machen gedenkt, sowie zu dem Zweck, das — sagen wir — zeitliche Verhältnis dieser Arbeit zu der SEELIGERS ins richtige Licht zu setzen, an die Spitze meiner Ausführungen stellen zu sollen. —

Jede auf die Beurteilung der Morphologie des Entoproktenkörpers hinzielende Untersuchung wird notwendigerweise auf einer Anzahl von Arbeiten fußen müssen, die, zum Teil einige Jahrzehnte zurückreichend, uns die grundlegenden Kenntnisse dieser Formen-Gruppe vermitteln. Da ist zunächst die aus dem Jahre 1870 stammende Arbeit von NITSCHKE (19), in welcher zum ersten Male die bisher mit den übrigen Bryozoen zusammengeworfenen, damals bekannten Gattungen: *Pedicellina*, *Loxosoma* und *Urnatella* auf Grund anatomischer Charaktere als „Entoprokta“ fest zusammengefaßt und den übrigen Bryozoen als den „Ektoprokta“ scharf gegenübergestellt wurden. Damit war eine Anschauung ausgesprochen, die unverändert bis heute fast allgemeine Anerkennung findet und die, eben durch die Vornahme der Trennung der Bryozoen in zwei Gruppen, auch dann noch mehr als historischen Wert besitzt, wenn man, wie dies ja von verschiedenen Seiten geschieht, eine getrennte phylogenetische Ableitung beider Formenkreise vornimmt. War also so durch NITSCHKE die systematische Stellung der Entoprokten im allgemeinen festgesetzt, so machte uns HATSCHKE (11) in einer mehrere Jahre später — 1877 — erschienenen Arbeit mit ihrer Embryologie bekannt, in einer Arbeit, deren Ergebnisse, in ihrer Ausführlichkeit und Genauigkeit alle früheren Angaben weit in den Schatten stellend, in den wesentlichen Punkten durch HARMER (8) volle Bestätigung fanden. HATSCHKE hatte durch den Hinweis darauf, es möchte das Ganglion der *Pedicellina* einem unteren Schlundganglion entsprechen, eine wesentlich veränderte Auffassung des Bryozoenkörpers angebahnt und wohl als einer der Ersten einen weitgehenden Vergleich zwischen Ento- und Ektoproktenlarve gezogen. Was nun die an die Embryonalentwicklung sich anschließende, so überaus interessante und für die Beurteilung unserer Formen so wichtige Metamorphose anlangt, so fand sie durch die Arbeiten BARROIS' (1877, 1881, 1886) (1, 2, 3) und

HARMERS (1887) (10) ihre überraschende Darstellung, aus der die Festsetzung dieser Tiere mit der oralen Seite und die merkwürdige Drehung des Eingeweidekomplexes ohne Veränderung des relativen Lagerungsverhältnisses der einzelnen Theile mit Sicherheit hervorging. Kurze Zeit darauf — in den Jahren 1889 und 1890 — erschienen SEELIGERS Arbeiten über Bryozoenknospung (21, 22), in welchen auch diese noch strittige Frage wohl in definitiver Weise gelöst und zugleich der Nachweis „der vollkommenen Gleichartigkeit der Knospungsvorgänge bei ektoprokten und entoprokten Bryozoen“ erbracht wurde. Den Schlußstein zu allen diesen Untersuchungen setzte EHLERS' große Pedicellineenarbeit (7). Hier wurde zum ersten Male die Anatomie der Entoprokten in ausführlicher Weise dargestellt und ihre vergleichend-anatomischen und phylogenetischen Beziehungen nach allen Seiten hin eingehend erörtert. Damit war aber auch die Entoproktenforschung zu einem gewissen, vorläufigen Abschlusse und Ruhepunkte gelangt, denn die in den nächsten anderthalb Jahrzehnten erschienenen wenigen Originalarbeiten brachten nichts Neues von wesentlicher Bedeutung. Und doch sollte sich gerade in dieser Zeit ein teilweiser Umschwung der Anschauungen vollziehen. HATSCHKE hatte — wohl im Hinblick auf CALDWELLS (5) und CORIS (6) Untersuchungen über *Phoronis* — in seinem „Lehrbuch der Zoologie“ (1891) (13) eine vollkommene Trennung der Entoprokten von den übrigen Bryozoen vorgenommen, indem er die Annahme näherer verwandtschaftlicher Beziehungen zwischen beiden Gruppen verwarf, und ihm schlossen sich dann KORSCHOLT und HEIDER (1893) (16) in noch entschiedenerer Weise an. Auch in dem auf ganz neuer Basis sich aufbauenden Systeme SCHNEIDERS (1902) (24) findet man Entoprokten und Ektoprokten grundverschiedenen Formenkreisen angehörend. So standen sich denn zwei Anschauungen scharf einander gegenüber, die eine fast von allen Bryozoenforschern, so namentlich von BARROIS (1), HARMER (8), SEELIGER (23), EHLERS (7) und PROUHO (20), aber auch von CALDWELL (5) und RAY LANKESTER (17), allerdings unter anderen Voraussetzungen vertreten, welche eine engere Verwandtschaft beider Gruppen gelten ließen, und die andere, von HATSCHKE ausgehend (worüber später noch zu sprechen sein wird), die eine solche leugnete.

Unter solchen Umständen ein wenig zur Klärung der strittigen Frage beizutragen, bot sich vielleicht Aussicht durch Vornahme einer genauen Untersuchung der Larvenform der Entoprokten, die bis zu SEELIGERS letzter Arbeit noch ausstand, und ihrer Bezie-

lungen zur Ektoproktenlarve. Eine Reihe von älteren Angaben über diesen Gegenstand sind ja schon seit langem bekannt und knüpfen sich an die Namen REID, GOSSE, VAN BENEDEN (4), ULJANIN (25), HINCKS (14) und BARROIS (3) für die Pedicellina-, an die Namen BUSCH, KOWALEWSKY, KEFERSTEIN und SCHMIDT für die Loxosomalarve. Aber erst HATSCHEK (11) verdanken wir eine genaue, ausführliche Darstellung der Larvenanatomie, insoweit sie sich aus der Beobachtung der Totopräparate und des lebenden Objekts, ohne Vornahme von Schnitten, erkennen ließ. In mehrfacher Hinsicht eine Erweiterung unserer Kenntnisse brachten dann HARMERS Arbeiten (8, 10), insbesondere durch den Nachweis, daß wir es in der sogenannten Knospe HATSCHEKS mit einem nervösen Organ zu tun hätten. Zu erwähnen wäre noch PROUHO (20) und aus der letzten Zeit LEBEDINSKY (18), dessen Angaben aber wohl zum größten Teil als irrtümlich zurückzuweisen sind. Schließlich die Arbeit SEELIGERS (23). Mit diesem kurzen Hinweis auf die vorhandene Literatur will ich mich hier begnügen; im Text wird ja dann noch vielfach auf die einzelnen Befunde zu verweisen sein.

Nun noch ein paar Worte über die angewendeten Methoden. Die ausschwärmenden Embryonen wurden in 5% Kokainlösung betäubt und dann — meistens in gut gestrecktem Zustande — in Sublimat-Eisessig oder FLEMMINGScher Flüssigkeit fixiert. Beide Fixierungen lieferten vorzügliche Resultate. Gefärbt wurde hauptsächlich mit HEIDENHAINSCHEM Eisenhämatoxylin, wodurch ungemein klare Bilder erzielt wurden. Nachfärbung mit Orange leistete gelegentlich gute Dienste. Ferner wurde DELAFIELDSches Hämatoxylin entweder allein oder kombiniert mit Säurefuchsin und Orange verwendet.

Nunmehr will ich zur eigentlichen Darstellung übergehen, die sich in drei Teile gliedern soll. Zuerst sei die Anatomie der Pedicellinalarve mit Rücksicht auf ihre Auffassung als Trochophoralarve dargelegt, dann wird der Vergleich mit der Ektoproktenlarve gezogen, woran sich eine allgemeine Betrachtung über die Stellung der Entoprokten zu den übrigen Bryozoen schließen soll.

A. Anatomie der Larve.

1. Äußere Körperformen.

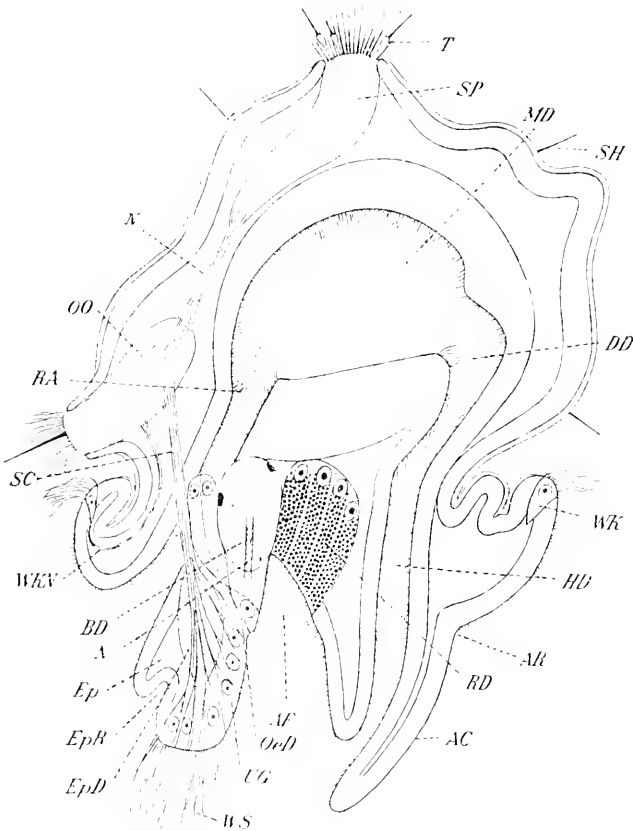
Was der äußeren Gestalt der Pedicellina- und mithin der Entoproktenlarve überhaupt ihr charakteristisches Gepräge verleiht, ist, wie ja schon mehrfach hervorgehoben wurde, die weitgehende Reduktion des Gegenfeldes, wie es HATSCHEK, oder des Prynno-

soma, wie es EHLERS nennt, eine Reduktion, die durch die tief einschneidende Atrialfalte und vor allem durch die Möglichkeit der Vorwölbung des Gegenfeldes gegen das Scheitelfeld oder Prorosoma, durch die es zur Bildung des Atriums kommt, eine exzessive Steigerung erfährt. Zur Erklärung dieser charakteristischen Gestalt der Larve glaubt SEELIGER eine Verschiebung des Wimperkranzes annehmen zu müssen, „und zwar in der Art, daß er aus der dorso-ventralen Querlage in die Längsrichtung sich einstellte, weil seine Dorsalregion immer weiter nach hinten zu sich senkte“, indem er die alte Auffassung, nach der die Umbildung nur durch Vorwölbung des Gegenfeldes zustande kam, verwirft, weil ein solcher Vorgang nicht befriedigend erklären könne, „daß der Darmkanal in der alten Weise wohl entwickelt bleibt und die Afterregion, die ursprünglich vom Dorsalteil des Wimperkranzes, zumal in älteren Larven, weiter entfernt war, in dessen unmittelbare Nachbarschaft rückt“. Daß die SEELIGERSche Anschauung eine irrige ist, beweist folgende Betrachtung. Sehen wir uns eine Larve im ausgestreckten Zustande an (Textfigur Nr. 1), und von diesem müssen wir ja doch bei Beurteilung der Verhältnisse ausgehen, so haben wir — abgesehen von der mächtigen Entwicklung des Scheitelfeldes — die typische Trochophoragestalt vor uns. Der After ist etwa in der Mitte des Gegenfeldes gelegen, von Mundöffnung und Dorsalteil des Wimperkranzes gleich weit entfernt, mithin der zwischen letzterem und der Afteröffnung gelegene Teil des Larvenkörpers sehr wohl entwickelt, wie etwa bei einer *Polygordius*larve. Von einer Verlagerung des Wimperkranzes oder einer „unmittelbaren Nachbarschaft“ zwischen diesem und dem After ist nichts zu sehen. Daß sich von diesem phylogenetisch aufzufassenden Zustand aus, der sich also lediglich durch eine Verkleinerung des Gegenfeldes auszeichnete, die typische Entoproktenlarve einzig und allein dadurch entwickelte, daß durch Ausbildung einer Falte, die ich in der Atrialrinne wiederfinde, eine Retraktion des ganzen Gegenfeldes möglich wurde, liegt auf der Hand. Damit ging zur Unterbringung des ganzen zurückgezogenen Komplexes eine starke Raumvergrößerung des Scheitelfeldes einher. Diese einfache Überlegung zeigt wohl klar, daß die Annahme einer Verlagerung des Wimperkranzes zurückzuweisen ist.

Zur Vervollständigung der Schilderung sei noch daran erinnert, daß das von einer starken Kutikula bedeckte Scheitelfeld durch zwei Faltenbildungen eingeschnürt wird, von welchen die eine, untere, den ganzen Körperumfang umfaßt, die andere, obere, von

der Analseite gegen die Ösophagusseite hin verstreicht; daß ferner das Scheitelfeld vom Gegenfeld durch den auf einem starken, im ausgestreckten Zustande zurückgeschlagenen Wulste aufsitzenden, wahrscheinlich nur aus einer einzigen Zellreihe bestehenden Wimperkranz abgegrenzt wird, und daß schließlich das Gegenfeld selbst

Fig. 1.

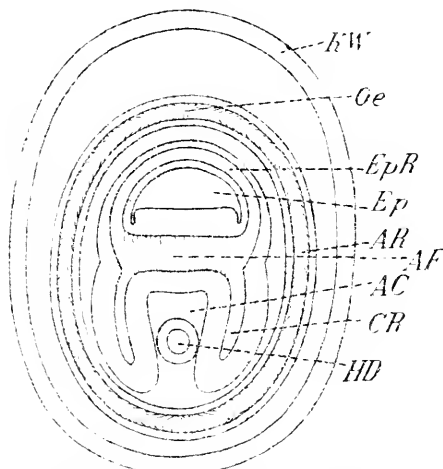


Schematische Darstellung der Pedicellinaria larve. Es sind zwei Schnitte übereinandergelegt gedacht, ein sagittaler für die Körperform, den Darmkanal und die Sinnesorgane und ein parasagittaler für die Drüsen und Nerven. *N* Nephridium. *SH* Sinneshärchen.

durch die in seiner Mitte einschneidende Atrialfalte in zwei kegelförmige Gebilde, das Epistom und den Analkonus, zerlegt wird (Textfigur 1). Hier treten auch einige typische Faltenbildungen auf, auf deren Beschreibung ich schon deshalb mit ein paar Worten eingehen muß, weil SEELIGERS Darstellung in diesem Punkte einzelne Irrtümer aufweist. Zunächst kommt hier in Betracht die schon

von HATSCHKE beschriebene Atrialrinne, oral groove HARMERS, welche innerhalb des Wimperkranzes gelegen, das ganze Gegenfeld umgreift, wobei sie, ohne irgend welche Verbindungen mit der Atrialfalte einzugehen, hinten um den Analkonus herumzieht, vorn in den Ösophagus hinein sich vertieft. (Textfig. 2, Fig. 1. *AR*). Sie weist in ihrem ganzen Verlaufe ein Wimperepithel auf. Wohl zu unterscheiden von ihr ist ein weiter innen, zu beiden Seiten des Analkonus gelegenes, von einem hohen, leicht tingierbaren, völlig wimperlosen Epithel gebildetes, tiefes Rinnenpaar. Diese Rinnen, die HARMER als „lateral portions of anal division of vestibule“ anspricht, bezeichne ich als Konusrinnen (Textfig. 2, Fig. 1. *CR*).

Fig. 2.



Schematische Darstellung des Verlaufes der Atrial-, Epistom- und Konusrinnen, die auf eine Ebene projiziert gedacht sind. *KW* Körperwand.

Sie verstreichen nach rückwärts an den Seiten des Analkonus, vorn gehen sie in die Atrialfalte über. Schließlich ist noch eine dritte Rinne zu erwähnen, die von einem ebenfalls wimperlosen, aber niedrigen Epithel gebildet, von der Höhe des Epistoms herabziehend, dieses hufeisenförmig umgreift und schließlich zu beiden Seiten etwas unter- und innerhalb der Konusrinne in die Atrialfalte mündet, die Epistomrinne (Textfig. 1, 2, Fig. 1, 14 *Ep R*). SEELIGERS Darstellung dieser Verhältnisse ist nun insofern irrtümlich, als er überhaupt nur von der Atrialrinne Notiz nimmt, infolgedessen in seiner Textfigur 1 die dort abgebildete Konusrinne als Atrialrinne anspricht. Dasselbe gilt auch für Figur 26 auf Tafel II, wo ebenfalls fälschlicherweise die weiter innen gelegene

Konusrinne als Atrialrinne, die weiter außen gelegene wirkliche Atrialrinne dagegen gar nicht bezeichnet wird. Auch ist hier merkwürdigerweise die Konusrinne bewimpert, die Atrialrinne aber nicht, während gerade das umgekehrte Verhalten zutrifft. Alle drei genannten Rinnen haben den Zweck, durch ihre weitgehende Vertiefung die Einstülpung des Gegenfeldes, bzw. des Epistoms und des Analkonus zu ermöglichen.

2. Der Darmkanal.

Was den Darmkanal anbelangt, möchte ich vor allem auf die große Ähnlichkeit zwischen Larvendarm und Darm des erwachsenen Tieres hinweisen. An der Larve unterscheidet man zunächst den langgestreckten, reich bewimperten Ösophagus (Fig. 2, *Oe*), der durch einen einseitig gelegenen, stark entwickelten, aus einem dicken Wimperschopf (*RA*) bestehenden Reusenapparat — wie er ja — nach HATSCHKEK — auch für andere Trochophoralarven charakteristisch ist und so eine phylogenetische Bedeutung besitzen mag — von dem darauffolgenden, an seiner Ventralseite von einem dicken Drüsenepithel bekleideten Magendarm getrennt ist (*MD*). An den letzteren schließt sich als dritter Abschnitt ein Dünndarm (Fig. 3, *DD*) und an diesen als vierter der wie der Ösophagus wiederum ektodermale Hinterdarm (*HD*). Alle diese vier Abschnitte finden sich nun ebenso wie der Reusenapparat fast im gleichen gegenseitigen Lagerungsverhältnis auch beim erwachsenen Tiere. Daraus ergibt sich die, wie mir scheint, noch nicht genügend gewürdigte Tatsache, daß unter allen Zygoneuren, mit Einschluß der Rotatorien, die Entoprokten die einzigen Formen sind, bei denen der Trochophoradarm nahezu unverändert, und ohne wesentliche Differenzierungen zu erfahren, in das definitive Tier übergeht, was wohl ein bedeutsamer Hinweis darauf ist, wie nahe diese Tiergruppe der Trochophora selbst steht.

3. Das Nervensystem.

Bevor ich auf die spezielle Beschreibung der einzelnen nervösen Organe eingehe — betreffs der historischen Bemerkungen, deren Wiederholung ich mir wohl ersparen kann, verweise ich auf SEELIGERS Angaben —, will ich zuerst die Homologien der bis jetzt meistens als Kittdrüse und als Dorsalorgan bezeichneten Teile des Nervensystems festzustellen suchen. HARMER (8) hat als erster die nervöse Natur des Dorsalorgans bei *Loxosoma* erkannt (1885), und es mag begreiflich erscheinen, daß er in dem seiner Ansicht

nach einzigen nervösen Gebilde des Scheitelfeldes — das andere dortselbst gelegene Organ hielt er für drüsig — das Homologon der Scheitelplatte erblickte und es deshalb auch als „Gehirn“ bezeichnete. SEELIGER schließt sich dieser Auffassung des Dorsalorgans an und sieht in der Kittdrüse, deren nervöse Beschaffenheit er nachweisen konnte, ein Sinnesorgan, das er als Dorsalganglion bezeichnet und das mit der Scheitelplatte nichts zu tun habe. Ich kann eine derartige Anschauung nicht teilen, denn ein einziger Blick auf die Larve, wie sie etwa in Textfigur 1 abgebildet ist, läßt mich nicht im geringsten daran zweifeln, daß ich in der sogenannten Kittdrüse das Homologon der Scheitelplatte der Trochophora vor mir habe, das Dorsalorgan dagegen nichts anderes als ein im Zusammenhang mit der besonderen Lebensweise der Larve zur Ausbildung gekommenes Sinnesorgan — das ja immerhin ein Derivat der Scheitelplatte sein mag — darstellt. Sollte diese Auffassung der „Kittdrüse“ noch eines Beweises bedürfen, so sei auf ihre Lage etwa in der Mitte des Scheitelfeldes verwiesen, ferner darauf, daß auf ihr mit starren Borsten versehene Tentakelbildungen vorkommen, und daß sie beim Schwimmen nach vorne gerichtet ist, alles Charaktere, wie sie der Scheitelplatte der Trochophora zukommen. An dieser Anschauung kann auch dadurch nichts geändert werden, daß sich das „Dorsalorgan“ — wie später ausgeführt werden wird — in höherem Maße als die Scheitelplatte als „Zentralorgan“ erweist. Was übrigens die Bezeichnung des ersteren als „Dorsalorgan“ anlangt, so halte ich sie mit SEELIGER für eine der Lage desselben nicht entsprechende und es würde mir der in Anlehnung an die SEELIGERSche Benennung, nämlich Oral- oder Ösophagealganglion, gewählte Name „Oralorgan“ am passendsten erscheinen.

Bei der nun folgenden speziellen Beschreibung des Nervensystems will ich mich — ohne etwas Wesentliches zu vernachlässigen — etwas kürzer fassen, als dies SEELIGER tut, und namentlich eine Anzahl neuer oder abweichender Beobachtungen auseinandersetzen.

a) Die Scheitelplatte.

Die Entwicklung dieses Organs verläuft im wesentlichen so, wie dies SEELIGER geschildert hat, d. h. durch Einstülpung des ektodermalen Epithels und nachfolgende Wucherung desselben. Es kommt dadurch schließlich jene Gestalt zustande, wie sie sich schon bei Betrachtung des lebenden Objektes in Form etwa einer halben, in zwei Zipfel ausgezogenen, ein wenig gekrümmten Spin-

del präsentiert. Die eigentliche Zellmasse des Organs (Fig. 4, *SP*) grenzt unmittelbar an das äußere Epithel, das gelegentlich ein wenig nach innen gezogen werden kann. Der bei starker Retraktion, deren ja das Organ in hohem Maße fähig ist, auftretende Kanal ist jedoch eine Bildung nicht so sehr des benachbarten Epithels, als vielmehr der sich in der Mitte einsenkenden Zellmasse selbst (Fig. 5, *SP*). Die freie Fläche der Scheitelplatte wird von etwa 10 oder 12 im Kreise angeordneten, schlanken, am Ende verdickten oder geknöpften Tentakelchen begrenzt, von denen jedes eine einzige, feine, spitz zulaufende Borste trägt (Textfig. 1, Fig. 4, *T*). Diese Bildungen sind die von HATSCHKEK beschriebenen „kleinen, papillenförmigen Hervorragungen“, denen die Tasthärchen des Organs, u. zw. je drei bis vier aufsitzen sollten. Es zeigt sich aber, daß jedes Tentakelchen nur eine Borste trägt, während die übrigen an der Scheitelplatte vorhandenen, im ausgestreckten Zustande fächerförmig auseinanderstrebenden, starren Härchen innerhalb des Tentakelkranzes liegen und unmittelbare Bildungsprodukte der obersten Zellage sind (Fig. 4). — An Hand von Schnitten einen Einblick in den feineren Bau des Organes zu gewinnen, ist, wie auch SEELIGER betont, mit großen Schwierigkeiten verbunden. Die einzelnen Zellen sind dicht aneinander gedrängt, die Zellgrenzen fast vollständig verwischt, und auch sonst bieten sich keine Anhaltspunkte, die Aufschluß über den histologischen Charakter der einzelnen Elemente geben könnten. Kaum daß man in manchen Fällen eine spindel- oder sternförmige Gestalt der Zellen feststellen kann. Und doch kann kein Zweifel darüber herrschen, daß es sich hier um Nervenelemente handelt, wofür in erster Linie — abgesehen von der wohl gerechtfertigten Auffassung des Ganzen als Sinnesorgan — das am hinteren Ende desselben festzustellende Vorhandensein von Punktsubstanz spricht (Fig. 5, *PS*), die, in zwei Zipfel sich anziehend, die Ursprungsstelle für die zum Oralorgan hinziehenden Nerven abgibt (Fig. 5, *N*). Diese Nerven, die ja auch an Schnitten unschwer festzustellen sind, sind, wie an allen beobachteten lebenden Larven zu konstatieren war, stets in Zweizahl vorhanden, stellen also eine richtige Kommissur vor. An Eisenhämatoxylinpräparaten durch ihre intensive Schwarzfärbung leicht von ihnen zu unterscheiden sind die sie begleitenden Muskelfasern, deren Eintritt zwischen die Zellen der Scheitelplatte selbst, wie ihn auch SEELIGER angenommen hat, ich mit Sicherheit nachweisen konnte (Fig. 4, *Mf*). Sie dienen zweifellos der Retraktion des Organs.

b) Das Oralorgan.

Die Entwicklung dieses Organs hat in SEELIGERS Arbeit eine ziemlich ausführliche Darstellung erfahren, doch ist ihm ein — wie mir scheint — ganz interessantes Detail entgangen, das sich mir aus meinen eigenen Beobachtungen mit Sicherheit ergeben hat. Nach SEELIGER wird die erste Anlage des Organs durch eine Ektodermverdickung dargestellt, an der man bald eine „in die Tiefe gerückte Zellplatte etwas schärfer von dem sie überlagernden einschichtigen Hautepithel“ sich abheben sieht. Diese Zellplatte bildet sich — wahrscheinlich in ähnlicher Weise wie die Nervenplatte des Amphioxus — zu einem „taschenförmigen Säckchen“ um, das dann an Größe bedeutend zunimmt. Eine Kommunikation des Säckchenlumens mit der Außenwelt ist nicht festzustellen. Aus diesem Zustande entwickelt sich dann das fertige Organ in der Weise, daß am distalen Ende des Säckchens sich die Wände durch Wucherung verdicken, während der proximale Teil unter Flimmerbildung nach außen durchbricht und so den sogenannten Wimperkanal bildet. Diese letzte Angabe nun bedarf einer Richtigstellung. Ich habe nämlich an einer großen Anzahl von Schnitten feststellen können, daß zwischen das Stadium des geschlossenen Zellsackes und das fertige Organ ein Stadium sich einschiebt, bei welchem an Querschnitten distalwärts das breite Zellsäckchen getroffen erscheint, während man proximalwärts ein Paar etwa kreisrunder Kanäle antrifft, die, symmetrisch zu beiden Seiten der Medianlinie gelegen, sich zwischen das Zellsäckchen und die Körperwand einschieben (Fig. 6 *a, b*). Eine Verbindung zwischen den Kanälchen und dem Zellsäckchen einerseits, dem Körperepithel andererseits konnte nicht nachgewiesen werden, was vielleicht darin seine Erklärung findet, daß bei den betreffenden Larven die durch Ektodermeinstülpung oder Wucherung hervorgegangenen Kanälchen das Säckchen noch nicht erreicht hatten, vielleicht aber auch auf den Ausfall eines Schnittes der Serie zurückzuführen ist. Wie dem aber auch immer sein mag — so kann nicht daran gezweifelt werden, daß man es in den beschriebenen Kanälchen mit Bildungen zu tun hat, die homolog sind den nach HARMER bei der Entwicklung des Oralorgans von *Loxosoma* auftretenden, paarigen sekundären Einstülpungen, die ebenso wie bei *Pedicellina* zwischen das zuerst eingestülpte Säckchen und die Körperwand zu liegen kommen. Bei *Loxosoma* gehen aus diesen zwei Kanälchen unmittelbar die auch bei der vollendeten Larve paarigen Ciliumsäcke (ciliated sacs HAR-

MERS) hervor, die ja wohl mit dem sogenannten Wimperkanal der *Pedicellina*, der, wie bekannt, nur in Einzahl vorhanden ist, zu vergleichen sind. Was nun die Entstehung des letzteren anlangt, so vermutete ich nach erfolgter Beobachtung der paarig angelegten Kanälchen, daß er aus diesen durch Aneinanderrücken und Auflösung der medialen Wände hervorginge. Die an einem Schnitte gemachte Beobachtung, daß der Wimperkanal an seiner Innenwand einen scharfen, leistenartigen Vorsprung besitze (Fig. 7), schien mir, als ein auf eine derartige Entstehung hindeutendes Verhalten, meiner Vermutung eine Stütze zu geben. — Aus den mitgeteilten Befunden geht jedenfalls klar hervor, daß bei der Entwicklung des Oralorgans der *Pedicellinalarve* der definitive Zustand dieses Organs bei dem schon lange als ursprünglichste Entoproktenform erkannten *Loxosoma* wiederholt wird, um im weiteren Verlaufe eine neue Gestalt anzunehmen.

Ich habe bis jetzt immer nur vom „sogenannten“ Wimperkanal gesprochen und ich will — zur Beschreibung desselben übergehend — gleich die näheren Gründe hierfür anführen. Es werden nämlich von den Autoren — so von HARMER für *Loxosoma* (8), dann von PROUHO (20) und SEELIGER (23) — in gewisser Übereinstimmung mit den Angaben HATSCHERKS (11) am Oralorgan zwei Teile scharf unterschieden, und zwar erstens die eigentliche, tiefer gelegene Ganglienmasse und zweitens ein an dieselbe sich anlegender, an seinen Wänden mit langen Wimpern besetzter, nach außen sich öffnender Kanal, eben der Wimperkanal SEELIGERS. Nach des letzteren Angaben soll der Kanal dort, wo die Zellen des Ganglions ihn begrenzen, völlig wimperlos sein. — So sehr mich nun auch eine so große Anzahl übereinstimmender Angaben zur Vorsicht mahnen, muß ich doch gestehen, daß sich mir das Verhalten des Kanals wesentlich anders darstellt. Meine Beobachtungen am lebenden Objekt sowohl wie an Schnitten zeigen mir nämlich mit aller Deutlichkeit, daß an der Stelle, wo das Organ sich befindet, das ektodermale Hautepithel zur Bildung eines Ganges von etwa ellipsoidem Querschnitt sich einschlägt (Fig. 8. 9 EK). Dieser Gang, der nur bei retrahiertem Organ in die Erscheinung tritt, hat ungefähr die Drittellänge der ganzen Zellmasse. Seine Wände dürften überall gleich lang sein, nur erscheint die dem Ösophagus zugewendete Wand infolge der Abdrängung des ganzen Organs gegen die Körperoberfläche oft stärker gedehnt (Fig. 8. Oe II). Das Epithel hat eine wesentlich andere Beschaffenheit als das Hautepithel. Nicht nur, daß ihm die kutikuläre Be-

kleidung vollständig fehlt, es ist auch wesentlich niedriger als das Körperepithel, so daß die Kerne die ganze Höhe der Zellen von der Basis bis zur freien Oberfläche einnehmen. Zellgrenzen sind nicht sichtbar. Zu den Zellen gehörige Wimpern fehlen — wie ich im Gegensatze zu den bestehenden Angaben hervorheben muß — vollständig. Der „Wimperkanal“ stellt demnach nicht — wie SEELIGER ausführt — als allein wimpertragender Teil des Oralorgans eine für dieses Sinnesorgan wichtige Bildung vor (genau genommen deutet SEELIGER schon den Wimperkanal allein „als ein chemisches Sinnesorgan, als Geruchsgrübchen oder Geschmacksorgan“), sondern er ist nichts anderes als ein zwischen die Körperoberfläche und die eigentliche Zellmasse eingeschobenes Zwischenstück, welches nur bei Retraktion des Organs, also im eingestülpten Zustande, einen Kanal bildet, der dann als Ektodermkanal bezeichnet werden mag, bei Vorstreckung des Organs aber völlig nach außen umgestülpt wird, so daß auch nicht die Spur einer Kanalbildung übrig bleibt (Textfig. 1). (Ich erwähne diese an allen lebenden Tieren gemachte Beobachtung deshalb besonders, weil SEELIGER die dasselbe aussagende Mitteilung HATSCHERKS in Zweifel ziehen zu sollen glaubt.)

Das Oralorgan wird mithin fast ausschließlich durch die Zellmasse präsentiert, deren freie, mit der Außenwelt in Verbindung stehende Fläche den Abschluß des Ektodermkanals nach innen bzw. seine Grundfläche bildet (Fig. 8, *G*). Sie allein ist es auch, welche wimpertragende Elemente besitzt, indem die äußerste Zellschicht durchwegs aus Wimperzellen sich aufbaut (Fig. 9, *WZ*). Die Wimpern liegen der Länge nach im Ektodermkanal, und daß sie nicht Bildungsprodukte der Kanalzellen sind, geht schon daraus hervor, daß sie im Kanalquerschnitt durchwegs als Punkte erscheinen, im Längsschnitt sich aber gelegentlich ein deutlicher Zwischenraum zwischen ihnen und der Kanalwand zeigt (Fig. 8). Sie gehören eben zu den obersten Zellen des Ganglions, wo jede von ihnen zu zwei, mit Eisenhämatoxylin sich sehr schön färbenden Basalkörpern in Beziehung steht (Fig. 8) (SEELIGER gibt im Gegensatze hierzu an, daß gerade die Zellen des Ganglions wimperlos wären). Unter der großen Zahl von Wimpern, die alle von gleicher Länge sind, ragen zwei besonders hervor. Sie sind symmetrisch zur Linken und zur Rechten gelegen, bedeutend größer und stärker als die übrigen, von der verdickten Basis gegen das freie Ende spitz zulaufend (Textfig. 1): ihr lebhaftes Schlagen ist oft noch lange, nachdem alle übrigen Wimpern schon abgestorben sind.

zu beobachten. Ob ihnen eine besondere Funktion zukommt oder ob sie die übrigen Wimpern nur unterstützen, ist natürlich nicht zu entscheiden.

Unmittelbar an die äußerste Schicht von Wimperzellen, deren Grenzen gelegentlich deutlich hervortreten, schließt sich nun die übrige Masse der das Organ aufbauenden Zellen. Diese sind meist dicht gedrängt und lassen ihre Gestalt dann kaum erkennen (Fig. 8). Manchmal aber erscheint ihr Verband — wie auch SEELIGER hervorhebt — auffallend gelockert, wobei man einen oder mehrere Fortsätze von ihnen abgehen sehen kann. Diese Fortsätze sind Nervenfortsätze, die Zellen selbst Ganglienzellen. (Ich verweise hier auf SEELIGERS schöne Abbildung auf Tafel II. Fig. 29). Neben den Ganglienzellen findet sich, namentlich in dem gegen Scheitelplatte und Ösophagus gewendeten Teile des Organs, eine reichlich entwickelte Punktsubstanz. Das Verhältnis beider zueinander will ich nur kurz beschreiben, im übrigen die hierzu gegebenen Abbildungen sprechen lassen (Fig. 9—13). Es bilden demnach die Ganglienzellen um die Punktsubstanz eine etwa halbkugelförmige Kuppe, die an ihrem Scheitel von mehreren Zellagen gebildet wird (Fig. 10). Der dem Ösophagus zugewendete Seitenteil schiebt sich nicht weit vor. Dagegen begleitet der die Punktsubstanz an ihrer Außenseite bedeckende Teil der Ganglienzellen dieselbe fast in ihrer ganzen Ausdehnung, wobei man an aufeinanderfolgenden Querschnitten sehr schön die Abnahme der Dichte des Belages wahrnehmen kann. Schließlich teilt sich die Punktsubstanz in zwei Zipfel, aus der die zur Scheitelplatte hinziehenden Nerven hervorgehen (Fig. 5, 10). Das ganze Organ ist von einer deutlichen Membran umgeben.

Was die Funktion des Oralorgans anlangt, so möchte ich der Ansicht derer zustimmen, die ihm eine Bedeutung für die Aufsuchung der zur Festheftung geeigneten Stelle zuschreiben. Wenigstens konnte ich zu wiederholten Malen beobachten, wie Larven, die, im Begriffe sich festzusetzen, mit der Oralseite auf dem Objektträger umherkrochen, das Organ weit herausstreckten, wobei dann namentlich die beiden langen Wimpern den Boden gleichsam tastend berührten. Es erscheint ja aber auch naheliegend, die Ausbildung eines genannten Zwecke dienenden Sinneorgans anzunehmen, da doch bei der Eigenart der Metamorphose die günstige Beschaffenheit der zur Festheftung ausgewählten Stelle von Bedeutung ist.

Die vom Oralorgan abgehenden Nerven werden im folgenden im Zusammenhang mit den dazu gehörigen Organen besprochen.

c) Das untere Schlundganglion und die Schlundkommissur.

In der Literatur finden sich zwei Angaben über das Vorkommen eines unteren Schlundganglions bei Entoproktenlarven. Die eine stammt von HARMER (8) und gilt für *Loxosoma*, wo die mediale Wand des Epistoms in zwei symmetrisch gelegene, verdickte Zipfel ausgezogen sein soll, die in direktem Zusammenhang mit dem Oralorgan stünden. Diese als unteres Schlundganglion beschriebene Bildung würde wohl kaum mit den von mir bei *Pedicellina* beobachteten Verhältnissen übereinstimmen; wohl aber könnte das von den Angaben LEBEDINSKY'S (18) gelten, wenn nicht die in seiner Textfig. 1 gegebene, mir ganz unbegreifliche Bezeichnung offenbar des — Wimperkranzes als unteres Schlundganglion mich zur Vorsicht mahnten.

Wie schon HATSCHEK beobachtet hat, zeigt sich die mediale Wand des Epistoms bedeutend verdickt, eine Verdickung, die sich auch auf den Scheitelteil desselben erstreckt, kurz die ganze, nach innen von der Epistomrinne gelegene Fläche einnimmt. Das Epithel erweist sich hier aus auffallend langen, zylindrischen, durch Interzellularlücken getrennten Zellen zusammengesetzt, die in der Tiefe einen großen Kern zeigen (Fig. 14, *UG*). An ihrer freien Fläche tragen sie Wimpern, die an den Scheitelzellen des Epistoms besonders lang, hier den sogenannten Wimpersehkopf bilden (Fig. 3, *WS*). Jede dieser Zellen nun zieht sich — wie schon am lebenden Objekt bei Deckglasdruck deutlich zu beobachten ist — in einen sich verjüngenden Fortsatz aus. Alle diese Fortsätze vereinigen sich zu einem Nervenpaar, das, den Ösophagus zwischen sich schließend, zum Oralorgan hinzieht. An günstigen Schnitten kann man sehr schön den Verlauf dieser Nerven und das Eingehen ihrer Enden in die Punktsubstanz des Oralorgans wahrnehmen (Textfig. 1, Fig. 3, Fig. 11—13, *SC*).

Die Deutung der beschriebenen Zellen als unteres Schlundganglion ist wohl durch ihre Lage sowie durch die begründete Vermutung, daß aus ihnen durch Einsenkung sich das definitive Ganglion des Tieres, das ja einem Unterschlundganglion homolog ist, entwickelt, gerechtfertigt. Die von ihnen abgehenden Nerven stellen eine richtige Schlundkommissur vor. Daß sie ihre Endigung nicht in der Scheitelplatte, sondern im Oralorgan finden, würde bei der Ableitung dieses Organs von der Scheitelplatte keine Schwierigkeiten bieten.

Das von LEBEDINSKY (18) angegebene Mittel- und Hinterganglion beruht wohl auf willkürlicher Deutung.

d) Der Wimperkranznerv.

Noch eines Nerven will ich kurz erwähnen. Er zieht, offenbar paarig, vom unteren Teil des Oralorgans zum Wimperkranz hin und gibt einige Fasern auch an die nächstliegenden Wimperzellen ab (Fig. 15, *WKN*). Da er jedenfalls der Innervierung des Wimperkranzes dient, mag er als Wimperkranznerv bezeichnet werden.

Wenn ich schließlich noch an die auf der Körperoberfläche verstreuten Härchen, die von HATSCHKEK als Sinneshärcchen in Anspruch genommen werden, erinnere (Textfig. 1, *SH*), habe ich alles dargelegt, was ich an der Larve an nervösen Bildungen beobachten konnte.

4. Die Atrialdrüsen.

Die in diesem Abschnitte zu beschreibenden Gebilde finden ihre erste unvollständige und mehr beiläufige Erwähnung bei PROUHO (20), ihre genauere Darstellung bei LEBEDINSKY (18) und SEELIGER (23). Für LEBEDINSKYS Ausführungen muß ich zwar die Bezeichnung „genauere Darstellung“ eigentlich zurücknehmen, denn seine Angaben entsprechen so wenig den tatsächlichen Verhältnissen, daß ich mir kaum eine Vorstellung davon machen kann, wie er zu seinen Anschauungen gelangt ist. Es sollen nämlich zwischen Enddarm und Ösophagus drei Paare von Cölomsäcken mit deutlicher Cölomhöhle und Cölomwand gelegen sein, von denen das vorderste durch zwei kurze Kanälchen mit der Außenwelt kommuniziere und das Exkretionsorgan des Embryos darstelle. Auch zu den beiden anderen Cölompaaren, die für die Anlage von Ovarium und Hoden erklärt werden, sollen Ektodermeinstülpungen hinzutreten. Aus dieser gegliederten Anlage des Mesoderms und den angeblich in Dreizahl vorhandenen Ganglienpaaren wird geschlossen, daß die Entoprokten dreigliedrige Tiere vorstellen. — Es kann ja nun kein Zweifel sein, daß die Grundlage der „Beobachtungen“ LEBEDINSKYS die an gleicher Stelle wie seine Cölomsäcke gelegenen, hier näher zu beschreibenden Drüsenmassen sind. Es sind das kompakte Gebilde, deren freie Oberfläche direkt einen Teil der Atrialefaltenwand bildet und die auch nicht die Spur einer zentralen Höhle oder gar eines besonderen Ausführganges aufweisen. LEBEDINSKYS Angaben über diesen Punkt scheinen eben wie noch manche andere völlig aus der Luft gegriffen zu sein.

Eine relativ größere Übereinstimmung mit meinen Befunden zeigen die Beobachtungen SEELIGERS, obwohl auch hier in vielen Punkten bedeutende Differenzen herrschen. Der Hauptsache nach unterscheidet SEELIGER drei zwischen Ösophagus und Rektum gelegene Organe, die er als ösophageales, basales und rektales Advestibularorgan bezeichnet. Sie sollen alle in der primären Leibeshöhle liegen, ohne an irgend einer Stelle — wenigstens nach den im Text gemachten Angaben — mit der Außenwelt in direkte Berührung zu treten. Für das erste und letzte der genannten Organe wird mesodermaler Ursprung angenommen, hinsichtlich des ersteren außerdem auf die Möglichkeit einer Homologie mit dem unteren Schlundganglion hingewiesen.

Nach meinen eigenen Beobachtungen stellt sich mir das Verhalten der genannten „Organe“ vollständig anders dar, u. zw. sind im ganzen 4 getrennte Komplexe deutlich zu unterscheiden, die zweifellos drüsiger Natur sind, weshalb ich sie als rektale, basale und ösophageale Atrialefaltendrüsen (Atrialdrüsen) bzw. Epistomdrüsen bezeichne (Textfig. 1), und die — was im Hinblick auf SEELIGERS Angaben über ihre Lage innerhalb der primären Leibeshöhle besonders hervorzuheben ist — mit zum Teile sehr breiten Flächen nach außen münden. Ihre genauere Beschreibung, die abgesehen von den eben erwähnten auch noch andere, minder wichtige Differenzen gegen die SEELIGERSche Darstellung zeigen wird, auf die aber jedesmal besonders hinzuweisen wohl zu weit führen würde, soll nun folgen.

Ich beginne mit dem zwischen rektaler Atrialefaltenwand und Enddarm gelegenen Drüsenkomplex. Er besteht aus zwei Lappen, welche vorne in der Medianebene sich unmittelbar berühren, hinten nach links und rechts auseinanderweichen und zugleich gegen die Magenwand sich herabsenkend weit in die Leibeshöhle hineinragen (Fig. 16, *RD*). Ihre freie Fläche nimmt — was an Schnitten die neben der Medianebene geführt sind, mit voller Deutlichkeit zu sehen ist — fast den ganzen unteren Teil der rektalen Atrialefaltenwand ein (Fig. 2, *RD*). Jeder Lappen setzt sich aus einer größeren Anzahl sehr lang gestreckter Zellen zusammen, deren Grenzen deutlich zu erkennen sind, die alle parallel nebeneinander verlaufen und an ihrer Basis einen großen Kern tragen. Mit Ausnahme der um den Kern gelegenen Zone ist der ganze Zelleib dicht mit Körnern erfüllt, die sich mit Eisenhämatoxylin intensiv schwärzen, mit Säurefuchsin eine Rotfärbung annehmen und wohl als Sekretkörner aufzufassen sind. Der ganze Habitus der

Zelle läßt die drüsige Natur derselben erkennen. Als bemerkenswert darf dann wohl der reiche Wimperbesatz, der an der freien Oberfläche sich findet, hervorgehoben werden, da ja Wimperung bei Drüsenzellen eine sonst im Tierreich nicht weit verbreitete Erscheinung ist. — Wenn also auch SEELIGER angibt: „es ist mir aber nicht gelungen, den direkten Zusammenhang der Anlage (nämlich des rektalen Advestibularorgans, das ja zweifellos identisch ist mit den hier beschriebenen rektalen Atrialdrüsen, wie ich sie nenne) mit der Vestibularwand zu erweisen, und daher muß ich die Möglichkeit eines mesodermalen Ursprunges zugeben“, so ist dem entgegenzuhalten, daß die Drüsen — was eben SEELIGER entgangen ist — dauernd einen Teil der Körperoberfläche bilden, mithin wohl sicher durch Differenzierung des Atrialfaltenepithels entstanden sind.

Das gleiche gilt wohl auch von dem folgenden Drüsenkomplex, den basalen Atrialdrüsen, die ebenfalls mit breiter Fläche mit der Außenwelt in Verbindung stehen. Ihr Mündungsgebiet umfaßt den kielförmigen Boden der Atrialfalte und reicht außerdem an ihrer rektalen Wand ein wenig, an der ösophagealen — zumal in der Medianebene — fast bis zur Hälfte hinauf (Fig. 2, *BD*). Um dieses Gebiet ordnen sich nun die Drüsenmassen in der Weise an, daß unmittelbar unter die Atrialfalte ein von links nach rechts verlaufender, nur wenig ins Innere vorspringender Streif zu liegen kommt, der das Verbindungsstück zwischen den in Kugelform in die Leibeshöhle vorspringenden Seitenteilen bildet (Fig. 3, 16). Das Ganze hat also im wesentlichen die Form einer gedrungenen Hantel, deren kugelige Endstücke frei und bilateralsymmetrisch angeordnet in der Leibeshöhle liegen, während der sie verbindende Stab, unterstützt durch die an der Vorder- und Hinterwand der Atrialfalte aufsteigenden Lappen, die Berührung mit der Außenwelt vermittelt. Die freie Fläche ist auch hier mit einem dichten Wimperbesatz versehen. — Der innere Bau der basalen Drüsen ist ganz verschieden von dem der rektalen. Während diese letzteren sich deutlich aus wohl gesonderten Zellen zusammensetzen, ist das bei den ersteren nicht der Fall. Sie stellen vielmehr, wie es scheint, ein Syncytium vor. Wenigstens sind Zellgrenzen nicht mit Sicherheit nachzuweisen, der ganze Komplex ist vielmehr in gleicher Weise von einem Protoplasmanetz durchzogen, zwischen dessen Balken sich eine homogene, kaum färbbare Flüssigkeit ausbreitet (Fig. 16, *BD*). Die Kerne, die außerordentlich chromophil sind, liegen fast ausschließlich peripher, nur vereinzelt auch mehr im Innern.

Es folgen nunmehr die ösophagealen Atrialdrüsen, die vollständig paarig, zu beiden Seiten der Medianlinie etwa in halber Höhe der ösophagealen Atrialefaltenwand in eine leichte Vertiefung derselben ausmünden (Textfig. 1, *Oe D*, Fig. 2, *Oe D*). Auch sie sind an ihrer freien Fläche bewimpert. Jede Hälfte des Drüsenpaares, die im Längsschnitt von außen nach innen zu keulenförmig verdickt erscheint (Fig. 17, *Oe D*), im Querschnitt etwa die Form einer Ellipse hat, ragt zu den Seiten des Ösophagus weit in die Leibeshöhle hinein. Das Innere ist ganz von einer Körnermasse erfüllt, die sich aber, im Gegensatze zu den rektalen Drüsen, in der Regel nur in der äußeren Region mit Eisenhämatoxylin schwärzt, mithin von dem Inhalt der letzteren verschieden sein dürfte. Die Drüsen bestehen aus wenigen Zellen mit meist an der Basis gelegenen Kernen. — Die Auffassung dieser Gebilde als Drüsen rechtfertigt sich wohl durch ihren Inhalt und ihre Beziehungen zur Außenwelt.

Schließlich sind noch die Epistomdrüsen zu erwähnen, die, ganz im Epistom gelegen, am Scheitel desselben an einer durch ihren Mangel an Wimpern inmitten der Wimperzellen des unteren Schlundganglions leicht kennbaren Stelle nach außen münden (Textfig. 1, Fig. 17, *Ep D*). Sie sind mithin die einzigen wimperlosen Drüsen. Ebenfalls vollständig paarig und aus wenigen kernhaltigen Zellen bestehend, zeigen sie eine typische Spindelform (Fig. 18, *Ep D*). Gegen Farbstoffe verhalten sie sich ablehnend. Ihr Inneres ist in gleichförmiger Weise von einer feinkörnigen Masse erfüllt, an der weitere Differenzierungen nicht zu unterscheiden sind.

Inwieweit die zuletzt genannten Drüsen oder auch nur die erste von ihnen mit SEELIGERS „ösophagealem Advestibularorgan“ identisch sind, vermag ich nicht mit Sicherheit zu entscheiden, da ich Bilder ähnlich denen, die SEELIGER bringt, niemals erhalten habe. Es wäre möglich, daß diese nur dem starken Kontraktionszustande der verwendeten Larven ihre Entstehung verdanken oder daß, was mir wahrscheinlicher vorkommt, einzelne dicht gedrängte Mesenchymzellen, wie auch ich sie hier beobachten konnte, ein besonderes Gebilde vortäuschten.

Was schließlich die Funktion der beschriebenen Drüsen, die vier ihrem inneren Bau nach durchaus verschiedene Drüsenarten repräsentieren, anlangt, so wird es vielleicht nicht allzu schwer sein, sich darüber ein Urteil zu bilden. Ich möchte nämlich am ehesten glauben, daß den Drüsen für die Festsetzung der Larve

insoferne eine Bedeutung zukommt, als sie dabei ein Sekret liefern, das die Anheftung an die Unterlage ermöglicht. Ich konnte auch gelegentlich beobachten, daß eine Larve, offenbar im Begriffe sich festzusetzen, längere Zeit an einer Stelle des Objektträgers verweilte, und dann, als sie durch den Deckglasruck beunruhigt, wieder fortschwamm, eine klebrige, mit Faeces kaum zu verwechselnde Masse zurückließ, die wohl den Drüsenmassen ihren Ursprung verdankte. Warum freilich dabei eine ganze Anzahl verschiedener Drüsen in Verwendung kommen, ist nicht leicht einzusehen.

5. Das Mesoderm.

Was zunächst das Nephridium anlangt, so ist dieses ja, wie bekannt, zuerst von HATSCHKE beobachtet und als ein flimmerndes, „jederseits dicht unter dem Ektoderm hin“ verlaufendes Kanälchen beschrieben worden. Später hat dann EHLERS (7) eine Abbildung der Niere gegeben, doch ist nicht zu ersehen, ob sie eigene Beobachtungen zur Grundlage hat, oder nur eine schematisierte und erweiterte Darstellung der HATSCHKE'schen Befunde ist. Endlich konnte SEELIGER in zwei Fällen an seinen Schnitten das Vorhandensein eines Nierenkanälchens konstatieren, das eine Mal, längsgetroffen als „ein kleines, zart bewimpertes Kanälchen, das dicht hinter dem Ösophagus, noch vor dem Wimperschopf, in das Atrium mündete“, und das seines Erachtens „dem unpaaren Ausführungsgang, zu dem sich die beiden seitlichen exkretorischen Abschnitte der voll ausgebildeten Pedicellina vereinigen, entspricht“, das andere Mal quergetroffen, als ein äußerst dünnwandiges Kanälchen, das er dem eigentlichen exkretorischen Teil der ausgebildeten Niere vergleicht. — Meine eigenen Untersuchungen über diesen Punkt haben mir leider keine vollständig befriedigenden Resultate ergeben. Es ist mir nämlich nur am lebenden Objekt gelungen, das Vorhandensein eines Nephridiums zu erkennen. Ich sah hier zu wiederholten Malen ein flimmerndes Kanälchen, das unterhalb der Magenwand beginnend, im Epistom, der Atrialfaltenwand genähert, nach unten verlief (Textfig. 1, N). An den Schnittpräparaten konnte ich mit Sicherheit nichts davon nachweisen, höchstens daß ich ein oder das andere Mal ein birnförmiges Gebilde von der Form des ausgebildeten Wimperkölbehens nachweisen konnte, dessen Deutung aber immerhin zweifelhaft blieb. Jedenfalls waren Details daran wegen gleichmäßiger Färbung mit Eisenhämatoxylin nicht zu erkennen.

Abgesehen von den verschieden gestalteten Mesenchymzellen, welche die primäre Leibeshöhle durchsetzen, ist nun noch das Verhalten der Muskulatur zu betrachten. Ich kann mich darüber um so kürzer fassen, als einerseits die hier vorliegenden Verhältnisse ziemlich einfach sind und ich andererseits den von SEELIGER gemachten Befunden nichts wesentlich Neues hinzuzufügen habe. Ich bestätige seine Angabe von der Endigungsweise der einzelnen Muskelfasern, die an den Insertionsstellen zwischen die betroffenen Zellen hineintreten, und begnüge mich, im übrigen auf SEELIGER verweisend, mit einer kurzen Aufzählung der wichtigsten Muskelzüge. Die stärksten unter ihnen sind die sogenannten Retraktoren, die paarig angeordnet, von der Leibeswand in der Umgebung der Scheitelplatte zur Atrialwand ziehen, wobei sie der Ventralseite genähert verlaufen. Ferner treten von der unmittelbar über dem Wimperkranz gelegenen Region der Leibeswand Fasern an diesen und an die Atrialfalte heran, welche ebenfalls bei der Retraktion des Gegenfeldes eine große Rolle spielen. Die Zurückziehung von Scheitelplatte und Oralorgan vermittelt offenbar die beide verbindende „Muskelkommissur“. Schließlich sind noch eine Reihe zirkulär verlaufender Muskelfasern zu erwähnen, sowie solche, die zwischen Körperhaut und Darmkanal sich ausspannen.

B. Vergleich der Entoprokten- mit der Ektoproktenlarve.

Die im vorangehenden Kapitel über die Anatomie der Pedicellinalarve gewonnenen Resultate lassen den Versuch, einen Vergleich der Entoproktenlarve mit der der Ektoprokten unter Heranziehung eines größeren Tatsachenmaterials, als es bis jetzt zu Gebote stand, noch einmal durchzuführen, wohl gerechtfertigt erscheinen, obwohl erst jüngst SEELIGER über die hier in Betracht kommenden Homologien sich geäußert hat und auch sonst in der älteren Literatur genauere Angaben über diesen Punkt vorliegen. Hat doch schon — um nur die wichtigsten Namen zu nennen — HATSCHKE (11) im Jahre 1877 den Satz ausgesprochen: „Die Cyphonautesform stimmt mit der Pedicellinalarve ganz auffallend überein“ und den Darmkanal, die Wimpersehnur, die „Knospe“ und die „Kittdrüse“ für homolog erklärt. Auch BARROIS (3), HARMER (9), und PROUHO (20) haben die einzelnen Teile der beiden Larvenformen in mehr oder minder weitgehender Weise miteinander homologisiert.

Bei der Durchführung des Vergleiches gehe ich von der Voraussetzung aus, daß beide Larven modifizierte Trochophoren

vorstellen. als die sie sich ja auch durch den Besitz eines präoralen Wimperkranzes, einer Scheitelplatte und anderer typischen Trochophoracharakterere erweisen. Untersuchen wir nun zunächst, welche Abänderungen die äußeren Körperformen dieser Larven gegenüber der ursprünglichen Trochophora etwa eines *Polygordius* mit dem das Scheitelfeld an Größe überragenden Gegenfeld erfahren haben, so ist hier auf die Ausführungen zu verweisen, welche am Eingange dieser Arbeit über diesen Punkt gemacht wurden. Danach erscheinen die Entoproktenlarven abgeleitet von Trochophoren mit reduziertem Gegenfelde, bei denen es durch Vorwölbung desselben gegen das Scheitelfeld zur Bildung eines Atriums und Hand in Hand mit diesem Vorgang zu einer bedeutenden Vergrößerung des Scheitelfeldes gekommen ist. Die gleichen Verhältnisse finden wir nun auch bei den Ektoproktenlarven, unter denen wir natürlich nicht die abgeleiteten Formen zum Vergleiche heranziehen dürfen, sondern uns an die ursprünglichsten unter ihnen. vor allem den *Cyphonautes*, halten müssen. Hier sehen wir die Atriumbildung, die bei den Entoprokten nur im kontrahierten Zustande auftritt, gewissermaßen stabilisiert, indem das reduzierte Gegenfeld dauernd in das Scheitelfeld eingestülpt bleibt. Auch weist dieses letztere eine bedeutende Ausdehnung auf. — Die Atriumbildung beim *Cyphonautes*, die ja auch bei anderen Formen, wie *Flustrella*, sich findet, ist als ein ursprünglicher Zustand aufzufassen, der bei den übrigen Ektoproktenlarven einem sekundären Verhalten weicht. Wir sehen mithin, daß in der charakteristischen Ausbildung der äußeren Körperformen die Larven der Entoprokten und der Ektoprokten eine weitgehende Übereinstimmung zeigen.

Unter den Organen der Ektoproktenlarve ist vor allem eines durch seine oft bedeutende Ausdehnung und Funktion bemerkenswert; ich meine den zwischen Mund und After (wo solche vorhanden sind) gelegenen, drüsigen Saugnapf. Man hat bis jetzt vergebens nach einem Homologon dieser Bildung bei den Entoprokten gesucht — allerdings verglich es *BARROIS* mit dem Vestibulum dieser Formen — bis dann *SEELIGER* den von ihm als Atrium angesprochenen Saugnapf von *Aleyonidium* mit der an gleicher Stelle gelegenen Atrialfalte der *Pedicellinalarve* homologisierte. Dieser Vergleich hat ja schon als solcher vieles für sich, erhält aber erst dadurch seine tiefere Begründung und Rechtfertigung, daß, wie ich zeigen konnte, die Atrialfalte durch einen außerordentlich großen Drüsenreichtum sich auszeichnet. mithin gerade die charakteristische drüsigte Ausbildung des Saugnapfes hier in gleicher Weise sich wieder-

findet. Man wird also in dem Vorhandensein einer drüsenreichen Atrialfalte einerseits und dem Saugnapfe andererseits eine bedeutende Übereinstimmung erblicken, die sich — bei aller Verschiedenheit des endlichen Schicksales beider Bildungen — auch in der im Prinzip offenbar gleichen Funktion derselben, nämlich die Festheftung der Larve zu ermöglichen, ausspricht.

Was die übrigen Larvenorgane anlangt, so war es stets in erster Linie das Nervensystem, dessen charakteristische Ausbildung — Scheitelplatte durch Nervenkommissuren verbunden mit einem vor dem Ösophagus gelegenen Sinnesorgan — als ein wichtiges Zeugnis für die Verwandtschaft beider Larventypen gegolten hat. In der Tat liegt hier ein überaus ähnliches Verhalten vor, das nun im einzelnen besprochen werden soll. Zunächst das Scheitelorgan, das wir als die Scheitelplatte der Entoprokten kennen gelernt haben, die ja zweifellos dem sogenannten retraktilen Scheibenorgan der Ektoprokten homolog ist. Wie schon der Name des letzteren sagt, kann es weit in die primäre Leibeshöhle hinein zurückgezogen werden, eine Eigentümlichkeit, die es mit der Scheitelplatte der Entoproktenlarven teilt. Der die Retraktion vermittelnde Muskel weist nun ein bemerkenswertes Verhalten auf, über das sich KUPELWIESER, speziell für *Cyphonautes*, folgendermaßen äußert: „Eine meines Wissens nach bisher nirgends beobachtete Art der Insertion zeigt der Retraktor, insofern er nämlich nicht an der Innenfläche des Organs ansetzt, sondern zwischen die Zellen in das Organ eindringt und an der Crusta inseriert. Dieses Phänomen steht aber hier nicht vereinzelt da, sondern findet sich beinahe an allen Insertionen, am Wimperkranz, am birnförmigen Organ und am auffallendsten am Saugnapf.“ Man wird sich dabei an das erinnern, was früher über die Endigungsweise der Muskelfasern bei der *Pedicellinalarve* im allgemeinen und über die zur Scheitelplatte führenden im besonderen ausgesagt wurde, Angaben, die eine Bestätigung der schon von SEELIGER gemachten Befunde bildeten, der auch die Muskelfasern im Innern des Organs enden und nicht nur außen sich ansetzen sah. „obwohl ich“, wie er sagt, „die befremdliche Erscheinung nicht verkenne, daß Muskelfibrillen das Ganglion durchsetzen“. Dieses interessante histologische Verhalten finden wir also sowohl bei Ektoprokten als bei Entoprokten, was gewiß eine bemerkenswerte Tatsache ist (Fig. 4).

Die eben besprochenen Muskelfasern, die von der Scheitelplatte zu dem vor dem Ösophagus gelegenen Sinnesorgan hinziehen, werden dabei von einem Nervenstrang begleitet, der bei

der Pedicellinalarve in Form einer Kommissur ausgebildet ist und der, wie aus der Untersuchung einer Anzahl verschiedener Larvenformen hervorgeht, auch bei den Ektoprokten sich findet. Er steht in Beziehung zum Oralorgan der Entoprokten, zum birnförmigen Organ der Ektoproktenlarven. Die Homologie dieser Organe ist letzthin namentlich von SEELIGER betont worden und es läßt sich nicht leugnen, daß tatsächlich eine Reihe von Ähnlichkeiten bestehen. Wir haben es in beiden Fällen zweifellos mit Sinnesorganen zu tun, deren gleiche Lage vor dem Ösophagus bei Würdigung des charakteristischen Komplexes, den sie mit der Scheitelplatte und der Nerven-Muskelverbindung darstellen, eine Homologie wahrscheinlich machen würde. Auch darf man wohl annehmen, daß beiden Bildungen die Bedeutung eines der Aufsuchung einer zur Festsetzung geeigneten Stelle dienenden Sinnesorgans zukommt, indem ich selbst das für die Pedicellinalarve wahrscheinlich zu machen suchte und KUPELWIESER unlängst dasselbe in überzeugender Weise für den Cyphonautes gezeigt hat, wobei er ausführt: „Die ganze Bewegung (des Wimperschopfes) erinnert jetzt frappant an die einer Ameise, die den Kopf hin und her wendet und hierbei ihre Umgebung mit den Antennen „betastet“ — und als Tastorgan haben wir somit auch das birnförmige Organ hier aufzufassen. Es scheint, daß die Larve nach einer möglichst glatten Unterlage sucht, denn sie setzt sich mit Vorliebe auf bisher von Bryozoen unbenützte, vor allem junge Posidonienblätter fest und ebenso gern auf Glas und Kollodium.“

Doch abgesehen von diesen Übereinstimmungen, stellt sich immerhin der Homologisierung beider Organe eine Schwierigkeit entgegen, nämlich ihre verschiedene Lage in bezug auf den Wimperkranz. Während bekanntlich das Oralorgan oberhalb desselben, also in das Scheitelfeld, zu liegen kommt, hat das birnförmige Organ unterhalb des Wimperkranzes, also im Gegenfelde seinen Platz. Zur Erklärung dieser Verschiedenheit müßte man annehmen, daß das Organ aus seiner ursprünglichen Lage, wie sie die Entoproktenlarve zeigt, weiter herabgerückt ist, indem bei den Ektoprokten wegen der Art ihrer Festsetzung mit einer größeren Fläche vielleicht die Auswahl einer geeigneten, glatten Stelle hierfür von viel größerer Bedeutung ist, und das Organ in seiner Lage unterhalb des Wimperkranzes (dessen Nerv — nebenbei bemerkt — in seinem Verlaufe auch eine gewisse Ähnlichkeit bei beiden Larvenformen zeigt) diesem Zwecke besser entsprechen kann.

Schließlich sei als letzter, aber, wie mir scheint, nicht unwichtigster Punkt, die prinzipielle Übereinstimmung in der Art der Festsetzung erwähnt. Diese erfolgt in der bekannten, merkwürdigen Weise nicht etwa mit dem Scheitelfelde, sondern mit der Mund-Afterseite, wobei es zu einem völligen Abschluß von Mund und After von der Außenwelt kommt. Die auffallende Ähnlichkeit dieses charakteristischen Vorganges kann, so sehr auch die Weiterentwicklung bei Ento- und Ektoprokten abweicht, nicht geleugnet werden.

Wenn wir uns nun noch einmal zusammenfassend die Punkte vergegenwärtigen, in denen wir weitgehende Übereinstimmung bei beiden Larvenformen gefunden haben, also die gleiche Ausbildung der allgemeinen Körperformen, nämlich Reduktion des Gegenfeldes, Ausbildung eines Atriums und mächtige Entwicklung des Scheitelfeldes, das Vorhandensein von Drüsenmassen zwischen Mund und After (Saugnapf), einer retraktilen Scheitelplatte mit den in sie eindringenden Muskelfasern, einer davon ausgehenden Nervenkommissur, eines vor dem Ösophagus gelegenen, besonderen Sinnesorganes, endlich die charakteristische Art der Festsetzung (von den allgemeinen Trochophoracharakteren ganz abgesehen), so wird es wohl schwer fallen, alle diese Momente nur als Konvergenzerscheinungen zu betrachten, wir werden vielmehr annehmen müssen, daß diese Übereinstimmung in wirklicher Verwandtschaft ihre Begründung findet. Einige Betrachtungen, die sich an dieses Ergebnis knüpfen, und die Schwierigkeiten, die sich einer solchen Annahme entgegenstellen, sollen im folgenden, letzten Kapitel kurz auseinandergesetzt werden.

C. Schlußbetrachtung.

Schon in den einleitenden Worten wurden die Wandlungen angedeutet, welche die Anschauungen über die morphologische Deutung des Entoproktenkörpers sowie seiner verwandtschaftlichen Beziehungen zu den Ektoprokten im Laufe der Jahrzehnte erfahren haben. Zunächst gingen ja die Meinungen dahin, daß die beiden Gruppen, die überhaupt erst von NITSCHKE (1870) schärfer unterschieden wurden, zweifellos miteinander verwandt seien und zusammen die Klasse der Bryozoön bilden, wobei man sich auf die Ähnlichkeiten im Bau der erwachsenen Tiere stützte, die man in allen ihren Teilen miteinander verglich, so auch in dem zwischen Mund und After gelegenen Ganglion, das man einem oberen

Schlundganglion gleichsetzte und als solches mit dem Gehirn der übrigen „Würmer“ homologisierte. Eine wesentlich andere Auffassung des Bryozoenkörpers wurde dann von HATSCHKE begründet, der in seiner Pedicellinaarbeit (1877) und namentlich in seinen „Studien über Entwicklungsgeschichte der Anneliden“ (1878) (12) zum ersten Male die Ansicht aussprach, daß das Ganglion der Bryozoën einem unteren Schlundganglion entspreche. Die in allen wesentlichen Punkten bestehende Übereinstimmung der Bryozoënlarve mit der von HATSCHKE damals in ihrer großen phylogenetischen Bedeutung gewürdigten Trochophora gestattete eine Orientierung derselben nach Dorsal- und Ventralseite und aus der großen Ähnlichkeit der Larve mit dem erwachsenen Tiere, wie sie von HATSCHKE namentlich für *Pedicellina* betont worden war, ergab sich auch die Orientierung des letzteren. Dabei zeigte sich, daß die kurze Mundafterlinie des Tieres auf die Ventrallinie der Larve zu beziehen sei, das dortselbst gelegene Ganglion mithin ein unteres Schlundganglion vorstelle. Dieser Auffassung schlossen sich in der Folgezeit die meisten Bryozoënforscher an, so namentlich BABROIS, HARMER, SEELIGER, EHLERS und PROUHO.

Einige Jahre später aber ging von England eine neue Lehre aus, die in ihren Resultaten wieder an die ältere Meinung anknüpfte. CALDWELL (5) nämlich nahm (1883) bei seiner Beurteilung des Bryozoenkörpers die Verhältnisse von *Phoronis* zur Grundlage einer Form, die ja in ihrer Anatomie vielfache Ähnlichkeit mit den Phylaktolaemen zeigt, worauf auch CALDWELL die Annahme verwandtschaftlicher Beziehungen zwischen Phoroniden und Bryozoën stützte. Die Metamorphose der Phoronislarve zeigt nun aber bekanntlich, daß die kurze Mundafterlinie des erwachsenen Tieres der Dorsallinie entspricht, daß sein Ganglion mithin ein oberes Schlundganglion ist, demzufolge auch das Ganglion der Bryozoën einem oberen Schlundganglion entsprechen sollte. Dabei ist zu erwähnen, daß sowohl CALDWELL als auch RAY-LANKESTER (1885) (17) und MC INTOSH (1888) (15), die sich ihm anschlossen, zu den Bryozoën auch die Entoprokten rechneten, obwohl für diese Formen die Richtigkeit der Auffassung ihres Ganglions als Unterschlundganglion nach den Ausführungen HATSCHKEs und den Befunden BARROIS' und HARMERS über die Metamorphose der *Pedicellina* als erwiesen gelten konnte. Erst HATSCHKE (13) hat dann (1891), ebenfalls auf *Phoronis* fußend, konsequenterweise die Entoprokten von den Ektoprokten völlig getrennt, und ihm folgten KORSCHOLT und HEIDER.

Nach dem Gesagten würde also die Ableitung der Ektoprokten, besonders der Gymnolaemen, von den Entoprokten wohl kaum auf Widerspruch stoßen, wenn nicht eben unter Heranziehung von Phoronis auch eine andere Auffassung möglich wäre. Die Entscheidung der Frage hängt demnach ganz davon ab, ob wir die Beziehungen der Ektoprokten zu den Entoprokten für größer und maßgebender halten als die zu den Phoroniden. Meine Untersuchung der *Pedicellinalarve*, die mir, in Übereinstimmung mit früheren Forschungen anderer Autoren, eine so weitgehende Ähnlichkeit dieser Larve mit den Ektoproktenlarven ergab, läßt mich zu ersterer Anschauung hinneigen, wobei ich allerdings vornehmlich an die Gymnolaemen unter den Ektoprokten denke und für die Phylaktolaemen — einer Anregung folgend, die ich Herrn Prof. HATSCHKE verdanke — auf die Möglichkeit hinweisen möchte, daß sie vielleicht mit den Gymnolaemen gar nicht so nahe verwandt sind, als dies gewöhnlich angenommen wird. Zur Stütze einer solchen Ansicht ließe sich wohl eine ganze Reihe von Tatsachen anführen. Zunächst die durch die Auffassung von Phoronis als Stammform für die Ektoprokten entstehende Schwierigkeit, die im Süßwasser lebenden, doch zweifellos höher organisierten und in ihrer Entwicklung durchaus abgeleitete Charaktere aufweisenden Phylaktolaemen als Ausgangsformen für die marinen, viel weniger hoch organisierten und in ihrer Entwicklung durch die Larve an ursprünglichere Verhältnisse anknüpfenden Gymnolaemen ansehen zu müssen. Ferner finden wir bei den Phylaktolaemen in dem Auftreten einer wohl ausgebildeten, in Rumpf-, Lophophor- und Epistomcoelom gegliederten Leibeshöhle, in dem Vorhandensein eines hufeisenförmigen Lophophors und eines Epistoms Charaktere, wie sie den Gymnolaemen nicht zukommen. Gerade durch sie aber und wohl auch durch den Besitz eines Metanephridiums nähern sich die Phylaktolaemen den Phoroniden, mit denen die Gymnolaemen nun erst recht wenig gemeinsam haben. Da ja die oben für die Phylaktolaemen geltend gemachten Unterschiede auch hier gelten, möchte ich nur noch auf die große Verschiedenheit der Gymnolaemen und der Phoronidenlarve hinweisen, welche letztere keine der charakteristischen Eigentümlichkeiten der ersteren aufweist, ja, was das Verhältnis von Scheitelfeld und Gegenfeld anlangt, gerade eine entgegengesetzte Ausbildung zeigt. Es ist demnach wohl möglich, daß zwar die Phylaktolaemen sich von den Phoroniden ableiten, nicht aber die Gymnolaemen, die dann eher an die Entoprokten angeschlossen werden könnten. Bei

dieser Angliederung an die niederen Würmer, die Skoleciden, als die wir ja die Entoprokten betrachten, würde allerdings der Mangel von Sackgonaden, wie sie sonst für alle Skoleciden charakteristisch sind, als ein stark abweichendes Verhalten erscheinen. Immerhin läßt die von allem Anfang an betonte Ähnlichkeit im Aufbau des Körpers sowie namentlich die große Übereinstimmung der Larven und der Art ihrer Festsetzung die Annahme einer näheren Verwandtschaft zwischen Entoprokten und Gymnolaemen wohl als gerechtfertigt erscheinen, wie sie ja auch von den meisten Bryozoöenforschern angenommen wird.

Zum Schlusse sei noch darauf hingewiesen, daß ja zweifellos eine ganze Reihe von Ähnlichkeiten es ist, die die Phoroniden, die Ektoprokten und die Entoprokten miteinander verbindet, und daß bei der Ableitung der gesamten Ektoprokten von der einen oder der anderen Gruppe immer einzelne Charaktere als Konvergenzerscheinungen aufgefaßt werden müssen. Am wenigsten Schwierigkeiten dürfte eben die oben angedeutete Anschauung bringen, die die Phylaktolaemen von den Phoroniden ableitet und ihr Ganglion demzufolge einem oberen Schlundganglion gleichsetzt, die Gymnolaemen dagegen als Abkömmlinge der Entoprokten betrachtet und ihr Ganglion demnach als Unterschlundganglion auffaßt.

Ich möchte diese Arbeit nicht schließen, ohne meinem verehrten Lehrer, Herrn Prof. BERTHOLD HATSCHKE, für eine Fülle von Anregungen, morphologische Fragen betreffend, und das große Interesse, das er meinen Untersuchungen entgegenbrachte, meinen wärmsten Dank auszusprechen. Desgleichen den Herren Prof. Dr. K. C. SCHNEIDER und Dozenten Dr. JOSEPH für mancherlei Unterstützung und Ratschlag. Zu besonderem Danke bin ich auch dem Leiter der zoologischen Station in Triest, Herrn Prof. Dr. C. J. CORI, verpflichtet, der mir bei der Beschaffung des Untersuchungsobjektes zur Seite stand und mich in größtem Entgegenkommen, selbst unter den ungünstigsten äußeren Bedingungen mit Material versorgte.

Literaturverzeichnis.

1. BARROIS, Recherches sur l'embryologie des Bryozoaires. Lille 1877.
2. — Métamorphose de la *Pedicellina*. Compt. Rend. Acad. Paris T. 92. 1881.
3. — Mémoire sur la Métamorphose de quelques Bryozoaires. Ann. Sc. Nat. 7. Serie. T. I, 1886.
4. BENEDEX, Histoire naturelle du genre *Pedicellina*. Mém. de l'Acad. de Bruxelles. Vol. XIX. 1845.
5. CALDWELL, Preliminary note on the Structure, Development and Affinities of *Phoronis*. Proc. Roy. Soc. London, XXXIV. 1882/83.
6. CORI, Untersuchungen über die Anatomie und Histologie der Gattung *Phoronis*. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 51. 1891.
7. EHLERS, Zur Kenntnis der *Pedicellineen*. Abhandlgn. d. kgl. Ges. d. Wiss. Göttingen. Bd. 36. 1890.
8. HARMER, On the Structure and Development of *Loxosoma*. Quart. Journ. Micr. Sc. (2) Vol. 5. 1885.
9. — Sur l'Embryogénie des Bryozoaires ectoproctes. Arch. Zool. expér. (2. Serie.) Vol. 5. 1887.
10. — On the Life-history of *Pedicellina*. Quart. Journ. Micr. Sc. (2) Vol. 27. 1887.
11. HATSCHKE, Embryonalentwicklung und Knospung der *Pedicellina echinata*. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 29. 1877.
12. — Studien über Entwicklungsgeschichte der Anneliden. Arb. aus dem zoolog. Inst. der Univ. Wien, Tom. I. 1878.
13. — Lehrbuch der Zoologie. Jena 1891.
14. HINCKS, Contribution to the history of Polyzoa. Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. 13. 1873.
15. Mc INTOSH, Report on *Phoronis Buskii*. Challenger-Rep., Bd. 27. 1888.
16. KORSCHULT-HEIDER, Lehrbuch d. vergl. Entwicklungsgesch. d. wirbellosen Tiere. III. Jena 1893.
17. RAY LANKESTER, Artikel Polyzoa in *Encycl. britannica*, Bd. 19. 1885.
18. LEBEDINSKY, Die Embryonalentwicklung der *Pedicellina echinata*. Biolog. Zentralbl., Bd. 25, Nr. 16. 1905.
19. NITSCHKE, Über die Anatomie von *Pedicellina echinata*. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 20. 1870.
20. PROUHO, Contributions à l'histoire des Bryozoaires. Arch. Zool. expér. Bd. 10. 1893.
21. SEELIGER, Die ungeschlechtliche Vermehrung der entoprokten Bryozoen. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 49. 1889.
22. — Bemerkungen zur Knospententwicklung der Bryozoen. *Ibid.* Bd. 50. 1890.
23. — Über die Larven und Verwandtschaftsbeziehungen der Bryozoen. *Ibid.* Bd. 84. 1906.
24. SCHNEIDER K. C., Lehrbuch der vergleichenden Histologie der Tiere. Jena 1902.
25. ULJANIN, Zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte der *Pedicellina*. Bull. Soc. Imp. des Natural. Moscou 1870.

Erklärung der Abbildungen.

Die Zeichnungen, welche ganze Larven darstellen, wurden mit Leitz Oc. 3, Obj. 7, die der Details (ausgenommen Fig. 18) mit Leitz Oc. 3, Hom. Öl-Imm. $\frac{1}{12}$ unter Benützung des Zeichenapparates hergestellt.

Buchstabenerläuterung.

<i>A C</i> , Analkonns ;	<i>Oe</i> , Ösophagus
<i>A F</i> , Atrialfalte ;	<i>Oe D</i> , ösophageale Atrialdrüsen ;
<i>A R</i> , Atrialrinne ;	<i>O O</i> , Oralorgan ;
<i>B D</i> , basale Atrialdrüsen ;	<i>P S</i> , Punktsubstanz ;
<i>C R</i> , Konusrinne ;	<i>R A</i> , Reusenapparat ;
<i>D D</i> , Dünndarm ;	<i>R D</i> , rektale Atrialdrüsen ;
<i>E K</i> , Ektodermkanal ;	<i>S C</i> , Schlundkommissur ;
<i>Ep</i> , Epistom ;	<i>S P</i> , Scheitelplatte ;
<i>Ep D</i> , Epistomdrüsen ;	<i>T</i> , Tentakelchen ;
<i>Ep R</i> , Epistomrinne ;	<i>U G</i> , unteres Schlundganglion ;
<i>G</i> , Ganglienmasse des Oralorgans ;	<i>W K</i> , Wimperkranz ;
<i>H D</i> , Hinterdarm ;	<i>W K N</i> , Wimperkranznerv ;
<i>M D</i> , Magendarm ;	<i>W K Z</i> , Wimperkranzzelle ;
<i>Mf</i> , Muskelfaser ;	<i>W S</i> , Wimperschopf ;
<i>N</i> , Nerv zwischen Scheitelplatte und Oralorgan ;	<i>W Z</i> , Wimperzellen.

Fig. 1. Schiefer Schnitt, der den Zusammenhang des Ösophagus mit der Atrialrinne sowie der Atrialfalte mit der Konus- und Epistomrinne zeigt.

Fig. 2. Schiefer Sagittalschnitt.

Fig. 3. Desgleichen.

Fig. 4. Längsschnitt durch die Scheitelplatte.

Fig. 5. Nerv zwischen Scheitelplatte und Oralorgan.

Fig. 6. *a* Querschnitt durch die Anlage des Oralorgans ; *b* Querschnitt durch die doppelte Anlage des Ektodermkanals.

Fig. 7. Querschnitt durch den Ektodermkanal.

Fig. 8. Längsschnitt durch das Oralorgan. *Oe W* dem Ösophagus zugewendete, längere Wand des Ektodermkanals.

Fig. 9. Längsschnitt durch das Oralorgan.

Fig. 10. Seitlicher, schiefer Längsschnitt durch das Oralorgan ; der Ektodermkanal ist nicht mehr getroffen.

Fig. 11. Querschnitt durch das Oralorgan.

Fig. 12. Desgleichen mit Schlundkommissur.

Fig. 13. Desgleichen mit eintretendem Schlundnerv.

Fig. 14. Querschnitt durch das untere Schlundganglion.

Fig. 15. Wimperkranznerv.

Fig. 16. Schnitt durch die Larve ungefähr in der Richtung *ab* der Figur 17.

Fig. 17. Schiefer Sagittalschnitt durch die Larve.

Fig. 18. Längsschnitt durch das Epistom (seitlich).

Über Sinnesorgane des Genus *Cardium*.

Von

Franz Leo Weber,

staatl. gepr. Forstwirt, Kapitular des Stiftes Schlägl.

(Mit 2 Tafeln.)

Historisches.

Noch ROGET (3) sagt: „Nie hat man bei den kopflosen und zweischaligen Weichtieren ein Organ gesehen, welches zu dem Gesichtssinne die entfernteste Beziehung hätte.“ Zwar fand man bei *Pecten* und *Spondylus* glänzende Gebilde zwischen den Tentakeln, aber man konnte ihren physiologischen Wert nicht deuten.

Dem Arzte POLI (1) gebührt das Verdienst, diese Gebilde richtig als Augen gedeutet zu haben. Im Anschluß an die Fabel, die dem Argus, dem Sohne des Aristor, als Wächter der Juno 100 Augen zuschrieb, nannte er *Pecten* „Argus“.

GARNER (4) erwähnt die Augen von *Pecten*, *Spondylus* und *Ostrea*.

GRUBE (5) bestätigt die Augennatur der betreffenden Organe. Ihre Nerven entspringen nach ihm sämtlich aus einem dem Mantelrande parallelen Pallialnerv. Nur bei *Ostrea* und *Lima* kann man diese nicht finden. Zugleich bemerkte er, daß Augen nur bei jenen Muscheln vorkommen können, welche eine freie Bewegung haben. Für festsitzende Muscheln hätten sie überhaupt keinen Wert.

Auch KROHN (6) sah diese Gebilde, konnte aber nicht zur sicheren Überzeugung kommen, daß es Augen seien. Da nun einmal auf die Funktion dieser Gebilde als Augen hingewiesen worden war, verfiel man in die Sucht, bei jeder Muschel Augen nachzuweisen. Jeder noch so unbedeutende Pigmentfleck wurde als niedrig organisiertes Auge gedeutet.

So stellte WILL (7) Untersuchungen bei den Konchiferen an und fand ihre Augen „hochentwickelt“. Er stellte das Vorkommen derselben bei *Pecten*, *Spondylus*, *Ostrea*, *Pinna*, *Arca*, *Pectunculus*, *Mytilus*, *Cardium*, *Tellina*, *Mactra*, *Venus*, *Solen* und *Pholas* fest.

SIEBOLD (8) erwähnt nur vorübergehend der Augen von *Cardium*, von denen er ganz richtig bemerkt, daß sie auf kontraktile Stielen stehen und an den Rändern der beiden Siphonen sich zwischen den beiden Schalen hervorstrecken.

GEORG JOHNSTON (9) bezweifelt den Charakter dieser Gebilde als Augen, indem er überhaupt den Muscheln den Besitz von Augen abspricht. „Jedoch hat man neuerlich mehrere Ausnahmen, man muß gestehen, von etwas zweifelhaftem Charakter nachgewiesen.“ Er referiert kurz über den damaligen Stand der Augenfrage der Bivalven.

FLEMMING (10 und 11) sagt, indem er von den Sinnesorganen spricht: „Ein sehr schönes Objekt, um das Durchdringen der Härchen durch den Kutikularsaum zu konstatieren, bieten die flimmerlosen Siphopapillen der Herzmuschel. Man kann an diesen, wenn sie frisch abgeschnitten betrachtet werden, jedes einzelne der Härchen durch die äußerst klare breite Kutikula und noch zwischen die Epithelzelle hinein verfolgen.“ In einem Briefe an RAWITZ aber sagt er, daß dies nicht vom Haarsinnesorgane gelte.

MEYER und MÖBIUS (12) erwähnen zuerst des Haarsinnesorganes. Die Abbildung betrifft *C. edule* (*varietas rusticum*). „Die tiefer stehenden Zirren haben eine konkave Endfläche, die Haare trägt;“ dasselbe weisen sie von *C. fasciatum* nach. Zugleich gedenken sie auch der „Augen nach WILL“.

Auffallend ist es, daß sowohl CARRIÈRE (18) als auch SHARP (17) das Vorhandensein von Augen bei *Cardium* leugnen. CARRIÈRE (18) behauptet in seinem ersten Werke: „bei dem hüpfenden *Cardium* sind bis jetzt keine Augen nachgewiesen,“ später dürfte er der erste gewesen sein, der die Vermutung aussprach, daß die von WILL für Augen gehaltenen Organe nichts anderes seien als Leuchtorgane. Doch steigen ihm bei der letzten Vermutung selbst Bedenken auf, weil bei Abschluß des Lichtes der eigentümliche edelsteinartige Glanz dieser Organe verschwindet.

Auch P. SHARP (17), dem RAWITZ boshafterweise vorwirft, daß er schon beim Vorhandensein weniger Pigmentflecke primitive Augen sehe, erwähnt nichts von diesen augenartigen Gebilden an den Tentakeln. Seine Untersuchungen erstrecken sich auf *Cardium muricatum*, *C. edule* und *C. magnum*. Ja, er hatte sogar die Pigmentflecke von diesen übersehen.

Nach dem Jahre 1886 kamen mehrere Forscher, die das fragliche Objekt auf Augen- und Sinnesorgane genauer untersuchten, und zwar schon mit den modernen Färbemethoden. Doch kamen sie zu ganz widersprechenden Resultaten.

Im gleichen Jahre, unabhängig voneinander, hatten PATTEN (19) und DROST (20) darüber gearbeitet.

PATTEN erklärt die Gebilde an den Siphonaltentakeln von *Cardium* als Augen. Manche dieser Zirren fand er ypsilonartig gespalten, ebenso entdeckte er an diesen beiden Ästen Pigmentflecke. In dem als Auge gedeuteten Gebilde fand er eine kugelige Masse von Zellen, die im Leben eine rötliche Substanz enthalten und durchsichtig sind, so daß man durch sie das von einer faserigen Masse (von ihm als Tapetum gedeutet) reflektierte Licht sehen kann. Den unteren Teil der kugeligen Masse faßt er als eine einfache Retina auf. Zwischen der Retina und dem oberen Teil der Kugel, die als Glaslinse gedeutet wird, schiebt sich eine zarte Schicht ein, in der stark tingierbare Kerne liegen, die er als Sehganglion deutet. Das dem Pectenauge ähnliche Tapetum hat noch seine Kerne. Auf der Seite der Tentakelspitze und der Tentakelachse ist die Linse von einer hyalinen Membran umgeben, welche von Nervenfasern durchbrochen wird, die die Retina versorgen. Sehstäbchen und zu den Retinazellen gehörige Nervenfibrillen konnte er nicht entdecken, obwohl er in die Retina stäbchenähnliche Figuren einzeichnet. Ebenso sah er das in der Tentakelgrube befindliche Haarsinnesorgan, zu dem er aber keinen Nerv und kein Ganglion fand.

J. BROCK (21) hält die fraglichen Gebilde für Leuchtorgane.

Eine ganz andere Deutung mußte das fragliche Organ sich von DROST gefallen lassen. Dieser nämlich verfolgte den Papillarnerv bis zu dem kugeligen Gebilde (Linse und Retina PATTENS) und sah zwischen den Zellen dieses Gebildes sich den Nerv aufästeln. Ferner glaubt er feine Verbindungen zwischen dem von ihm als Sehganglion gedeuteten Komplex und dem pigmentierten Tentakelepithel gefunden zu haben, wenn auch nicht an Schnitten, so doch bei Maceration, weil Zellen des Epithels an seinem „Ganglion“ hängen blieben. Daher hielt er das pigmentierte Epithel für das lichtempfindliche Organ. Die zwischen Retina und Linse sich einschiebende Membran hatte er zwar gesehen, ihr aber als nach seiner Auffassung zufälligen Bildung keinen Wert beigelegt. Auch sah er das Tapetum PATTENS und erklärt es als Derivat der FLEMMINGSchen Bindegewebszellen. Ferner kennt er auch das an den Tentakelspitzen in einer Grube befindliche Haarsinnesorgan und beschreibt daran indifferente Epithel- und dazwischen gelagerte schmale Sinneszellen mit kleinen Kernen am distalen Ende.

Letzteres Organ erwähnt auch THIELE (23). „Es möge im Anschlusse hieran die Bemerkung Platz finden, daß bei dieser Reihe

der Muscheln Sinnesorgane, welche eine Wasserbewegung wahrnehmen könnten, am Ende des Einströmungssiphon vorhanden sind. Dahin möchte ich das von DROST beschriebene Sinnesorgan von *Cardium edule* rechnen, welches aus Stützzellen und den äußerst langhaarigen Sinneszellen zusammengesetzt und in einer Einsenkung der Zirrenspitze gelegen ist.“

Ganz anders deutet RAWITZ (24) das Organ. Er unterscheidet zwischen Haarsinnesorgan und dem Auge PATTENS, dem er jede nervöse Natur abspricht, und das er als Drüsenorgan auffaßt. Das Haarsinnesorgan wird vom Papillarnerv versorgt, der mit einem unter dem Epithel befindlichen Ganglion in Verbindung steht. Die Verbindung des Ganglion mit dem Papillarnerv konnte er nur aus Schnitten rekonstruieren. Zu dem kugeligen Gebilde (Linse und Retina PATTENS) konnte er keinen Nerven finden. Durch verschiedene Färbemethoden und ihre Reaktionen will er beweisen, daß der rundliche Komplex in der Tentakelspitze eine Drüse sei. Er unterscheidet zwei Teile der kugeligen Drüse: Der distale Teil ist nach ihm der sich stets regenerierende mit zartem granulierten Plasma; die Retina PATTENS sei nichts anderes als die bereits in Zerfall befindlichen Drüsenzellen. Zwischen beiden Teilen fand er ein Septum mit stark tingierbaren Kernen, deren Zweck er nicht erklärt. Das Tapetum PATTENS kann er nicht als solches anerkennen, sondern er erklärt es als Sekret der Drüse, das er direkt zu Giftmassen stempelt, welche fremde Tiere vom Eindringen in die Siphonen abhalten sollen. Bei starker Vergrößerung will er dies unzweifelhaft erkannt haben. Ausführungsgänge dieser Drüsen fand er nicht, vermutet sie aber innerhalb der Pigmentzone. Wie er zu dieser etwas gewagten Deutung kam, erklärt sich aus seinen Worten: „Es ist nicht denkbar, — daß ein wirklich funktionierendes Auge bei den Individuen derselben Art unter normalen Bedingungen auch nur einigermaßen beträchtliche Differenzen in seinem Baue darbieten kann; die Elemente eines Auges müssen nicht bloß bei allen Individuen die gleichen sein, sie müssen auch unbedingt und unter allen Umständen in stets derselben Gruppierung und stets in der bis ins feinste Detail hinein übereinstimmenden Ausbildung vorhanden sein.“ RAWITZ erwähnt auch *Cardium tuberculatum* und sagt vom Pigmente an den Tentakeln: „Nirgends aber hat eine besondere, stets wiederkehrende Gruppierung desselben Platz gegriffen.“ Ein Sinnesorgan fand er also daran nicht, ebensowenig wie an *C. oblongum*, an der er hohe zylindrische Drüsen mit Ausführungsgängen entdeckte.

1896 und 1897 erschienen zwei Arbeiten von NAGEL über den „Lichtsinn der niederen Tiere“ und „Rätselhafte Organe an den Siphopapillen von *Cardium oblongum*“ (26 und 27). Er fand an den Siphonen von *C. oblongum* eigentümliche stumpfe Zapfen ohne jegliche Sinneszellen. Ihre Deutung konnte er nicht finden. Augen aber stellte er bei *C. edule* vollständig in Abrede.

HESSE (28) behandelt in seinem Opus von Muscheln *Arca Noae*, *Lima* und *Pecten* und erwähnt nur vorübergehend *Cardium edule* und *C. muticum*, „die noch einer genauen Untersuchung bedürftig seien“.

JOHNSTON (29) schließt sich fast ganz der Anschauung von DROST an. Auch er sieht das kugelige Gebilde im Tentakel für ein Ganglion an, das von einer faserigen Masse umgeben ist. An einer Seite sei diese offen und von da gehen Nervenfasern aus zu den pigmentierten Stellen und diese seien lichtempfindlich. Die Haarsinnesorgane wären den anderen Sinneszellen an den Cardien gleich und setzen sich direkt in das Ganglion fort. Ein selbständiges Ganglion für das Haarsinnesorgan ist ihm unbekannt. Erwähnenswert ist, daß er bei der ganzen Untersuchung zu keinem sicheren Ergebnis kommt, wie er sich selbst ausdrückt „wegen der Schwierigkeit derselben“. Er erwähnt en passant *Cardium muticum*, an der KISCHINOWE zuerst ein hochentwickeltes Sehorgan fand.

Zuletzt schrieb über die Sinnesorgane bei *Cardium* E. ZUGMAYER (31). Er hatte zur Untersuchung *Cardium edule*, *tuberculatum*, *rusticum*, *paucicostatum* und *oblongum*. Zur Nachprüfung lag ihm auch vor *Cardium muticum*. Um sein Ergebnis kurz zusammenzufassen, so bestand dieses darin, daß er bei *C. rusticum* und *C. tuberculatum* an den Tentakeln überhaupt keine Sinnesorgane wahrnahm. Bei *Cardium edule* hingegen konnte er den PATTENschen Befund von neuem konstatieren und das von DROST und MEYER-MÖBIUS nachgewiesene Haarsinnesorgan finden. Weitere Entdeckungen können ihm bei dieser Art nicht zugeschrieben werden; dafür gelang es ihm bei *Cardium paucicostatum* und *oblongum* ein Haarsinnesorgan, ähnlich dem bei *C. edule*, nachzuweisen. Seine Arbeiten über *C. muticum* will ich bei der Besprechung dieser Art bringen.

Fassen wir den Stand der Forschung nochmals zusammen, so ist das Ergebnis folgendes: *Cardium edule*. Diese Art hat an den Siphonen zweierlei Sinnesorgane: 1. ein Auge, aus Pigment, Linse, Nerv, Retina und Argentea bestehend. eine Verbindung zwischen Nerv und Retinazellen ist unbekannt. ebenso perzipierende Elemente.

2. Das Haarsinnesorgan. Dasselbe besteht aus einem Wimperorgan und darunterliegenden Ganglion; ein Zusammenhang dieser beiden Elemente ist gleichfalls unbekannt. Bei *C. tuberculatum* und *C. rusticum* sind keine Sinnesorgane aufgefunden.

Bei *C. oblongum* und *C. paucicostatum* ist ein Haarsinnesorgan, außerdem sind bei *C. oblongum* noch die von NAGEL gefundenen rätselhaften Organe vorhanden, die aber ZUGMAYER mit seinem Seitenorgan identifiziert. *C. aculeatum* wurde noch nicht genauer auf Sinnesorgane untersucht, ebensowenig *echinatum*.

Cardium edule L. C. rusticum L.

Wieso kam es, daß ganz bedeutende Forscher bei der Untersuchung dieses Objektes zu so verschiedenen Resultaten gelangen konnten? Zwei Momente treten bei der Untersuchung besonders von *Cardium edule* hindernd entgegen:

1. Die Schwierigkeit der Konservierung, über die sich jeder beschwert, der darüber gearbeitet, und 2. die Verschiedenheit der Bilder, die sich dem Untersucher darbieten und ganz danach angetan sind, ihn in Verwirrung zu bringen. Betrachtet man das schematische Bild in der Arbeit von ZUGMAYER, so wird man dies bei der anscheinenden Klarheit des Dargestellten nicht zugeben wollen, wenn man hingegen die Zeichnungen von PATTEN, DROST, RAWITZ damit vergleicht, nur mit Mühe erkennen, daß das gleiche Objekt behandelt wird. Bei den verschiedenen Konservierungsmethoden werden die einzelnen Organe verschieden konserviert, so daß man das einmal die Linse, das anderemal die Retina deutlicher sieht. Auch die Sinneshaare leiden unter dem Einflusse der Konservierungsflüssigkeiten. Zudem löst sich das Epithel leicht von den Tentakeln ab, infolgedessen man bei Marktware regelmäßig darauf gefaßt sein muß, kein Epithel vorzufinden. Bei manchen Konservierungen lösen sich die Zellen der sogenannten Retina ganz oder zum Teil auf und bilden dann eine homogene Masse, in welcher noch besser erhaltene Zellen, wie ZUGMAYER sie abbildet, zu liegen scheinen. Sowohl diese Verschiedenheit in der Ausbildung bei einem und demselben Tiere als auch der leichte Zerfall des Tapetums veranlaßte die verschiedene Deutung, welche dieses Organ über sich ergehen lassen mußte. Ich könnte selbst nach meinen Schnitten jede Ansicht der oben genannten Autoren als wahrscheinlich mit einzelnen Schnitten belegen. sowohl die PATTENS und ZUGMAYERS, als auch die von RAWITZ, der die fraglichen Gebilde für Drüsen hält, und eben-

sogut die Anschauung DROSTs, der ein Sehganglion und die in demselben sich aufästelnden Nerven sah, welche faserartig das ganze „Auge“ PATTENS ohne Teilung von Retina und Linse durchziehen. Besonders leicht löst sich das Tapetum bei schlechter Konservierung auf und sieht dann wie ein Gerinnsel aus. Färbt man mit Eisenhämatoxylin-Fuchsin-Orange, so gleicht ein solches Tapetum Fetttropfen. Außerdem kontrahieren sich bei der Konservierung die Tentakeln stark, wodurch eine Formveränderung der Linse bewirkt wird. Mit Betäubung der Tiere vor der Konservierung ist nicht viel gedient: Es werden zwar die starken Kontraktionen vermieden, aber es leiden meist die Epithelien stark.

Bei Betrachtung des Mantelrandes von *Cardium edule* finden wir denselben am hinteren Ende verwachsen und nur zwei Öffnungen bleiben frei, die des Branchial- und die des Abdominal-siphos. Die Siphonen haben eine kegelstumpfhähnliche Form und erreichen bei den größten Exemplaren eine Höhe von 4–5 mm. Steckt das Tier im Sande, so ragen die beiden Siphonen bei nicht ganz geschlossener Schale aus derselben hervor. Sowohl an den Siphonen selbst als auch in unmittelbarer Nähe derselben findet man kleine, stark kontrahierbare Tentakel. Am lebenden Tiere sind sie schlank, mehr fadenförmig und haben eine Maximallänge von $1\frac{1}{2}$ mm. Am getöteten Tiere ziehen sie sich stark zusammen. Die Verteilung der Tentakel an beiden Siphonen ist nur zum Teile regelmäßig, indem die größten an der Basis gelegen sind und die beiden Siphonen in einer Achterschleife umgeben. Die Tentakel der Siphonen selbst sind bedeutend kleiner und je höher hinauf sie stehen, desto mehr nehmen sie an Größe ab. An einer großen Anzahl dieser Tentakel finden sich halbmondförmige Pigmentflecke. Wenn RAWITZ erwähnt, daß die Tentakel auch an der Basis pigmentiert sind, so ist dies nicht ganz richtig, weil dies nicht allgemein vorkommt. Einen edelsteinartigen Glanz konnte ich ebensowenig wie RAWITZ am lebenden Tiere wahrnehmen. Auch der Siphon selbst ist zwischen den Tentakeln oft mit größeren und kleineren Pigmentflecken von brauner Farbe unregelmäßig besetzt. Der Innenrand der Siphonen reflektiert das Licht, so daß er perlmutterglänzend erscheint. Zudem sind hier zahlreiche stark tingierbare Körnchen in unregelmäßigen Fluren eingelagert, die zu dieser Reflexion des Lichtes beitragen mögen. Neben den mit Pigmentflecken versehenen Tentakeln kommen an beiden Siphonen auch Zirren vor, die keine Pigmentierung zeigen. Das Verhältnis der pigmentierten und nicht pigmentierten Tentakel ist sowohl bei

verschiedenen Individuen als auch bei den beiden Siphonen eines Individuums sehr verschieden, nicht, wie ZUGMAYER erwähnt, „so ziemlich gleich“. So mag es kommen, daß ZUGMAYER für „*Rusticum Lam.*“ das doch nur eine Spielart von *Cardium edule Lam.* ist, keine Augen fand“. Hätte er in MEYER und MÖBIUS Einsicht genommen, wäre ihm die geradezu klassische Zeichnung von *Cardium edule* („*varietas rusticum*“) mit zahlreichen Augen und Haarsinnesorganen sofort aufgefallen. Auch ich hatte zuerst von der „*varietas rusticum*“ Material bekommen, an dem nur vereinzelt Augen zu finden waren, obwohl ich die ganzen Siphonen in Serien zerlegte. Später fand ich unter äußerlich ganz gleichen Tieren Exemplare, die eine große Anzahl mit Pigment versehener Tentakel hatten, daher fasse ich *edule* und *rusticum* zusammen, da sie vollständig übereinstimmen. Selbst was das Verhältnis der mit Pigment versehenen Tentakel an beiden Siphonen anbelangt, so variiert dieses bedeutend. So fand ich zum Beispiel am größten Exemplar branchial 96 Tentakel, abdominal 46 und von diesen 46 fehlte keinem einzigen der Pigmentfleck. Bei einem anderen Exemplare fand ich am Abdominal-Sipho 24 Tentakel mit nur 3 Augen und am Branchial-Sipho 36 Tentakel mit 10 Augen. ZUGMAYER gibt 93 Tentakel an, wovon 70—71 diese Pigmentflecke tragen. Aus diesen drei Beispielen kann man deutlich entnehmen, wie variabel die Zahl der mit Augen versehenen Tentakel zu den übrigen ist. Nicht einmal die Lage der Pigmentflecke an ihnen gegenüber den Siphonen ist konstant; zwar liegen die meisten auf der Siphonal-seite, doch kommt vereinzelt auch eine andere Lage vor. Während am Abdominalsipho die Augententakel keine bestimmte Lage haben, fand ich am Branchialsipho die oberste Reihe der Tentakel ohne Augen und erst die tiefer stehenden mit solchen. Aber auch zwischen diesen waren welche ohne Augen, einzeln oder in Gruppen. Unter den großen Tentakeln, die am Grunde der Siphonen gleichsam den Abschluß des Tentakelkranzes bilden, findet man sowohl solche mit, als auch solche ohne Pigment. An Größe unterscheiden sich pigmentierte und unpigmentierte Tentakel nicht. Hie und da kommen auch ypsilonförmige Tentakel vor, die dann an beiden Armen Augen tragen. Die beiden Siphonen sind abgesehen von ihrer Größe (der abdominale ist bedeutend kleiner) auch dadurch verschieden, daß der Abdominalsipho an seinem distalen Teile keine Tentakel trägt, sondern mit einer dünnen Hautfalte abschließt, die meist an der Außenseite stark pigmentiert ist; ist diese Hautfalte aufgerichtet, so kann man bei oberflächlicher Betrachtung leicht

glauben, daß die Tentakel nur an der Außenseite pigmentiert sind, was auch tatsächlich von PATTEN angegeben wurde. Erst unter dieser Hautfalte, die sich auch reusenartig in den Abdominalsiphon einsenken kann, beginnen die Tentakel. Am Branchialsiphon bildet ein Tentakelkranz den Abschluß des Siphons. Bei unseren beiden Arten bilden die beiden Siphonen zwei getrennte Erhebungen. Eine regelmäßige Anordnung der Tentakel in Reihen oder Spiralen konnte ich weder an lebenden noch an toten, zuvor betäubten Tieren finden. MEYER und MÖBIUS geben für den Branchialsiphon zwei Reihen, für den Abdominalsiphon eine Reihe an. Die äußere Reihe am Atem- und die Reihe am Kloakensiphon sollen die Augen tragen. Wie schon erwähnt, haben wir zweierlei Tentakel zu unterscheiden, solche mit und solche ohne Pigment am Kopfe. Betrachten wir von außen jene ohne Pigment, so werden wir meist eine gleichförmige konische Gestalt finden, bei wenigen nur eine zentrale Einsenkung an der Spitze, in welcher ein Haarsinnesorgan sich befindet, das sich nur durch seine zentrale Lage von demjenigen der mit Augen versehenen Tentakel unterscheidet.

Betrachten wir nun einen pigmentierten Tentakel von außen, so finden wir ihn meist stark kontrahiert und das Epithel in Falten gelegt. Nur an der pigmentierten Stelle ist es wenig gefaltet und gleichmäßig gerundet (Fig. 1 und 9). Auf dem, dem Pigmente entgegengesetzten zweiten Drittel des distalen Tentakels ist eine Vertiefung, in welcher das Haarsinnesorgan *hs* sich befindet. Das dem Pigment entgegengesetzte Ende erhebt sich kammartig über diese Grube (Fig. 1 *k*) und kann durch Muskeln über dieselbe ganz hinweg geschoben werden. In der Spitze des Tentakels unter dem Pigmentfleck finden wir ein kugeliges Gebilde, das „Auge von *Cardium*“. Es besteht aus drei Teilen, die ich mit den bisher gebrauchten Namen belege: dem Tapetum, der Retina und der Linse. Eine faserige Masse, *tapetum* genannt, umgibt als Hülle *t* die Linse und Retina. Am stärksten und dichtesten ist dieses *tapetum* am proximalen Teile, nicht, wie DROST sagt, an der Pigmentseite, und nimmt gegen oben an Dicke ab, bis es oft nur ein hyalines Häutchen über der Linse bildet. Auf der dem Pigmente entgegengesetzten Seite ist das Tapetum halbkreisförmig ausgeschnitten und geht auf dieser Seite nicht bis zum distalen Epithel, sondern gestattet hier dem starken Nerv den Durchtritt. Wie man an vielen Schnitten sehen kann, schiebt sich von der Seite des Pigmentes zwischen Linse und Retina auch ein dem Tape-

tum ähnliches Häutchen ein. Der Nerv durchläuft auf der dem Pigmente entgegengesetzten Seite den Tentakel, biegt, sobald er zum Tapetum kommt, etwas zurück und gibt nun einen zarten Nerv zwischen Retina und Linse ab. Der Hauptteil geht gegen das distale Epithel, wo er eine größere Zellmasse. Ganglion ZUGMAYERS und RAWITZ, innerviert. Dieses „Ganglion“ ist auch zum großen Teil noch vom Tapetum seitlich umhüllt. Dies ist der größere Bau des Tentakels.

Das Epithel ist nach den verschiedenen Tentakelregionen verschieden. Wir unterscheiden die Region des Stieles, die der Pigmentzone, die der sogenannten Kornea und die der Haarsinneszellen. Während sonst das Epithel sehr reich an, meist acetophilen, Drüsenzellen ist, sehen wir in den Tentakeln nur wenige auftreten, die zum Teile selbst in der Pigmentschicht liegen. Ihr Inhalt färbt sich, soferne er nicht entleert ist, mit Säurefuchsin rot. Es sind typische Becherzellen mit basal gelegenen Kern in wenig Protoplasma. In einem Tentakel fand ich drei solcher Becherzellen im Pigmente, andere anstoßend an dasselbe. Bis jetzt wurde immer dieses Vorkommen geleugnet; so sagt RAWITZ: „Becherzellen kommen überhaupt im Siphon dieser Art nirgends vor.“ Ebenso glaubt er, Hohlräume entstünden dadurch im Epithel, daß FLEMMINGSche Bindegewebszellen degenerierten und durch dasselbe durchtreten und daß sich das Epithel wieder schließe. Auf dem Bilde 9 *d g* erscheinen tatsächlich stark tingierbare Zellen, sowohl im Bindegewebe als auch im Epithel und man sieht auch öfters kernlose Hohlräume in letzterem, so zwar, daß neben den Sekretmassen der Drüsenzellen auch diese degenerierten Bindegewebszellen durch das Epithel ausgestoßen werden können. Die Kutikula ist nicht gleichmäßig tingierbar, sondern der äußere Rand färbt sich dunkler. Als besonders scharfe Linie hebt sich auch der innere Saum der Kutikula ab. Bei den gewöhnlichen Tentakel Epithelzellen verlaufen die Fibrillen des Spongoplasma untereinander parallel und senkrecht auf die Oberfläche. Die Kerne sind groß, basal gelegen, rund oder durch Kontraktion oval, mit großem Nukleolus und vielen Chromatinkörnern. Nach innen ist zwar keine Limitans vorhanden, doch ist das Epithel gegen das Bindegewebe deutlich abgeschlossen. Auch die Grenzen der einzelnen Zellen sind sehr deutlich. In den äußersten Randzellen der Pigmentzone 1 *p* sind die Pigmentkörner meist spärlich vertreten und liegen in dem distalen Teile der Zelle. Gegen die Mitte der Pigmentzone hin nimmt die Zahl der Pigmentkörner zu

und erfüllt fast das ganze Innere der Zelle. Oft sind auch die Kerne vom Pigmente gedeckt. Die Pigmentzellen sind meist etwas höher als die benachbarten. Das Pigment besteht aus braunen oder dunkelbraunen Körnern, deren Farbstoff dem Alkohol nicht lange standhält. Anstoßend an die Pigmentzone sind die Zellen der sogenannten Cornea 1c. Sie sind etwas niedriger, frei von jeder Pigmentierung.

Es folgen nun die Zellen des Haarsinnesorganes 1/h_s und 9/h_s. Bis jetzt bemerkten alle Forscher, daß dieses als Kreisfläche die Tentakelgrube bedecke. Dem ist aber nicht so, sondern geradeso wie bei den übrigen Arten, *C. muticum*, *C. paucicostatum* etc., ist es ein Kreisring, innerhalb dessen sich das Epithel linsenartig erhebt, was die Folge des Ansatzes der Muskeln an dieser Stelle und deren Kontraktion ist. Ebenso oft sieht man dieses Epithel gleichmäßig dick verlaufen (Fig. 9). Ich möchte auch auf die verschiedene Höhe der Epithelbekleidung sowie auf die Lage der Kerne kein so großes Gewicht legen, wie es sonst meist geschah, da dies alles eine Folge der verschiedenen Kontraktion ist. Kleine Zellen mit dem Kerne im distalen Ende, wie DROST sie angibt, kann man im Epithel nicht finden.

Anstoßend an das Epithel ist das Bindegewebe, das direkt unter demselben meist eine dichte, faserige, gleichmäßige Lage mit nur wenigen Kernen bildet. Im Innern des Tentakels ist das Bindegewebe locker und bildet so ein feines Netzwerk von Fasern, in deren Kreuzungspunkten die kleinen Kerne liegen. Die Zwischenräume des Bindegewebes können von einer Schwellflüssigkeit erfüllt werden. Neben den kleinen Bindegewebskernen und den Fasern findet man hie und da auch auffallend große Zellen mit relativ kleinen Kernen, die sogenannten FLEMMINGSchen Bindegewebszellen 1/f_b. Außerdem sind zahlreiche Lakunen im Bindegewebe, in denen sich kleine Zellen mit amöboid formveränderlichem Sark und dunklem Kerne, Lymphzellen, befinden.

Die Muskulatur ist glatt, die Kerne liegen in wenig Sarkoplasma in einer Höhlung der Muskelfibrillen, so daß man bei flüchtiger Betrachtung glaubt, den Hirudineenmuskeltypus vor sich zu haben. Die Muskeln treten hier in den Tentakeln nicht ins Epithel ein, sondern legen sich teils pinselartig an dasselbe an, teils verlieren sie sich spitz zulaufend im Bindegewebe. Man kann hier drei Muskelbündel unterscheiden. Anliegend an das seitliche Epithel der Tentakel ist eine Schichte von zerstreuten schwachen Muskeln zu finden, die die Aufgabe haben, einzelne Teile des Epithels zu

falten. Sie werden von einzelnen Nerven innerviert, welche vom Hauptnerv abzweigen und sich mit kleinen Endknöpfchen an der Muskulatur festsetzen. Diese verläuft im distalen Teile der Tentakel auch quer, so daß wir eine wenn auch lockere äußere Muskelhülle vor uns haben. Ein zweiter Strang von Muskeln geht zum Auge. Er setzt sich an das Tapetum fest, dringt sogar zwischen die Zellen desselben ein (Fig. 2 *am*). Kontrahiert sich dieses Muskelbündel, so wird das Auge samt der Linse zurückgezogen und die Linse nimmt ihre runde Form an, in dem an Flüssigkeit reichen, an festen Zellen aber armen Bindegewebe. Anders verhält es sich, wenn sich dieser Muskel streckt. Das Auge wird an das Epithel angedrückt, dadurch wird die Linsenmasse abgeplattet. Das ist die denkbar einfachste Art eines Akkommodationsapparates eines Auges. Die Veränderlichkeit der Linse und der Lage des Auges dürfte mit ein Grund für die verschiedene Deutung dieses Organkomplexes gewesen sein. Ein dritter Muskelkomplex umgibt röhrenartig den Nerv, und zwar in folgender Weise: Bis in die Höhe des Auges ist der Nerv von einer dichten Lage von Muskeln umgeben, die auch oft untereinander verfilzt sind. Nur von Zeit zu Zeit lassen sie feine Nervenstränge durch, die im Bindegewebe sich verlieren oder, wie oben bemerkt, die Muskulatur innervieren. In der Höhe des Auges lockern sich die Muskeln, so daß der Nerv frei zum Auge und zum Haarsinnesorgan durchtreten kann, und nur ein kleiner Teil erreicht das distale Epithel, wo er sich teils zwischen, teils neben den Zellen des Haarsinnesorgans ansetzt, nicht wie ZUGMAYER behauptet, „nur neben“. Durch Kontraktion dieser Muskeln kann die kammartige Erhöhung *lk* ganz über das Haarsinnesorgan gezogen werden, so daß dieses außer Funktion gesetzt wird.

Wie erwähnt, durchzieht ein starker Nerv den ganzen Tentakel (Fig. 1 *n*). Er entspringt nach DROST von dem aus dem Viszeralganglion abgehenden Pallialnerven und bildet in dem Siphon ein akzessorisches Ganglion, welches alle Tentakel versorgt. Der Nerv ist reich an Ganglienzellen und läßt schon bei gewöhnlicher Färbung seinen fibrillösen Charakter erkennen. In der Höhe des Auges teilt er sich und es begibt sich, wie erwähnt, der größere Teil desselben zu einem Komplex großer bläschenartiger Zellen (*9hsz*). Bei Färbung mit Eisenalaun, Hämatoxylin sind nur die Fibrillen und die Kerne dieser Zellen deutlich gefärbt. Sie umgeben in Form eines Bechers das Haarsinnesorgan, welches ich später gemeinsam mit dem der übrigen Arten bespreche, weil es nur in ganz unwesentlichen Dingen abweicht.

Wir kommen zum Auge, diesem vielumstrittenen Objekte, dessen einzelne Bestandteile wir nun betrachten. Eine faserige, besser gesagt lamellöse Hülle, schließt den Organkomplex gegen das untere Bindegewebe ab. Zwischen diesem „Tapetum PATTENS“ und der Pigmentzone des Tentakels finden sich feine Bindegewebsfasern, die von JOHNSTON und DROST für Nerven gehalten wurden. Jede Lamelle des sog. Tapetums hat ihren stark tingierbaren Kern. Bei gut erhaltenen Schnitten liegen die Lamellen sehr enge aufeinander, so daß wir eine deutliche Augenkapsel vor uns haben, die freilich nebenbei auch die Funktion eines Tapetums, wie PATTEN annimmt, haben mag. Die lamellöse Masse umgibt nicht das ganze Auge, sondern läßt auf der einen Seite dem Nerv freien Zutritt zur Retina. Die Retina besteht aus einer doppelten Zellschicht. Die eine untere, sehr hinfällig und nur auf sehr gut erhaltenen Schnitten sichtbar, hat ihre Kerne proximal und ist auf der Augenkapsel mit ihrer breiten Basis aufsitzend, während das distale Ende dieser Zellen sich etwas zwischen die distalen Zellschichten einschiebt (Fig. 2 *stz*). Man sieht auch die Basis sich lamellös ausbreiten und auf vielen Präparaten die Kerne teilweise oder ganz zerfallen. Die von ZUGMAYER erwähnte hyaline Masse, in der die Retinazellen liegen sollen, entspricht zum Teile dem Plasma dieser Zellschicht. Letztere bildet zugleich den zweiten Teil der Augenblase und übernimmt auch die Funktion von Stützzellen. Die distale Zellschicht setzt sich aus zylindrischen Zellen zusammen, an denen man unten oft eine undeutliche Faserung wahrnimmt, wie Fig. 1 *r* zeigt. Nur in wenigen Exemplaren sind diese Zellen deutlich erhalten. Nach einem solchen Schnitte ist Fig. 3 gezeichnet. Innerviert werden diese Retinazellen von einem schwachen vom Hauptaste abgehenden Nerven (Fig. 1 *an*). Ihr Zusammenhang mit dem Hauptkomplexe des Retinanerven ist auf Fig. 2 dargestellt. Die Nervenfibrille dringt in der Retinazelle bis zum Kerne vor, was man öfter deutlich sehen kann und scheint sich dort in parallele, die ganze Zelle durchziehende Fasern aufzulösen, was aber bei der Kleinheit des Objektes nicht mit absoluter Sicherheit nachzuweisen ist. Der Retinanerv selbst hat in seinem mittleren Verlaufe mehrere Ganglienzellen, die aber keine bestimmte fixierte Lage gegenüber den Retinazellen haben. Wo der Nerv an die Retinazelle herantritt, dort ist der Basalteil derselben. Wir finden an diesem Ende den großen Kern mit deutlichen Nukleolus. Das Plasma der Zelle ist parallel der Längsachse der Retinazelle gestreift, und wir sehen am distalen Ende einen Bürstenbesatz

(Fig. 3 *bb*) mit deutlichen Basalkörnern (*bk*), ähnlich an der Zellreihe bei Pecten am distalen Sinnesepithel. Dieser Besatz liegt wahrscheinlich in einer homogenen Masse, einer Abscheidung der Retinazelle, und erst bei Auflösung dieser Masse sind diese Fortsätze deutlich sichtbar. Es wäre dies der erste Anfang einer Stäbchenbildung. Die Anzahl der Retinazellen ist, wie ZUGMAYER ganz richtig angibt, bei 30. Doch ist es noch nicht bei allen zur Differenzierung des perzipierenden Organes gekommen.

Wie einem Napfe liegt der Retina die Linse auf (Fig. 1 *l*), die von ihr durch eine bindegewebige Lamelle getrennt ist. Die Linse besteht aus einer geringen Anzahl großer Zellen, die ihre Kerne ziemlich zentral haben. Ihre Form erinnert deutlich an die der FLEMMINGSchen Bindegewebszellen, woraus viele Forscher schlossen, daß die Linse aus dem Zusammentreten solcher entstanden sei. Sowohl zwischen den einzelnen Zellen als auch in ihrem Umkreise findet man zarte Bindegewebsfibrillen mit wenigen eingelagerten kleinen Zellkernen. An manchen Tentakeln, die geradeso wie die augentragenden Zirren Pigment, aber keine Augen hatten, fand ich sowohl eine engere Anordnung des Bindegewebes, als auch ein Zusammenrücken der großen Bindegewebszellen, woraus sich der sichere Schluß ziehen ließe, daß sowohl Tapetum als auch Linse mesenchymatischen Ursprunges wären.

Cardium muticum Reeve.

Anschließend an *C. edule* soll *C. muticum* behandelt werden.

Über diese Art hat zuerst KISCHINOUBE gearbeitet und seiner Güte verdanke ich auch die drei Siphonen, die mir als Substrat meiner Arbeit vorlagen. Am besten war das in Eisessigsublimat konservierte Material. Ein Siphon war in MÜLLERScher Flüssigkeit und einer in Perényi konserviert. Durch das lange Liegen in den beiden Konservierungsflüssigkeiten hatten letztere beiden Siphonen gelitten und gerade die Retinazellen waren vollständig maceriert, welchem Umstande ich eine genauere Kenntnis der Zellenverhältnisse zu verdanken hatte, ohne auf mühevoller Weise selbst macerieren zu müssen. Die Arbeit von KISCHINOUBE zeichnet sich durch Klarheit und Einfachheit der Beschreibung aus, und wenn ZUGMAYER glaubt, ihn, wie er selbst sagt, in mancher Beziehung berichtigt oder ergänzt zu haben, so ist er dabei, abgesehen von dem zweiten Nerv, der zum Haarsinnesorgane geht, im Irrtum. Was ZUGMAYER Wesentliches berichtet oder neu bringt,

ist so ziemlich alles unrichtig. KISCHINOFFE hebt nach REEVE das Klaffen der Schalen dieser Muschel hervor.

Den Siphonen nach gehört diese Art zu den größten *Cardien*, denn der größere Branchialsiphon hat einen Durchmesser von 1 *cm*. Die beiden Siphonen erheben sich getrennt und sind mit zahlreichen Tentakeln besetzt, die gegen die Spitze der Siphonen an Länge und Stärke abnehmen, bis sie am Branchialsiphon nur mehr Fransen bilden, während am Abdominalsiphon eine pigmentierte Hautfalte, die sich bei konservierten Tieren reusenartig in die Siphonalöffnung zurückstülpt, den Abschluß bildet. Im ganzen sind bei 200 Tentakeln vorhanden, von denen 100 Augen tragen. Doch variiert auch hier die Zahl der Tentakel und das Verhältnis der mit Augen bewaffneten zu den nicht mit solchen versehenen. Geradeso wie bei *C. edule* finden wir dreierlei Tentakel: solche mit durchscheinendem Pigmente, Tentakel mit zentraler Einstülpung und Haarsinnesorgan und endlich Tentakel ohne dergleichen.

Die Tentakel erreichen eine Maximallänge von beiläufig 10 *mm* und eine Dicke von 2 *mm*. Auf der Seite der Siphonalöffnungen sieht man bei vielen Pigment durchschimmern. Was die äußere Form der Tentakel betrifft, so ist diese ähnlich jener von *C. edule*: denn auch hier finden wir vom Siphon abgewandt, die Vertiefung mit dem Haarsinnesorgan (Fig. 4 *hs*) und der kammartigen Erhebung (*k*), welche ganz über das Auge gezogen werden kann und so nicht allein einen Schutz für das Haarsinnesorgan, sondern auch für das Auge bildet. Auf Bild 4 ist diese Erhebung in vollständigem Gleichgewichte. Die Größe der Augen ist sehr variabel. ZUGMAYER gibt sie mit 150—300 μ an. Bei der histologischen Untersuchung unterscheidet sich diese Art wohltuend von *C. edule*, denn hier ist alles gut ausgebildet, konsistent, man braucht nicht die Befunde aus einer großen Anzahl verschieden konservierter Schnitte zusammenzusuchen, weil bei einer Konservierungsart alle Bestandteile so ziemlich gut erhalten bleiben.

Gehen wir vom größeren Bau der mit Augen versehenen Tentakel aus, so finden wir an denselben zwei Sinnesorgane. Erstens das Haarsinnesorgan, bestehend aus den Haarsinneszellen (Fig. 4 *hsz*) und ihren Fortsätzen (*hs*) und dem sie versorgenden Nerv (*hsn*). das zweite Sinnesorgan ist das Auge, das in seinem größeren Bau mit dem von *C. edule* übereinstimmt, wenn auch alles hier im Detail weit höher differenziert ist. Wir finden zwar im Epithel keine Pigmentzone, dafür umgibt das eigentliche Auge ein Pigmentkrug (*ps*), welcher oben offen dem Lichte den Zutritt zur

Linse *l* gestattet. Diese krugartige Kapsel ist nach allen Seiten durch Bindegewebe vom Epithel getrennt. Der Nerv *n* verläuft im Tentakel etwas auf der Seite des Haarsinnesorganes und teilt sich vor der Pigmentschicht in zwei Teile, wovon einer (*hsn*) das Haarsinnesorgan innerviert, wie im Gegensatze zu KISCHINOUIE ZUGMAYER nachwies, während der zweite Ast *an* den Pigmentbecher durchbricht und das Auge mit Nerven versorgt. Die Muskulatur, die ähnlich der von *C. edule* ist, umgibt auch hier den Hauptnerv und gelangt auch hier auf der Seite des Haarsinnesorganes zum Epithel, wo sie sich, wie ZUGMAYER es bei dieser Art richtig angibt, sowohl zwischen, als auch neben dem Haarsinnesorgane an das Epithel ansetzt. Außer den bei *C. edule* angeführten Muskeln finden wir hier noch eine Lage derselben um den Pigmentbecher. Das Epithel bedeckt in nicht ganz gleichmäßiger Lage den Tentakel. Es ist hie und da von Drüsenzellen durchbrochen, von welchen ZUGMAYER zwei Arten unterscheidet: erstens solche, welche die gleiche Höhe mit dem Epithel haben, mit kleinem blassen Kern und Nukleolus, und zweitens größere, die über die gewöhnliche basale Lage herausreichen, mit größerem Kerne. Außerdem fand ich viele Drüsen (Fig. 4*id*) in das Innere der Tentakel hineinreichen. Sie sind auf keine Tentakelstelle beschränkt, sondern bald fand ich sie beim Haarsinnesorgan, bald beim Pigmentkrug fast im axialen Teile, bald fast ganz dem Nerven anliegend. Alle diese Drüsen färben sich mit Säurefuchsin intensiv rot und ihr Inhalt hat ein schwach granuliertes Aussehen. Aber auch die Höhe des Epithels wechselt. Meist ist sie auf der Seite des Haarsinnesorganes in der Höhe des Auges etwas ansehnlicher. Zudem erhebt sich das Epithel zwischen den Sinneshaaren. Über der Linse wird es flacher, die Kerne dementsprechend meist länglich (Fig. 4*c*). Sobald das Epithel die Aufgabe der Kornea verliert, nimmt es wiederum an Dicke rasch zu. Die einzelne Epithelzelle gleicht so ziemlich der von *C. edule*, nur ist die Basalmembran etwas deutlicher ausgebildet. Pigmentkörner kommen darinnen nur ganz vereinzelt vor. Anstoßend an das Epithel ist auch hier das Bindegewebe feinfaserig und erst im Innern locker; sehr zart wird es zwischen Kornea und Linse. Wenn ZUGMAYER eigens bemerkt, daß hier keine FLEMMINGSchen Bindegewebszellen vorkommen, so ist dies nicht richtig, im Gegenteil kommen sie hier sogar häufiger vor als bei *C. edule* (vide Fig. 4*fb*).

Der Nerv durchläuft den Tentakel auf der Seite des Haarsinnesorganes. Derselbe hat fibrillösen Charakter. Die Ansicht, daß im Verlaufe desselben keine Ganglienzellen vorkommen, ist unrichtig.

Es finden sich welche vor, doch viel seltener als bei *C. edule*. Verfolgen wir den Nervenast, der das Auge versorgt, so sehen wir, daß derselbe die Pigmentschichte samt der sie nach innen abschließenden Lamelle durchbricht. Schon bei diesem Durchbruche spaltet er sich in mehrere Teile (Fig. 5), die sich dann als Augennerv wieder vereinigen. Hier werden Ganglienzellen (*gz*) viel häufiger. ZUGMAYER gibt an, daß dieser Nerv die Retina becherartig umgreife, sowie der proximale Nerv bei *Pecten*. Bei *Pecten* ist die Verteilung des Nervs eine gleichmäßige über die ganze innere Augenkapsel. Hier aber verläuft der Nerv in einzelnen starken Strängen an der Außenwand der Retina hinauf (Fig. 6 *an*), oben ästelt er sich auf und bildet zwischen Retina und Linse (Fig. 4 *gs*) eine Nervenlage, in welcher zahlreiche Ganglienzellen eingelagert sind. KISCHINOUBE läßt den 2. Ast des Hauptnervs auf der Seite der Einsenkung das Pigment durchbrechen und ähnlich wie den distalen Nerven von *Pecten* sich auf die distale Wand der Retina auflegen. ZUGMAYER wies nach, daß dieser Nerv das Haarsinnesorgan versorgt und mit der Retina überhaupt nichts zu tun hat (Fig. 4 *hsu*).

Betrachten wir nun das Auge selbst, so finden wir an demselben eine Pigmentkapsel, die krugförmig Linse + Glaskörper und Retina umgibt. Die Pigmentkapsel ist nach außen hin von einer dünnen Muskelschichte (Fig. 4 und 6 *am*) umgeben, die das ganze Gebilde umschließt. Etwas stärker ist diese Muskellage auf der dem Haarsinnesorgane entgegengesetzten Seite. Die Pigmentschichte wird nach außen und innen von einer faserigen Lamelle bedeckt (Fig. 4 *al* und *il*), die im distalen Teile stärker wird, proximalwärts aber abnimmt. Besonders rasche Abnahme findet in der Außenlamelle statt, während die Innenlamelle bis zur Retina an allen Schnitten deutlich zu verfolgen ist. Diese Lamelle scheint nach den verschiedenen Befunden stark elastisch zu sein und bildet an der oberen Umschlagstelle eine Pupille, die sich bei verschiedener Kontraktion der Augenkapsel erweitern oder verengern kann, sich auf manchen Schnitten als dünne Lamelle enge an die Linse anlegt und nur wenig Licht den Durchtritt gestattet. Der Innenlamelle liegen am proximalen Teile die wenigen kleinen Kerne flach an.

Die Pigmentschichte besteht aus großen pigmentführenden Zellen, deren Kerne meist durch das dunkelbraune Pigment gedeckt sind. Die Pigmentschicht ist im oberen Teile bedeutend stärker, meist aus zwei Zellagen bestehend, während sie in der mittleren Region aus einer Reihe von Zellen besteht, die sich meist schuppenartig überdecken; im unteren Teile werden die Zellen meist länger

und sind oft zweireihig aufeinander gelagert. Beim Zerfalle nehmen die Pigmentzellen einen faserigen Charakter an. Die Pigmentkörner scheinen dann an zarten Fibrillen zu hängen. Zudem ist auf den meisten Schnitten die Pigmentschichte auf der Seite des Haarsinnesorganes fast um die Hälfte schwächer.

ZUGMAYER führt nach KISCHINOUBE ein Tapetum (Fig. 4*t*) an, das er oberhalb der Pigmentschichte zeichnet. Es schließt sich tatsächlich dies Tapetum an die Pigmentzone an, und zwar noch unterhalb der Innenlamelle (*il*). Diese Schichte war bei manchen Exemplaren gut erhalten und zeigte einen blätterigen oder faserigen Bau. Eine scharfe Trennung von der Pigmentschichte ist aber nicht möglich, da diese Faserschichte oft tief in die Pigmentschichte eingreift, oft auch wieder Pigmentzellen in der Faserschichte liegen. Dieses sogenannte Tapetum bedeckt nur das untere Drittel des Pigmentbeckers und hat im übrigen eine sehr variable Lage zum Nerv. ZUGMAYER führt an, daß der Nerv oberhalb dieses Tapetums, ihm aber direkt anliegend, verlaufe. Auf mehreren Schnitten fand ich es auch so, wenn man von der Innenlamelle absieht, welche ZUGMAYER überhaupt übersehen hat; doch auf noch zahlreicheren Schnitten verläuft der Nerv direkt der Pigmentschichte anliegend oder besser gesagt, oberhalb der sie bedeckenden Innenlamelle. Es fehlt nämlich an dieser Stelle das Tapetum. KISCHINOUBE konnte im Tapetum keine Kerne finden, ZUGMAYER wies sie zuerst nach. Sie sind sehr spärlich, ziemlich groß, zerfallen aber leicht.

Betrachten wir nun die Retinaschicht. Diese besteht aus zwei Zellagen, den eigentlichen Retinazellen (Fig. 7 *rz*) und der Choroida (*ch*) KISCHINOUBES. Beide Gebilde stellen einen doppelwandigen Becher dar, dessen Innenseiten miteinander verwachsen sind. So gehen auch die Zellen beider Lagen ineinander über. Der distale Teil dieses Bechers wird vom Augennerven innerviert. Somit entspricht der distale Teil der Retina dem basalen Teil der Zelle. Was den genaueren Bau der Retinazellen anbelangt, so finden wir gegenüber jenen von *C. edule* bereits eine deutliche Differenzierung in die eigentliche Zelle und in die perzipierenden Elemente (Fig. 7 *sst*); der basale Teil, in dem der Kern liegt, ist kurz, färbt sich nicht so intensiv und hat kein granuliertes Plasma. Der Kern hat deutlichen Nukleolus und Chromatin. Von dieser Schichte, durch eine Art Limitans (*li*) getrennt, ist der 2. Teil, den ich mit dem Stäbchen von Pecten vergleichen möchte (*sst*). KISCHINOUBE kennt noch keine weiteren Differenzierungen in den Sehzellen. Nach ZUGMAYER setzt sich jede Retinazelle als ein langes feines Stäbchen fort und ist von einer

äußerst zarten feinkörnigen dunkleren Hülle umgeben, die er als Pigment deutet. Jedes solche Stäbchen hat nach ihm einen helleren Stäbchenmantel, der auf Längsschnitten ebenso wie die Stäbchen selbst eine feine, horizontale Querstreifung zeigt. Eine Fibrille im Innern des Stäbchens konnte er an Längsschnitten nie finden, vermutet sie aber. Im Gegensatz zu KISCHINOUBE glaubt ZUGMAYER zwischen den einzelnen Retinazellen Stützzellen mit Kernen im distalen Teile gefunden zu haben. Ganz anders fand ich die Verhältnisse bei den Sehstäbchen. Eine Fibrille (Fig. 7 *nf*) durchläuft drahtartig geschlängelt die ganze Retinazelle und läßt sich am Kerne vorbei bis in die Nervenschichte verfolgen. Sie ist sehr schwierig darzustellen, weil sie fast immer im proximalen Verlaufe von einem tingierbaren Mantel umgeben ist. Diesen Mantel (Fig. 7 *im*) möchte ich für einen Lichtisoliermantel halten, der zwar nicht aus Pigment, aber aus wesentlich anderem Protoplasma besteht als die anstoßende Region. In der ganzen Retina gibt es nur eine Art von Zellen, nur Sehzellen und keine dazwischen gelagerten Stützzellen. Bei dickeren Schnitten und an den Rändern der Retina möchte man fast annehmen, daß zwei Arten Zellen vorhanden seien. Man glaubt eine Reihe Kerne zu sehen, die zu den Retinazellen, und eine, die zu Stützzellen gehört. Hebt und senkt man aber den Tubus, so sieht man sofort, daß wir nur eine Zellart vor uns haben. Noch deutlicher wird dies, wenn wir maceriertes Material untersuchen. Da hängt jede Zelle einzeln an ihrer Nervenfibrille und wir sehen nirgends eine zweite Art. Das gleiche Ergebnis erhalten wir auch bei sehr dünnen Schnitten, die 2—3 μ dick sind. Mit diesem Ergebnisse stimmen auch die Querschnitte genau überein (Fig. 8). Schwierig ist es auch, die Zellgrenzen der Retinazellen, wie wir sie in Fig. 7 sehen, darzustellen. Ich überfärbte die Schnitte stark und zog sie dann kräftig aus, so erhielt ich die Grenzen etwas dunkler als das anschließende Plasma. Gelingt es nicht, die Zellgrenzen darzustellen, so scheint es, als lägen die Fibrillen mit ihrem Mantel in einer homogenen Masse. Das Plasma der Sehstäbchen ist radiär von feinsten Fasern durchzogen (Fig. 8).

Färberisch etwas von den Sehzellen verschieden sind die Zellen der *Chorioidea* (*ch*), die hier auch die Aufgabe der Stützzellen übernehmen. Sie sind nicht faserig, wie ZUGMAYER angibt, und lagern nicht in verschiedenen Lagen übereinander. Es ist nur eine Reihe von kubischen Zellen, die ihre Fortsätze etwas zwischen die Enden der Sehstäbchen hineinsenden und sie dann und wann etwas überdecken. Ihre Kerne liegen proximal und ihr Plasma ist stark granuliert.

Nun bleibt noch der letzte Teil des Auges zu besprechen, die Linse (Fig. 4 l). ZUGMAYER macht KISCHINOUBE den Vorwurf, daß er nicht Linse und Glaskörper unterschieden hat. Doch ist ein solcher Vorwurf unberechtigt, da ja ein scharfer Gegensatz zwischen beiden Teilen nicht besteht. Man findet zwischen ihnen alle Übergänge. Wenn man wie ZUGMAYER einen seitlichen Anschnitt zeichnet, so erhält man freilich eine deutliche Trennung. Stellen wir uns ein zwischen Linse und Glaskörper durch die Innenlamelle tief eingeschnürtes Auge vor, bei dem noch der untere Teil stark gegen die Linse gepreßt ist, und legen wir einen nicht medianen Schnitt so durch, daß derselbe noch das durch die Einschnürung entstandene Diaphragma trifft, so haben wir genau die Zeichnung ZUGMAYERS vor uns. Wir sehen dann eine scharfe Trennung von Linse und Glaskörper. Wir sehen ferner die Innenlamelle die Linse von allen Seiten bedecken und sich zwischen diese und den Glaskörper einschieben. Wir sehen auch, wie sich diese Lamelle, gegen die Retina an Dicke abnehmend, fortsetzt. Freilich kannte ZUGMAYER nicht ihren weiteren Verlauf. Da diese Membran nicht zur Linse und zum Glaskörper gehört, sondern zur Pigmentschichte, so erklären sich auch die Zwischenräume zwischen der Linse und der von ZUGMAYER als „Augenkapsel“ bezeichneten Lamelle. Die Linse erfüllt in Wirklichkeit aber den distalen Teil des Pigmentkruges und ragt distal noch etwas daraus hervor. ZUGMAYER gibt an, daß die Zellen der Linse wie Kreissektoren angeordnet sind, doch lagern auch einzelne Zellen im Inneren der Linse, ohne bis an die Oberfläche zu reichen. Die obersten Lamellen sind kompakt und färben sich intensiv. Auf gut erhaltenen Schnitten liegen die Zellen direkt einander an. Ihre Kerne sind meist gegen die Außenseite hin und nur bei sich einschiebenden Mittellamellen in der Mitte gelegen. Je mehr wir in der Linse proximalwärts kommen, desto schwammiger wird das Gewebe und desto mehr Flüssigkeit ist in ihm. Zwar sind noch einige Lamellen von der Beschaffenheit des distalen Teiles zu finden, aber zwischen ihnen sind schon lockere Zellen. Eine Hülle von der Art, wie sie ZUGMAYER angibt und zeichnet, fehlt der Linse und dem Glaskörper, dafür umgibt eine Scheide aus bindegewebigen Fasern (Fig. 4 *bg*) das ganze Gebilde. Den proximalen Teil dieser Scheide, der die Linse gegen die Retina zu umgibt, kann man nur auf einzelnen Schnitten erkennen. Die Linse liegt mit ihrem proximalen Teile, der spongiös ist (Glaskörper ZUGMAYERS), direkt der Retina auf. Überhaupt grenzen alle Zellschichten enge aneinander, so daß es total unrichtig ist, wenn

ZUGMAYER zwischen Retinazellen und Chorioidea ein Septum zeichnet. Eher reißen Chorioideazellen mitten durch, bevor sie sich von den Sehzellen lösen, zwischen welche sie etwas eingreifen. Die Form des Glaskörpers, weniger die der Linse, erscheint auf verschiedenen Schnitten sehr verschieden, besonders oft sieht man die Übergangsstelle zwischen Linse und Glaskörper stark eingeschnürt. Diese Tatsache läßt sich durch die Annahme erklären, daß die Linse als kompakterer Teil dem Drucke einen größeren Widerstand entgegensetzt als der Glaskörper und daß die Innenlamelle stark elastisch sein muß.

ZUGMAYER konnte keinen Akkommodationsapparat für das Auge entdecken. Die Muskelschicht, welche den Pigmentkrug umgibt, genügt vollkommen, um bei gleichzeitigem Drucke des sich basal ansetzenden Muskelbündels und bei der Elastizität der Innenlamelle jede beliebige Formveränderung der Linse herbeizuführen.

KISCHINOUCHE beschreibt die ontogenetische Entstehung des Auges von *C. muticum*. Nach ihm schnürt sich die Linse vom Ektoderm ab. Aus dieser Anlage entstehe die Retina durch weitere Abspaltung. Die Linse selbst differenziere sich in Linse und Glaskörper, während die Retina sich in eigentliche Retina und Chorioidea teile. Erst am Schlusse differenziere die Retina ihre Sehestäbchen. Der Pigmentkrug und das Tapetum entstünden aus dem Bindegewebe.

Besonders gegen die Differenzierung des Ektoderms zu Linse und Glaskörper wendet sich ZUGMAYER und will nachweisen, daß der Glaskörper mesodermalen Ursprunges sei. Als Grund dafür führt er an, daß sich der „Glaskörper“ anders wie die Linse färbe und daß zwischen Linse und Glaskörper sich eine trennende Schicht einschlebe. Nach obigem besteht aber diese Schicht nicht. Aber auch in betreff der verschiedenen Färbbarkeit dürfte ZUGMAYER bekannt sein, daß aus einer Zellart entstandene Gebilde sich später verschieden färben können. Aus der Reaktion gegen verschiedene Färbemethoden auf die Abstammung gewisser Zellen vom Ektoderm oder Mesoderm zu schließen, dürfte unter solchen Umständen doch etwas zu gewagt sein.

Vergleichen wir das Auge von *C. muticum* mit anderen Augen von Lamellibranchiaten oder Kardien, so müssen wir gestehen, daß dieses Auge hoch entwickelt ist. Es ist nach dem Typus des Wirbeltierauges gebaut, ein inverses Blasenauge. Vom Auge von *Oncidium* (16) unterscheidet es sich dadurch, daß kein „blinder Fleck“ vorhanden ist. Es durchbricht nämlich bei *C. muticum* der Nerv nicht die Retinaschicht zentral, sondern versorgt vom oberen Rande her

diese mit Nerven. Noch größer ist die Ähnlichkeit mit dem Auge von *Pecten*, wenn wir vom distalen Nervenaste und dem von ihm versorgten Sinnesepithel absehen. Bewahrheitet sich die Beobachtung, die ich an in Platinsublimat konservierten Augen von *Pecten* gemacht zu haben glaube, so ist diese Ähnlichkeit noch größer. Auf einer Reihe von Schnitten sah ich nämlich in der „Zwischensubstanz Schneiders“ zwischen den Sehstäbchen eine regelmäßige Lage von Kernen. Dann würde Retina + Saum von *Pecten* genau der Retina + Choroidea von *Cardium* entsprechen. Das Tapetum von *Pecten* = Innenlamelle, Pigmentschichte ist bei beiden vorhanden und die Außenlamelle entspräche der Augenkapsel bei *Pecten*. Nur die Eintrittsstelle des Nerven wäre verschieden, der bei *Pecten* am distalen Rande der Augenkapsel eintritt, während er hier am proximalen Teile die Augenkapsel durchbricht. Was KISCHENOUYE Tapetum nennt, deckt sich nicht mit dem Tapetum von *Pecten*, sondern ist ein unwesentliches Derivat der Pigmentschichte.

***Cardium tuberculatum* L., *C. paucicostatum* Sow., *C. oblongum* Chemn.,
C. echinatum L., *C. aculeatum* L.**

Alle diese angeführten Arten unterscheiden sich von den drei vorhin behandelten dadurch, daß sie keine Augen haben. Dafür ist ihnen das Vorhandensein eines Haarsinnesorgans mit diesen gemeinsam. Auch stimmt der Bau der Siphonen so ziemlich überein. Der Abdominalsipho endet immer mit einer Hautfalte und es erheben sich. *C. aculeatum* ausgenommen, beide Siphonen getrennt. *C. tuberculatum* Fig. 10. Am lebenden Material fiel mir vor allem die starke Pigmentierung einzelner Tentakel auf. Betrachtet man einen Sipho, so erscheinen zwischen den längeren Zirren einige pigmentiert. Am getöteten Tiere aber findet man das Pigment meist nur auf der Siphonalseite. Die Zellen der Pigmentschichte sind 3—4 mal so hoch, als die nicht pigmentierten Zellen. Jene sind prall mit dunkelbraunen Pigmentkörnern gefüllt. Zwischengelagerte Sinneszellen konnte ich nicht finden. RAWITZ führt an, daß fast alle Papillen pigmentiert sind, daß aber das Pigment unregelmäßig verteilt ist. Auch er konnte zwischen den pigmentierten Stellen keine Sinneszellen finden, wohl aber erwähnt er, daß im nichtpigmentierten Epithel zwischen indifferenten Zellen zahlreiche Sinneszellen eingelagert sind, die er als sehr schmal, meist nur 1 μ dick angibt. Ihre Kerne sollen sehr lang, stäbchenförmig und intensiv gefärbt sein. Wenn das Tier offen im Sande steckt, sind die Ten-

takel in steter Bewegung und scheinen so die Aufgabe zu haben, einen steten Wasserstrom zu erzeugen, der die Nahrung durch den Branchialsipho befördert. Im Tentakel und im Sipho sind zahlreiche Drüsen. Bei der Untersuchung fand ich, daß mittels einer Pipette auf die Tentakeln und Siphonen gebrachte Krustazeen sofort betäubt wurden und eine Zeit am Boden des Gefäßes liegen blieben. Dies war ein-, höchstens zweimal nacheinander der Fall, dann konnten sie ganz ruhig ohne jeden Schaden auf den Tentakeln herumkriechen. Weder RAWITZ noch ZUGMAYER konnten bei dieser Art ein Haarsinnesorgan finden, sondern nur eine einstülpbare Grube an der Tentakelspitze. Auch mir ging es anfänglich nicht besser. Durch Körnchen in der Tentakelgrube aufmerksam gemacht untersuchte ich um so genauer und fand auf einer großen Anzahl von Papillen, die von den verschiedensten Siphostellen stammten, ein Haarsinnesorgan, das sich nur durch die Kürze der Sinneshaare von dem anderer Formen unterscheidet. Die Kleinheit des Organs macht es auch erklärlich, daß es bis jetzt immer übersehen wurde. Auffallend in vielen Tentakeln ist die große Anzahl von FLEMMINGSchen Bindegewebszellen, die wie eine Hülse den Nerv umgeben. Ihnen hat PATTEN Lichtempfindlichkeit zugesprochen.

C. oblongum. Fig. 11. An dieser Art sind die dunkeln Tentakeln auffallend, die nicht allein die Siphonen umgeben, sondern auch bis zum Schalenschluß reichen und auch vorne etwas weiter gehen als der Mantel verwachsen ist. Die Spitze dieser Tentakel ist licht. Im Leben sollen sie eine prachtvolle Rubinfarbe haben. An den Siphonen selbst sind die Tentakel nicht pigmentiert. An einem Tiere fand ich 40 pigmentierte und bei 100 lichte Tentakel. An ihnen fand RAWITZ zahlreiche umfangreiche azetophile Drüsen mit Ausführungsgängen. Willibald NAGEL (27) fand auch an den Siphonen eigentümliche Bildungen mit zwischen einem Randwulste sich erhebenden Kegeln ohne jegliche Sinneszellen. Diese Organe fehlen nach ihm bei *C. tuberculatum* und *C. aculeatum*. ZUGMAYER erklärte sie mit den sein Haarsinnesorgan tragenden Tentakeln identisch. Hätte ZUGMAYER nur die Zeichnungen von NAGEL genau angesehen, oder noch mehr, sich die Mühe genommen, ganze Siphonen in Serien zu zerlegen, so wäre er auf solche Organe gekommen und hätte dann gewiß nicht beide Organe für identisch erklärt. Eine große Anzahl der Tentakel trägt ein Haarsinnesorgan und ZUGMAYER gibt das Zahlenverhältnis der mit diesem Organe versehenen Tentakel zu den übrigen wie 1 : 3 an. Ich fand bei meinen Untersuchungen an drei Tieren dieses Verhältnis sehr variabel.

C. paucicostatum. Fig. 12. Viel zarter, aber dementsprechend länger sind die Tentakel dieser Art. Der Abdominalsiphorand ist pigmentiert. Auch bei dieser Art fand ZUGMAYER ein Haarsinnesorgan und gibt das Verhältnis der dies Organ tragenden Tentakel zu den übrigen mit 1:2 an. Diese umgeben unregelmäßig die Siphonen. Bei 40 Stück zeichnen sich durch größere Länge aus, während die höheren fransenartig sind. Das Haarsinnesorgan ist nicht auf die größeren Zirren beschränkt.

C. aculeatum. Fig. 13. Hier erheben sich beide Siphonen gemeinsam und erst an der Spitze trennen sie sich etwas. Die Höhe betrug bei einem größeren Exemplar 1 cm. Sowohl am gemeinsamen Teile als auch am Branchialsiphon sind einzelne spärliche Tentakel. An einem Tiere fand ich 28 große und nebenbei oben einen Kranz mittlerer und kleinerer Zirren. Sowohl das Verhältnis der großen zu den kleinen Tentakeln als auch ihre Anzahl ist variabel. An der größeren Anzahl derselben findet sich ein Haarsinnesorgan.

C. echinatum. Durch die Güte des Herrn Dr. PIETSCHMANN hatte ich auch Material von *C. echinatum* bekommen. Zwar waren die Tiere schon mehrere Jahre in Formol gelegen, ungeachtet dessen waren die Sinneshaare des Haarsinnesorgans gut erhalten. Schon WILL hatte an der Zirrenspitze dieser Art glänzende Gebilde gefunden. CARRIÈRE wies nach, daß das Rot derselben von violett gefärbten großen Zellen herrühre, die nichts weniger als Augen, sondern modifizierte FLEMMINGsche Schleimzellen seien.

Haarsinnesorgan.

Allen bisher beschriebenen Arten gemeinsam ist das Haarsinnesorgan. Sein Bau unterscheidet sich, abgesehen von der exzentrischen Lage bei *C. edule*, *C. rusticum* und *C. muticum*, sehr wenig, wie die Zeichnungen zeigen, die nach Schnitten mit größter Genauigkeit gemacht wurden. Der Nerv verläuft bei *C. tuberculatum*, *aculeatum*, *oblongum*, *echinatum* zentral, umgeben von Muskeln. ZUGMAYER gibt an, daß sich diese überkreuzen, was aber nicht richtig ist, vielmehr stellt die ZUGMAYERSche Zeichnung einen seitlichen Anschnitt dar, in welchem sich die Muskeln verflechten. Der Nerv teilt sich trichterartig und die Fasern gehen bis zu den Kernen keulenförmiger Zellen (*hsz*), die in einem Kreisringe angeordnet sind. Auf mehreren Schnitten sieht man dies deutlich. Die Klarheit der Bilder wird dadurch unterstützt, daß sich bei Eisenalaun-Häma-

toxylin das Plasma nicht färbt. Die erwähnten keulenförmigen Zellen verjüngen sich plötzlich und dringen mit ihrem distalen Teile zwischen die Epithelzellen ein. In ihrem Aussehen haben sie die größte Ähnlichkeit mit den Sinnesnervenzellen der Geruchsorgane des Frosches. Jede dieser Zellen trägt ein Sinneshaar. Wo die Sinneshaare die Kutikula durchdringen, ist dieselbe meist dünner und kraterförmig eingezogen. Die Sinneshaare dringen tief in die Zelle ein und erfüllen den sich verjüngenden distalen Hals der Zelle vollständig. Auf günstigen Schnitten kann man diese Haare bis zu den Kernen verfolgen und sehen, wie sie in der Zelle in die Nerven-fibrillen übergehen. Meist sind aber diese Haare nicht steif, sondern haben sich in Fibrillen aufgelöst, aus welchen sie zusammengesetzt sind (Fig. 14).

ZUGMAYER faßte die keulenförmigen Zellen, die mit dem Nerv in Verbindung stehen, als ein Ganglion auf, das er ein ringförmiges nennt. Oberhalb desselben nimmt er im Epithel einen doppelten Ring von Sinneszellen an, die dicker, aber nicht so hoch wie die nächstgelegenen Zellen des Epithels sein sollen. Ihre Kerne schildert er bedeutend größer und das Plasma soll sich dunkler färben. In dem Zwischenraume zwischen den beiden Sinneszellen konnte er nie Zellkerne finden und erklärt daher diese Stelle als Stützzelle, als ein Derivat der Sinneszellen. Er sagt von den Sinneszellen: „Der distale Teil der Zellen zeigt einen feingestreiften Saum, ein Zeichen, daß auch hier die Differenzierung in die einzelnen Sinneshaare bereits im Innern der Zelle beginnt. An der der Stützlamelle zugekehrten Seite enthalten die Sinneszellen ein trompetenartiges Gebilde, das wie eine Fortsetzung der Sinneshaare in das Innere der Zelle erscheint.“ Dieses Gebilde durchdringt nach ihm das Epithel und verliert sich zwischen den Zellen seines Ganglions, ohne daß er eine Verbindung mit irgend welchen Nerven finden konnte. Anders lautet seine Angabe für *C. edule*. Hier redet er von Sinneszellen, die etwas schmaler als die Zellen des allgemeinen Epithels sein sollen. Die Sinneshaare sind nach ihm bereits im distalen Teile der Zelle differenziert. Einen Zusammenhang dieser „Sinneszelle“ mit dem Ganglion konnte er nicht finden.

Fassen wir kurz das Resultat zusammen, so finden wir bei allen untersuchten Arten kein ringförmiges Ganglion, sondern epitheloide Sinnesnervenzellen, die mit ihren Sinneshaaren mit der Außenwelt in Verbindung stehen. Wie diese epitheloiden Sinneszellen in die Tiefe gesunken, läßt sich leicht vorstellen.

Physiologisches.

Fragen wir uns nun um den physiologischen Wert der jetzt beschriebenen Organe, so müssen wir zwischen Auge und dem Haarsinnesorgan unterscheiden. Wer nur das Auge von *C. edule* gesehen, der könnte es gleich RAWITZ (eventuell) für eine Drüse halten, welche Ansicht aber mit der Nichthaltbarkeit der Prämissen, auf welche sie RAWITZ aufbaut, fällt: „Die Ausbildung spezifischer Sinnesorgane steht im deutlichen Gegensatze zur Ausbildung sekretorisch tätiger Organe“, und des zweiten Satzes: „Weder sieht man einen Nerven an das Gebilde herantreten, noch ist dasselbe durch bindegewebige Scheiden besonders abgegrenzt.“ Ebenso unhaltbar ist auch die Ansicht DROSTS, der die pigmentierten Zellen für ein Sinnesepithel hält. Weder ihm noch einem anderen Forscher gelang es bis jetzt, die Verbindung zwischen seinem Ganglion und der Pigmentschichte nachzuweisen. Bloße Vermutungen genügen aber nicht. Vergleicht man das Auge von *C. edule* mit *C. muticum*, so fallen alle Bedenken wegen der vielen vorhandenen Homologien. Daß es ein nervöses Organ sei, darüber kann nach allen jetzigen Befunden nicht gezweifelt werden.

Die von CARRIÈRE zuerst aufgestellte Vermutung, es sei das Auge von Cardium ein Leuchtapparat, hatte für mich anfänglich viel Bestechendes. Es war auch die Deutung leicht gegeben, der Retina als lichterzeugende Zellen, des Tapetums als Reflektor und der Linse als Kondensator. Auch BROCK hatte eine ähnliche Meinung. Die gleiche Ansicht sprach SHARP für die Augen von Pecten aus. Er glaubt, diese seien Leuchtorgane und dienen zum Erwerb der Nahrung. Er findet es natürlich, daß Organe, welche zum Ausstrahlen von Licht dienen, ebenso gebaut sind wie die Sehorgane, welche zum Auffangen des Lichtes bestimmt sind. Dieser Ansicht kann ich mich nicht anschließen, da die Augen von Cardium kein eigenes Leuchtvermögen haben. Ein Leuchtvermögen hat für die Tiere einen großen Wert als Anlockungsmittel bei der Fortpflanzung, insofern Augen vorhanden sind, und zum Nahrungserwerbe. Daraus schließen zu wollen, daß keine solchen Leuchtorgane vorhanden, weil wir mit unseren Augen nichts sehen, geht nicht an, weil unsere Augen nur für bestimmte Strahlen eingerichtet sind, während die der niederen Tiere für ganz andere abgestimmt sein können.

Daß die Kardien kein eigenes Leuchtvermögen haben, kann man daraus schließen, daß Kardien, die lange im Dunkeln waren, auf die

photographische Platte nicht mehr wirken, wohl aber können sie eine große Menge Lichtes aufspeichern, das dann bei Dunkelheit langsam ausstrahlt. Ich machte in dieser Beziehung Versuche an lebendem Material. In einem Glasgefäße wurden auf einen Glasrost mehrere Kardien gelegt. Auf die äußere Glashülle kam bald ein gelochtes schwarzes Papier, bald wurde nur ein solches Papierkreuz darauf befestigt und über dieses eine lichtempfindliche photographische Platte gelegt. Nach vollständiger Abschließung mit lichtundurchlässiger Hülle erfolgte eine 12- bis 24stündige Exposition. Sobald die Tiere ihre Schalen geöffnet hatten, zeigte sich auf der Schichtseite der photographischen Platte eine geschwärzte Stelle dort, wo der Papieröffnung ein Siphon zunächst lag; hingegen trat diese Reaktion nicht ein, wenn die Tiere zu dicht lagen und infolgedessen ihre Schalen nicht öffnen konnten, ein Beweis zugleich, daß die Reaktion nicht durch Leuchtakterien hervorgerufen wurde. Diese Reflexion des Lichtes nach Aufhören der Lichtquelle könnte allerdings als Anlockungsmittel für die Kleintierwelt aufgefaßt werden.

Es drängt sich uns nun die scheinbar überflüssige Frage auf: Sehen die Kardien, in welchem Grade, oder sind sie bloß lichtempfindlich? Bei meinem Aufenthalte in Triest konnte ich in dieser Beziehung Versuche anstellen, die sich vollständig mit denen NAGELS decken. Ich fand, daß von einem Sehen keine Rede sein kann und daß die Kardien mit und die ohne Augen gleich reagieren. Als Versuchstiere hatte ich *C. edule* und in Wien *C. tuberculatum*. DROST irrt sich, wenn er den Muscheln jede Lichtempfindlichkeit abspricht. Ihr Vorhandensein läßt sich nicht bestreiten, wohl ist sie aber gering. Verdeckt man ein Gefäß mit schwarzem Papier, in welches einige Öffnungen geschnitten sind, und gibt ein Versuchstier vor diese, so wird es bei greller Beleuchtung bald den Ort verlassen. In einer grell beleuchteten Schale schlagen die Tiere wild herum. Nähert man *C. edule* einen Stab, gleichgültig von welcher Farbe, ohne das Wasser zu erschüttern, so erfolgt kein Einziehen der Tentakel oder Schließen der Schalen.

Ganz anders verhält es sich mit dem Schatten. Schon DROST wies auf diese Empfindlichkeit hin. NAGEL, der genauere Versuche darüber angestellt, teilt die Muscheln nach ihrer Empfindlichkeit in lichtempfindliche mit dünner Schale und schattenempfindliche mit dicker Schale. Er selbst machte Versuche mit *C. oblongum*, *C. aculeatum* und *C. tuberculatum*, also auch Arten, die keine Augen hatten. Er fand bei diesen eine ungeweine Empfindlichkeit gegen das Eintreten eines Schattens, und zwar erfolgte die Reaktion allsogleich.

während bei Lichteinfall die Latenz 3—4 Sekunden beträgt und die Reaktion oft gar nicht erfolgt. Bei der Besprechung von *C. edule* und ihres Verhältnisses zum Lichte bemerkt NAGEL, daß sich zugleich noch die zahlreichen Tentakel, welche die Siphonen umgeben und die vermeintlichen Augen früherer Autoren tragen sollten, unruhig hin und her krümmen. Daß Lichtempfindlichkeit nicht vom Vorhandensein der Augen abhängt, sieht man auch bei Landschnecken, die auch dann noch lichtempfindlich sind, wenn ihnen die Augen abgeschitten wurden. NAGEL glaubt, die große Zahl der in den Zirren verteilten Nervenorgane (FLEMMINGSche Zellen) sei licht- eventuell schattenempfindlich. Wie weit diese Empfindlichkeit gehen kann, zeigte derselbe Forscher, indem er nachwies, daß schon ein Wölkehen die Kardien zum Einziehen der Tentakel bringen könne. Schattenempfindlichkeit hat für die Tiere großen Wert, denn sie werden dadurch auf das Nahen größerer Feinde aufmerksam gemacht. Nebenbei mag auch diese den Zweck haben, ihnen die für ihr Fortkommen geeignetste Tiefe anzuzeigen.

Das Tastgefühl ist bei den Kardien sehr schwach entwickelt. Legt man kleine Krustazeen auf die Siphonen, so reagieren sie wenig, solange die Tierchen an den unteren Tentakeln herumkriechen. Kommen sie aber dem Rande des Branchialsiphos zu nahe, so schließt sich derselbe.

Wozu dient nun das Haarsinnesorgan? Daß es ein Sinnesorgan und keine bloße Bewimperung ist, geht schon daraus hervor, daß es mir gelang, die Haare direkt bis zum Kern zu verfolgen und an vielen Schnitten auch den Zusammenhang der dazugehörigen Zellen mit dem Nerv darzustellen. Zudem wäre schon die Anordnung der Sinneshaare gegenüber dem „Ganglion ZUGMAYERS“ recht auffallend. Trifft man das Haarsinnesorgan seitlich, so daß die Haare in einer Reihe stehen, so stehen auch die dazugehörigen Zellen in einer Reihe, wie Zeichnung Fig. 9 zeigt, während, wenn die Haare nur an zwei Stellen getroffen werden, dementsprechend die Sinneszellen in zwei Bündel angeordnet erscheinen. Außerdem sind diese Haare an gut erhaltenen Objekten nicht flimmerartig, sondern steif, besonders bei *C. edule*, und lösen sich erst durch den Einfluß des Fixierungsmittels in flimmerhaarähnliche Gebilde auf. Über ihre Deutung sind die Anschauungen verschieden. Die einen halten sie für Tastorgane, was sie aber nicht sind, weil sie in Gruben liegend nicht berührt werden können. Andere, wie RAWITZ, halten sie für Organe, die starke Wassererschütterungen übertragen sollten. Auch dieser Ansicht kann ich mich nicht recht anschließen, da ohnedies die Ten-

takeln so zart gebaut sind, daß jede Bewegung genügt, um sie aneinander zu schlagen und so durch das bloße Tastgefühl einen Schutz zu bewirken.

Am wahrscheinlichsten kommt mir die Deutung als chemischer Sinn vor. Schon CUVIER (2) vermutet, bei den Acephalen trügen die Tentakeln an den Öffnungen, wo das Wasser als Träger ihrer Nahrung eintritt, die Sinnesorgane für Geschmack, und SIMROTH (13) schließt aus dem leichten Zerfall der Sinneshaare der Muscheln, daß sie die Träger eines chemischen Sinnes seien. SOCHACZEWER (15) wies für Landpulmonaten ähnliche haarartige Riechorgane nach. FLEMMING hält auch die bei Mollusken vorkommenden Härchen für sensibel. „Bei den luftlebigen Landmollusken dringen die Haarspitzen der Zellen an den meisten Orten nicht über die Kutikula hervor. Bei den Wasserweichtieren, von welchen es a priori wahrscheinlich ist, daß ihnen Wahrnehmung der Bewegung des Wassers und dessen, was darin suspendiert ist, von Wert sein muß, ragen sie über dieselben hinaus, und zwar konstant und am weitesten bei den eingeschalteten Acephalen, welchen nur auf letzterem Wege „Gefühlseindrücke“ zukommen können.“ Da die Strömung bei den Muscheln vom Branchialsiphon beginnt, so muß alles Wasser diese Flimmerhaare bestreichen. Gegen die Ansicht, daß es Geruchsorgane seien, spricht keineswegs, daß auch am Abdominalsiphon derartige Organe sind, sondern im Gegenteil reichen, wie ich schon früher Gelegenheit hatte zu zeigen, am Abdominalsiphon die Tentakeln nicht bis in die Höhe des Siphons, sondern sind ziemlich stark von einer pigmentierten Hautfalte überragt. Exakte Versuche anzustellen, fällt schwer, weil die Thiere in den Aquarien leicht zugrunde gehen, selbst bei den kleinsten Verletzungen, die ihnen beigebracht werden. Für diese obige Ansicht wäre noch anzuführen, daß den siphoniaten Muscheln die abdominalen Sinnesorgane, die von THIELE als Geruchsorgane gedeutet werden, fehlen, obwohl THIELE selbst bei den Kardien die Haare nicht für Geruchsorgane hält.

Anhang.

Betrachten wir die Sinnesorgane der Kardien nebeneinander, so fällt uns die große Verschiedenheit der Organentwicklungshöhe sofort auf und wir müssen uns fragen, sind die Augen von *C. edule* älter oder die von *C. muticum* oder fehlte den ursprünglichen Kardien jedes Auge. ZUGMAYER schließt sich der Meinung an, daß die Augen von *C. edule* rückgebildet sind, und er gebraucht,

um dies erklärlich zu machen, einen nach meiner Ansicht sehr gewagten Vergleich. Er schreibt: „Wenn zum Beispiel alle Angehörigen des Genus *Felis* blind wären, das heißt überhaupt keine Augen hätten, und man dann beim Jaguar ein sehr einfaches und beim Tiger ein davon recht verschiedenes und dazu höher entwickeltes Auge entdeckte, so würde dieser Fall entschieden in den weitesten Kreisen großes Aufsehen erregen. Die Annahme wäre naheliegend, daß ursprünglich alle Katzen Augen gehabt und daß diese nur beim Tiger sich erhalten hätten, dagegen beim Jaguar sehr und bei allen übrigen ganz rückgebildet worden wären.“ Hingegen ist zu bedenken, daß sich die einzelnen Säugetiere viel näher stehen als die Mollusken und ZUGMAYER darauf vergißt, daß Rückbildungen der Augen bei Säugetieren nur dann stattfinden oder die Augen nur dann außer Funktion gesetzt werden, wenn es mit der Lebensweise der Tiere zusammenhängt. Bei den Säugetieren kann man freilich schließen, daß, wenn bei einer Art die Augen funktionslos werden, dies eine Rückbildung und sekundäre Anpassung sei. Anders verhält es sich bei den Kardien. Wir finden bei den Mollusken die verschiedensten Abstufungen im Bau der Augen. so bei Chiton Augenflecke, die später vergehen, bei *Arca Noae* (16) zwischen Pigment gelagerte Sinneszellen. bei *Patella* schon einen Hilfsapparat. So finden wir bei den tetrabranchiaten Kephelopoden ein einfaches Kammerauge, bei den Dibranchiaten ein dem Wirbeltierauge analog gebautes Gebilde, das sich aber dadurch von demselben unterscheidet, daß es kein inverses Blasenauge ist. Innerhalb eines Unterkreises des Tierreiches finden wir die verschiedensten Augenformen und es wird niemandem einfallen, alle einfacheren Augen durch Rückbildung aus höher entwickelten erklären zu wollen. Alle diese verschiedenen Augen können sich unabhängig voneinander entwickelt haben und sie sind infolge ihrer Anpassung oder durch Variation oder Mutation zu verschiedener Organisationshöhe gelangt. Manche derselben sind freilich wieder rückgebildet worden, wenn sie für die Art nicht mehr nötig waren. Hätte ZUGMAYER recht, so müßte auch das Auge der tetrabranchiaten Kephelopoden rückgebildet sein, während es doch nach Ontogenie und Phylogenie das ursprüngliche ist. Wollte man sich schon der Ansicht ZUGMAYERS anschließen, so müßte man nach anderen Gründen dafür suchen. Fragen wir uns, welche Art älter ist, angentragende oder solche ohne Augen? Mit großer Wahrscheinlichkeit können wir schließen, daß die ältere Form auch die ursprünglichere in bezug auf die Augen gewesen. Gerade

bei Kardien ist es aber sehr schwer, sicher das genaue Alter der verschiedenen versteinerten Formen anzugeben. Zu den ältesten gehört schon *C. edule*. Vielleicht ist *C. hians* ohne Augen älter. Von besonderer Wichtigkeit für diese Frage ist das Verhalten unter ungünstigen Verhältnissen. Gehen Eigenschaften verloren, so sind die Rückschläge nach der bereits durchgemachten Entwicklung hin immer häufiger und ausgiebiger als nach vorwärts zum Neuen. Die Kardien in den Salztümpeln von Pirano haben unter diesen ungünstigen Verhältnissen nicht allein an Größe verloren, sondern meist auch die Augen eingebüßt. Ein strikter Beweis aber dafür, daß der augenlose Typus der ursprüngliche ist und sich daraus die übrigen Arten mit ihren mehr oder weniger vollkommenen Augen entwickelt haben, läßt sich nicht erbringen.

Technisches.

Das zur Untersuchung dienende Material bekam ich zum Teil von Triest lebendig, zum Teil von Neapel im konservierten Zustande, ebenso *C. muticum* aus Japan. Bei *C. edule*, *C. rusticum* und *C. tuberculatum* versuchte ich die Fixierung auf die verschiedenste Weise. So gebrauchte ich Formol in diverser Konzentration, Sublimatessig, CARNOY, PERÉNYI, MÜLLERSCHES Gemisch etc. Die besten Resultate erhielt ich, wenn ich nach PERÉNYI die Objekte nicht mit Alaunlösung auswusch, sondern dazu gleich Alkohol mit steigendem Prozentsatze verwendete. Von den verschiedenen Färbemethoden konnte ich die von BIELSCHOFSKY und RAMON Y CAJAL nicht gebrauchen, da durch diese Methoden die Epithelien litten. Mit Methylenblau-Vitalfärbung gelang es mir nur, den Verlauf der Muskelbündel darzustellen. Thionin gab ganz hübsche Präparate. Für Übersichtsschnitte, die ich bis 20 μ Dicke anfertigte, gebrauchte ich entweder Van Gieson, bei welcher Färbung man ganz deutlich die Nerven verfolgen konnte, oder die Färbung mit Eisenhämatoxylin nach DELAFIELD, Säurefuchsin, Orange. Zieht man das Eisenhämatoxylin nicht bis zur bloßen Kernfärbung aus, so nimmt die Retina ein von der Linse scharf abgegrenztes Kolorit an. Die besten Resultate erzielte ich mit der HEIDENHAINschen Eisenalaun-Hämatoxylinfärbung. Die Schnitte waren für diese Methode 4 μ , manchmal nur 2 μ dick. Die Bilder wurden am besten und erhielten keinen gelben Stich, wenn ich nur 3—4 Stunden in Eisenalaun beizte und dann zwei ganze Tage Hämatoxylin einwirken ließ; es färbten sich die Fibrillen und Kerne intensiv. Weil besonders bei

C. edule die Augen ungemein klein sind, so konnte fast nur mit Immersion gearbeitet werden. Ich benützte hierzu LEITZ' homogene Immersion $\frac{1}{12}$ und Kompensationsokular 8.

Literaturverzeichnis.

1. 1795. J. H. POLI, Testacea utriusque Siciliae eorumque historia et anatomicae tabulis aeneis illustrata. Parmae. Vol. II, pag. 107.
2. 1808—1810. G. L. CUVIER, Leçons d'anatomie comparée par Dumeril et Duvernoy. Deutsche Übersetzung, 4. Bd., Leipzig.
3. 1837. BRIDGEWATER, Treatise, vol. II. ROGET, Physiologie-Übersetzung unter dem Titel „Die Natur, ihre Wunder und Geheimnisse“ von Dr. Hermann HAUFF, bei Neff in Stuttgart (ROGETS Physiologie).
4. 1838. R. GARNER, Transactions of the Linnean Society of London, besprochen im Archiv für Naturgeschichte. Herausgegeben von Dr. Aug. WIEGMANN, II. Bd., 265.
5. 1840. W. GRUBE, Über Augen bei Muscheln. MÜLLERS Archiv für Anatomie und Physiologie, S. 25—35.
6. 1840. A. KROHN, Über Augen ähnliche Organe bei Pecten und Spondylus. MÜLLERS Archiv, S. 381.
7. 1844 J. G. F. WILL, Über Augen der Bivalven und Ascidien, besprochen in FROBIEPS neue Notizen aus dem Gebiete der Natur- und Heilkunde, Bd. 29, Weimar.
8. 1848. C. T. v. SIEBOLD, Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der wirbellosen Tiere. Berlin.
9. 1853. GEORG JOHNSTON, Einleitung in die Conchyliologie. Herausgegeben von Dr. H. BRONN.
10. 1869. W. FLEMMING, Die haartragenden Sinneszellen in der Oberhaut der Mollusken. Archiv für mikr. Anatomie. Bd. 5, S. 443—444.
11. 1870. Derselbe, Untersuchungen über die Sinnesepithelien der Mollusken. Archiv für mikr. Anatomie, Bd. 6.
12. 1872. H. A. MEYER und K. MÖBIUS, Fauna der Kieler Bucht, Bd. 2.
13. 1876. H. SIMROTH, Über die Sinneswerkzeuge unserer einheimischen Weichtiere. Zeitschr. f. wissenschaftl. Zool., Bd. 26, pag. 227—349.
14. 1877. C. SEMPER, Über Sehorgane vom Typus der Wirbeltieraugen. Archiv f. mikr. Anatomie, Bd. 14.
15. 1880. D. SOCHACZEWER, Das Riechorgan der Landpulmonaten. Zeitschr. f. wissenschaftl. Zoologie, Bd. 35.
16. 1881. P. FRAISSE, Über Molluskenaugen mit embryonalem Typus. Zeitschr. f. wissenschaftl. Zoologie, Bd. 35.
17. 1884. B. SHARP, On the visual organs in Lamellibranchiata. Mitteilungen der zool. Station Neapel, Bd. 5, S. 447—470.
18. 1885. J. CARRIÈRE, Die Sehorgane der Tiere, vergleichend-anatomisch dargestellt. München-Leipzig, S. 107.
19. 1886. W. PATTEN, Eyes of Molluscs and Arthropods. Mitteilungen der zool. Station Neapel. Bd. 5, S. 542—756.

20. 1886. K. DROST, Über das Nervensystem und die Sinnesepithelien der Herzmuschel. Morphologisches Jahrbuch, Bd. 12, S. 163—201.
21. 1888. J. BROCK, Über die sogenannten Augen von Tridacna und das Vorkommen von Pseudochlorophyllkörpern im Gefäßsystem der Muscheln. Zeitschr. f. wissenschaftl. Zool., Bd. 47, S. 270—288.
22. 1889. J. CARRIÈRE, Über Molluskenaugen. Archiv f. mikrosk. Anatomie, Bd. 33
23. 1889. THIELE, Die abdominalen Sinnesorgane der Lamellibranchiaten. Zeitschr. f. wissenschaftl. Zoologie, Bd. 48, S. 47—66.
24. 1892. B. RAWITZ, Der Mantelrand der Acephalen. Jenaische Zeitschr. f. Medizin und Naturwissenschaften, Bd. 27.
25. 1894. K. KISCHINOUE, Note on the eyes of *Cardium muticum* Reeve. The Journal of the college of science Imperial University Tokyo, Bd. 6, S. 279—285.
26. 1896. W. NAGEL, Der Lichtsinn augenloser Tiere. Jena.
27. 1897. W. NAGEL, Über rätselhafte Organe an den Siphopapillen von *Cardium oblongum*. Zoolog. Anzeiger, Bd. 20, S. 406 u. f.
28. 1900. DR. R. HESSE, Untersuchungen über die Organe der Lichtempfindung bei niederen Tieren. Zeitschr. f. wissenschaftl. Zoologie, Bd. 68, S. 379—477.
29. 1900. J. JOHNSTON, On the Structure and Life-History of the Common Cockle with an Appendix on the Lancashire Cockle Fisheries. Biological Society, Liverpool, S. 230—238.
30. 1902. K. C. SCHNEIDER, Lehrbuch der vergleichenden Histologie der Tiere. Jena.
31. 1904. E. ZUGMAYER, Über Sinnesorgane an den Tentakeln des *Genus cardium*. Zeitschr. f. wissenschaftl. Zoologie. Bd. 76.

Erklärung der Abbildungen.

Die Abbildungen sind von Herrn Universitätszeichenlehrer Ad. KASPER mittels Zeichenapparat nach vorgelegten Präparaten gezeichnet.

Gemeinsame Bezeichnungen: *n* = Nerv, *e* = Epithel, *fb* FLEMINGSCHE Bindegewebszelle, *hs* = Sinneshaar, *hsz* = Haarsinneszelle, *m* = Muskel, *cu* = Cuticula, *bg* = Bindegewebe.

Fig. 1. Längsschnitt durch das Auge von *C. edule*. LEITZ Obj. VII, Ok. 4, 4 μ . *p* = Pigmentschichte, *t* = Tapetum, *r* = Retina, *an* = Augennerv, *bs* = Bindegewebschichte, *c* = Cornea, *k* = kammartige Erhöhung, die sich über das Haarsinnesorgan legt, *l* = Linse.

Fig. 2. Verbindung der Retinazellen mit dem Augennerven von *C. edule*. Imm. $\frac{1}{12}$ Ok. 4, 4 μ . *an* = Augennerv, *rz* = Retinazelle, *stz* = Stützzelle (Zelle der 2. Zellreihe, *t* = Tapetum, *am* = Akkommodationsmuskel.

Fig. 3. Sehelemente der Retina von *C. edule*. Imm. $\frac{1}{12}$ Ok. 8, 4 μ . *bk* Basalkörper, *bb* = Bürstenbesatz.

Fig. 4. Sagittalschnitt durch das Auge von *C. muticum* 20 μ , Obj. 5, Ok. 3. *c* = Cornea, *l* = Linse, *gk* = Glaskörper, *al* = Außenlamelle, *il* = Innenlamelle, *d* = Drüse, *id* = im Inneren gelegene Drüse, *am* = Akkommodationsmuskulatur, *gs* = Ganglienschichte, *ps* = Pigmentschichte, *k* = kammartige Erhöhung (legt sich über Auge und Sinnesorgan), *an* = Augennerv, *c* = Chorioidea Kischinouyes recte Lamina pigmenti, *r* = Retina, *t* = Tapetum.

- Fig. 5. Eintrittsstelle des Nerven unter die Pigmentschichte bei *C. muticum*. Imm. $\frac{1}{12}$ Ok. 4, 4 μ . *an* = Augennerv, *gz* = Ganglienzelle, *ps* = Pigmentschichte.
- Fig. 6. Innervation der Retina bei *C. muticum*, seitlicher Anschnitt der Pigmentkapsel Obj. 7, Ok. 4. *gl* = Glaskörper, *am* = Akkommodationsmuskel, *rz* = Retinazellkerne, *an* = Augennervast, *ch* = Chorioidea, *ps* = Pigmentschichte.
- Fig. 7. Retinaelemente von *C. muticum*. Imm. $\frac{1}{12}$ Ok. 8, 4 μ . *gs* = Ganglienschichte, *rz* = Retinazelle, *rk* = Retinazellkern, *im* = Isoliermantel, *zg* = Zellgrenze, *nf* = Nervenfibrille. *ch* = Chorioidea, *li* = Limitans, *sst* = Sehstäbchen.
- Fig. 8. Retinaelemente (Querschnitt) von *C. muticum* Imm. $\frac{1}{12}$ 8. *nf* = Nervenfibrille. *im* = Isoliermantel, *zg* = Zellgrenze.
- Fig. 9. Haarsinnesorgan von *C. edule* Imm. $\frac{1}{12}$, Ok. 4, 4 μ . *dy* = nach RAWITZ degenerierte FLEMMINGSche Bindegewebszellen.
- Fig. 10. Sagittalschnitt durch das Haarsinnesorgan von *C. tuberculatum*. Obj. 7, Ok. 4, 4 μ .
- Fig. 11. Sagittalschnitt durch das Haarsinnesorgan von *C. oblongum*. Imm. $\frac{1}{12}$, Ok. 4, 4 μ .
- Fig. 12. Sagittalschnitt durch das Haarsinnesorgan von *C. paucicostatum*. Imm. $\frac{1}{12}$, Ok. 4, 4 μ .
- Fig. 13. Sagittalschnitt durch das Haarsinnesorgan von *C. aculeatum*. Imm. $\frac{1}{12}$, Ok. 4, 4 μ .
- Fig. 14. Teil eines Haarsinnesorganes von *C. aculeatum*. Imm. $\frac{1}{12}$, Ok. 4. Die Sinneshaare lösen sich innerhalb des Kutikulatrichters ? auf.

Eine atlantische Tima im Golfe von Triest.

Von

Dr. **Gustav Stiasny**, Triest.

(Mit einer Tafel.)

Ordo: **Leptomedusae.**

Familie: *Eucopidae*

Subfamilie: *Irenidae.*

Tima flavilabris Eschscholtz.

Tima flavilabris Eschscholtz 1829; System der Acal. p. 103, Taf. 8, Fig. 3.

Tima flavilabris Blainville 1834; Actinologie, p. 286; Pl. 38, Fig. 1.

Tima flavilabris L. Agassiz 1862; Monogr. Acal. Contrib. IV., p. 362.

Irene flavilabris, Haeckel, 1877; Prodröm. Syst. Med. Nr. 217.

Tima flavilabris, Haeckel, 1879; Das System der Medusen, p. 204.

Spezies-Diagnose: Schirm hochgewölbt, glockenförmig, breiter als hoch, am Rande etwas nach außen, distal, vorragend. Magenstiel kegelförmig, zirka 3mal so lang als breit, über den Schirmrand hinausragend, zirka so lang als der Schirmdurchmesser, 4 Radiärkanäle in einen kurzen Magen mündend, 4 Mundlappen lanzettlich, zierlich gekräuselt, etwa $\frac{1}{3}$ des Schirmradius. Gonaden krausenförmig, in doppelter Reihe die ganze Länge der Radialkanäle, vom Schirmrande bis zum Magen einnehmend, 58 kurze Tentakel, die meisten von gleicher Länge, einige davon etwas kürzer. Cirren fehlen, Zwischen den längeren Tentakeln zirka 200 rudimentäre Tentakel (Randwarzen) in regelmäßigen Abständen zu je 3 bis 7, getrennt durch je eine kleine hügelige Vorwölbung (vielleicht den Cirren homolog). Randbläschen 8. (Otolithen darin nicht mit Sicherheit erkennbar, infolge der langen Einwirkung des Formalins.)

Farbe: Farblos, durchsichtig. Gonaden, Magen, Mundlappen, Tentakel milchweiß.

Größe: Schirmbreite zirka 58 mm. Schirmhöhe zirka 38 mm.

Fundort: Golf von Triest, 14. November 1902.*) Einziges Exemplar, konserviert in Formalin.

Auf Grund des Vorhandenseins von 8 Randbläschen müßte diese hier als „*Tima flavilabris*“ bezeichnete Meduse nach dem HAECKELschen System unter die Eutimidae eingereiht werden und eine neue Gattung gegründet werden, da unsere Meduse mit keinem von beiden der allein in Frage kommenden Genera *Eutimalphes* und *Octorchandra* übereinstimmt. Legt man jedoch — entgegen dem Vorgange HAECKELS — auf die Zahl der Randbläschen geringeres Gewicht, so ergibt sich eine nahe Zugehörigkeit zu dem Genus *Tima* der *Irenidae*, dem die Meduse durch ihre Gestalt, den weit heraushängenden Magenstiel und durch die die Radialkanäle in ganzer Länge begleitenden Gonaden enge verwandt erscheint. Unter den bekannten 4 Spezies, von denen einige höchst wahrscheinlich identisch sein dürften, wäre unsere Form noch am ehesten mit *Tima flavilabris* ESCHSCHOLTZ zu identifizieren, obwohl hier die Zahl der Tentakel auf 80 angegeben wird, doch darf man dieselbe wohl als variabel annehmen. Über Vorhandensein und Zahl von Randbläschen ist bei der von ESCHSCHOLTZ aufgestellten Spezies nichts bekannt. Da die Abbildung dieser Spezies bei ESCHSCHOLTZ ganz schematisch gehalten und ungenau in bezug auf den Schirmrand ist, die im Atlas zum „Leitfaden für das Aquarium“ der Zoologischen Station in Neapel enthaltene zwar von MERCULIANOS Meisterhand herrührt, aber an diesem Orte absichtlich nur den Charakter einer Skizze trägt, schien eine neuerliche Abbildung geboten.

Das von ESCHSCHOLTZ beobachtete Exemplar stammt aus dem Atlantischen Ozean, nordöstlich von den Azoren. Da auch die übrigen *Tima*-Spezies aus dem Atlantik stammen, so haben wir wohl auch für die besprochene Form atlantische Provenienz anzunehmen. Nach einer Mitteilung Dr. LOBIANCOS ist *Tima flavilabris* bei Neapel in den letzten Jahren häufig beobachtet worden, im Golfe von Triest nur im vorliegenden einzigen Falle. Herr Professor Dr. E. VANHÖFFEN, Berlin, besitzt, wie er mir brieflich mitteilte, eine der an den schottischen Küsten ziemlich häufig vorkommenden *Tima Bairdii* Forbes nahestehende Form, die aus dem Golfe von Neapel stammt.

*) Sieh: Mitteilungen aus der k. k. Zoologischen Station in Triest, Nr. 8. Beobachtungen über das Plankton des Triester Golfes im Jahre 1902 von Dr. Adolf STEUER. *Zoolog. Anz.*, Bd. 27, Nr. 5 vom 22. Februar 1903.

Die Randbläschen sind schon beim lebenden Tiere wenig auffallend und nur schwer zu sehen, bei konserviertem Material oft aber überhaupt nicht sichtbar. Es scheint daher, daß das Vorhandensein oder Fehlen, die größere oder geringere Zahl der Randbläschen kein sicheres Kriterium für eine Genus-Diagnose, geschweige denn hinreichend ist, um Subfamilien, wie z. B. die Eutimidae und Irenidae zu trennen. Auf dieser Basis zahlreiche Spezies im System unterzubringen, wie es HAECKEL tat, obwohl die Zahl der Randbläschen gar nicht (bei *Tima flavilabris* und Bairdii, welche Formen wahrscheinlich identisch sind) oder nicht genau bekannt ist (bei *Tima formosa* und *Teuscheri*), ist keineswegs einwandfrei.

Es ist nicht ausgeschlossen, daß eine Revision der HAECKEL'schen Ordnung der Leptomedusen, welche sich auch aus anderen Gründen als wünschenswert erweist, die Identität vieler Spezies und Genera ergeben und zur Auflassung mancher Subfamilien führen würde.

Meinen Chef, Herrn Professor Dr. C. J. CORI, danke ich für die Überlassung des interessanten Objektes zur Bearbeitung, Herrn Professor Dr. E. VANHÖFFEN, Berlin, für einige wertvolle brieflich erteilte Auskünfte.

Nachtrag. Am 27. März 1908 wurde im Triester Golf eine Meduse gefangen, die ich gleichfalls als *T. flavilabris* determiniere. Die Schirmbreite ist 68 mm, Schirmhöhe 35 mm, die Meduse ist also breiter und weniger hoch als die abgebildete und entspricht ihrer Form nach etwa der MERCULIANOSchen Skizze. Der Schirmrand ragt nicht nach außen vor. Gonaden im ganzen Verlaufe viel schwächer entwickelt, 64 Tentakel, viele davon bedeutend länger, oft doppelt so lang als bei der abgebildeten Form, jedoch dünner. Ca. 15 Randbläschen in unregelmäßiger Verteilung längs des Schirmrandes, mit 5—8 Otolithen.

Figurenerklärung.

Alle Figuren betreffen Tima flavibras Eschscholtz.

Fig. 1. Die ganze Meduse von der Seite gesehen, zirka $1\frac{1}{4}$ mal vergrößert. Der beim Originalexemplar etwas geschrumpfte Magen ist etwa den natürlichen Verhältnissen entsprechend gezeichnet.

Fig. 2. Schirmrand, zirka 8mal vergrößert (Lupe). Zwischen den 2 langen (nur teilweise gezeichneten) Tentakeln sieht man in der Mitte 2 bedeutend kürzere Tentakel von ungleicher Länge. Zwischen diesen und den 2 langen, äußeren Tentakeln 3 resp. 4 rudimentäre Tentakel, dazwischen je 1 kleine Vorwölbung.

Fig. 3. Schirmrand mit rudimentären Tentakeln und Vorwölbung dazwischen weiter rückwärts, dem Innern des Schirmrandes resp. dem Velum genähert, ein Randbläschen. REICHERT, Ok. 2, Obj. 3.

Fig. 4. Ein Randbläschen. (Die Otolithen durch Einwirkung des Formalins größtenteils zerstört.) Ok. 3, Obj. 3.

Fig. 5. Ein Stück der Gonade. Ok. 2, Obj. 3.



Über das Nervensystem von Hydra.

Von Jovan Hadži (Zagreb).

(Mit zwei Tafeln und zwei Figuren im Text.)

Einleitung.

Unsere Kenntnisse vom Nervensystem der Hydra und der Hydroidpolypen überhaupt haben sich seit dem Erscheinen der allgemein bekannten und grundlegenden Arbeit von K. C. SCHNEIDER (14) über *Hydra fusca* (1890) um nichts Wesentliches erweitert. Das hat CHUN (3) im Jahre 1902 konstatiert und das gilt ebenso noch heute. Wenn man bedenkt, daß sich SCHNEIDER bei der Untersuchung des Nervensystems von Hydra der Isolationsmethode bedient hatte, welche zwar in mancher Hinsicht, wie z. B. zur Untersuchung der Formelemente des Nervensystems und einigermaßen auch zur Ermittlung der Topographie des Nervensystems als brauchbar sich erwiesen hat; in anderer Hinsicht aber, z. B. zur Eruierung der Zusammenhänge der Nervenzellen untereinander und mit andersartigen Zellen, nicht verläßlich und daher nicht besonders geeignet ist, so ergibt sich von selbst die Notwendigkeit, das Nervensystem von Hydra nach anderen neueren, womöglich spezifischen Nervenmethoden zu untersuchen. Ein Versuch wurde zwar in dieser Richtung gemacht, aber auf eine wenig glückliche Weise. Ich meine die Arbeit von R. ZOJA (23) (1892), in welcher das Nervensystem von Hydra auf Grund von vitaler Methylenblaufärbung beschrieben worden ist. Indessen waren die Gebilde, welche ZOJA als Nervenzellen angesprochen hatte, gar nicht zelliger Natur. Es handelte sich vielmehr um ausgefällte Kristalle der Farbe selbst, die in den mit Flüssigkeit erfüllten Vakuolen der ektodermalen Muskelepithelzellen lagen, worauf ich später noch zurückkommen werde. Auch WOLFF (20), der ebenfalls an Hydra die vitale Färbung mit Methylenblau vorgenommen hatte, wie es mir scheint, gerade so

erfolglos wie ZOJA, hat die Angaben von ZOJA angezweifelt. Es bliebe noch die Arbeit von CHAPEAUX(2) zu erwähnen. CHAPEAUX, dessen Arbeit ich nirgends erwähnt finde [CHUN(3), WOLFF(20)], hat das Nervensystem von Hydra an Isolationspräparaten (nach HERTWIG) und Schnittserien studiert und ist ungefähr zu denselben Resultaten gekommen wie SCHNEIDER, hat aber die an gefärbten Schnitten gewonnenen Bilder, wie aus dem Vergleiche mit meinen Befunden hervorgeht, in einigen Punkten falsch gedeutet. Die übrigen Angaben einiger Autoren, die sich auf das Nervensystem von Hydra beziehen, werde ich bei der Beschreibung eigener Befunde kritisch erwähnen. Im allgemeinen Teil werde ich auch die vielfach angestellten Reizversuche an Hydra besprechen.

Vor K. C. SCHNEIDER haben das Nervensystem von Hydra NUSSBAUM(12) und JICKELI(8) untersucht; der letztere hat dasselbe zuerst gefunden. Die Ergebnisse der JICKELISchen Untersuchung sind sehr unvollkommen. Dagegen hat NUSSBAUM, dessen Arbeit SCHNEIDER unbekannt geblieben ist, viel mehr geleistet; die von ihm gefundenen entodermalen Sinneszellen sind später von SCHNEIDER wiedergefunden worden. Außerdem hat NUSSBAUM auch im Ektoderm Zellen gefunden, die er als Sinneszellen deutete. Einen Zusammenhang der Nervenzellen untereinander, oder der Nervenzellen mit anderen Zellen, hat NUSSBAUM nicht nachweisen können.

Die Ergebnisse der Untersuchungen von SCHNEIDER sind kurz folgende: Meistens multipolare Nervenzellen befinden sich basi-epithelial im gesamten Ektoderm und Entoderm (außer dem der Tentakel). Häufiger als sonst sind die Nervenzellen am Peristomfelde. In einigen wenigen Fällen gelang es zwischen zwei, höchstens drei Nervenzellen den Zusammenhang festzustellen. Auf Grund dieses Befundes hat man ganz allgemein auf das Vorhandensein eines plexusartigen Nervennetzes geschlossen. In einem Falle wurde eine Nesselzelle im Zusammenhange mit einer Nervenzelle gefunden und einige Male kamen Verwachsungen der Nervenzellfortsätze und Muskelepithelzellen zur Beobachtung. Sinneszellen konnten nur für das Entoderm nachgewiesen werden. Die Angaben über die Entstehung der Nervenzellen sowie der Sinneszellen lasse ich unberücksichtigt, weil die Entstehung der nervösen Elemente nicht Gegenstand dieser Arbeit ist. Sodann kann ich auf die Besprechung eigener Untersuchungen übergehen.

Vorliegende Untersuchungen wurden im II. zoologischen Institute der Universität Wien angestellt.

Spezieller Teil.

Zur Untersuchung habe ich die als zwei Arten unterschiedenen grauen und grünen Hydren (*Hydra fusca* und *Hydra viridis*), hauptsächlich aber die grauen verwendet. Für die Isolationsmethode und Schnittserienanfertigung ist die große *Hydra fusca* günstiger, für die Färbung *intra vitam* durch Methylenblaulösung aber haben sich die grünen Hydren als allein brauchbar erwiesen. Während meiner Untersuchungen habe ich folgende drei Methoden mit Erfolg angewendet: 1. Die Isolationsmethode nach HERTWIG-SCHNEIDER, u. zw. Fixation mit einem Gemisch von Osmium-Essigsäure (0.02% Osmiumsäure, 5% Essigsäure, 1 : 4), Mazeration in 1%iger Essigsäure (24 Stunden), Färbung in Pikrokarmün, Zerzupfung in Glycerin. 2. Schnittserienmethode, u. zw. Fixation mit Sublimatessig und Färbung der Schnitte mit HEIDENHAIN'schem Eisenhämatoxylin. 3. Vitale Färbung mit Methylenblaulösung. Außerdem wurden auch mit anderen spezifisch nervenfärbenden Methoden (BIELSCHOWSKY, RAMÓN Y CAJAL etc.) Versuche gemacht, aber stets ohne Erfolg. Die Ergebnisse der drei angewendeten Methoden ergänzen sich gegenseitig. Durch die Isolationsmethode werden einzelne Elemente ausgezeichnet isoliert und zur Darstellung gebracht. Eine gelungene Schnittserie mit entsprechender Färbung gibt uns Aufschluß über die Lagebeziehungen der nervösen Elemente und über die Histologie überhaupt. Die dritte Methode, die der vitalen Färbung, dient vorzüglich zur Feststellung der Zusammenhänge der nervösen Elemente. Somit werden wir ein ziemlich vollständiges Bild des Nervensystems von Hydra bekommen. Obwohl Hydra ihrer Organisation nach als einfach bezeichnet werden muß, so besitzt sie, wie wir weiter unten sehen werden, doch ein ziemlich gut ausgebildetes Nervensystem, was höchstwahrscheinlich mit ihrem Vermögen, sich frei zu bewegen, im Zusammenhang steht. Ich werde die Resultate jeder Methode für sich, der oben erwähnten Reihe nach, besprechen und zuletzt einen daraus resultierenden Überblick über das Nervensystem von Hydra geben.

1. Die Resultate der Isolationsmethode.

Diese Methode ist hauptsächlich deshalb angewendet worden, weil die meisten der vorliegenden Angaben auf Grund dieser Methode gemacht worden sind und einige davon einer Bestätigung harren. Die Isolationsmethode nach HERTWIG-SCHNEIDER hat manche Vorteile (besonders was die Untersuchung einzelner Zell-

elemente und das quantitative Vorkommen derselben in verschiedenen Körperregionen anbelangt), in anderer Hinsicht (z. B. die Frage nach der Innervation) ist sie nur mit großer Vorsicht zu brauchen. Jedenfalls ist die Isolationsmethode für sich allein nicht geeignet, ein vollständiges Bild des Nervensystems zu geben. Nach der Behandlung mit Osmiumessigsäure und Färbung mit Karmin wurden einzelne Körperteile von Hydra (Tentakel, Mundkegel, Fuß etc.) der Reihe nach zerzupft. Außerdem ist das Entoderm gesondert vom Ektoderm untersucht worden.

Im allgemeinen bin ich zu denselben Resultaten gekommen wie SCHNEIDER. Nervenzellen mit verschieden vielen (2—5) Fortsätzen befinden sich im gesamten Ektoderm von Hydra. In größter Anzahl sind sie am Mundkegel und am Fuße vorhanden (Taf. I, Fig. 9, 10, 11). Die Größe und Form der Nervenzellen ist ganz charakteristisch und daher sind sie als solche gleich zu erkennen. Die Größe derselben steht bedeutend hinter derjenigen der Muskel-epithelzellen zurück. Durch die Plasmaarmut sind sie leicht von den basiepithelial gelegenen, sog. indifferenten Zellen zu unterscheiden. Die Form der Nervenzellen richtet sich nach der Anzahl der Fortsätze. Außer Nervenzellen wurden im Ektoderm auch Zellen beobachtet, welche man wegen ihrer Form wohl als Sinneszellen deuten kann. Der Zelleib ist schmal und so lang wie das ektodermale Epithel. Der ellipsoide Kern liegt ungefähr in der Mitte der schmalen Zelle. Basal teilt sich das Plasma gewöhnlich in zwei Fortsätze. Am freien Ende hat die Zelle ein feines Härchen (Taf. I, Fig. 1, 5). (Bekanntlich haben die ektodermalen Muskel-epithelzellen an der Oberfläche keine Wimpern.) Nach dem Baue dieser Zellen zu schließen, sind sie enepithelial; wir wollen sie als Sinneszellen ansprechen. Die Sinneszellen sind in der Mundgegend gefunden worden.

Am Fuß habe ich, den Drüsenzellen anliegend, spindelförmige Zellen, ähnlich den oben beschriebenen, gesehen (Taf. I, Fig. 9, 10). Diese haben zwar keine Härchen am freien Ende, machen aber doch den Eindruck von Sinneszellen. Ähnliche Zellen hat NUSSBAUM(12) beschrieben, ohne anzugeben, in welcher Gegend er sie gefunden hat. SCHNEIDER(14) hat Sinneszellen im Ektoderm von Hydra ganz vermißt und daher angenommen, daß die Nesselzellen als Sinneszellen funktionieren.

Zusammenhänge der Nervenzellen untereinander habe ich öfters beobachtet. Was den Zusammenhang der Nervenzellfortsätze mit Muskel-epithelzellen und besonders mit Nesselzellen an-

belangt, so kann ich sagen, daß ein solcher an zerzupften Mazerationspräparaten kaum mit Sicherheit festzustellen ist. Wohl findet man ab und zu Verklebungen der Nervenzellfortsätze mit dem die Muskelfasern umhüllenden Plasma und viel seltener noch mit Nesselzellen. In sehr vielen Fällen wird die vermeintliche Verbindung der Nervenzellfortsätze mit anderen Zellen gelöst, sobald man an das Deckgläschen des Präparates klopft. In anderen Fällen aber blieben die Verbindungen trotz allen Klopfens bestehen (Taf. 1, Fig. 2, 3, 4), so daß man es als höchst wahrscheinlich bezeichnen muß, daß es sich hier um eine wirkliche Innervation handelt. In keinem Falle habe ich eine solche innige Verwachsung der Nervenzellfortsätze mit den Nesselzellen gefunden. Teils nach den Befunden und teils auf Grund der Überlegungen müssen wir das Bestehen einer Innervation der Nesselzellen bei Hydra in Abrede stellen. Darauf werden wir aber noch später zu sprechen kommen. Jetzt verweise ich nur auf den Umstand, daß an den Tentakeln, an welchen es Hunderte von Nesselzellen gibt, die Nervenzellen ziemlich spärlich vorhanden sind, so daß es ganz unmöglich ist, daß jede Nesselzelle innerviert wird, auch wenn man die Zahl der Nervenzellfortsätze berücksichtigt. Man wird nun doch nicht annehmen wollen, daß einige Nesselzellen innerviert werden, andere wieder nicht.

Im Entoderm fand ich weitaus weniger Zellen, welche man mit Sicherheit als Nervenzellen determinieren kann. Es ist auch nicht ganz ausgeschlossen, daß einige davon durch Unvollkommenheit der Trennung des Entoderms vom Ektoderm bei der Präparation als entodermal angesehen wurden, obwohl sie dem Ektoderm angehören. Es ist jedoch zweifellos, daß es entodermale Nervenzellen gibt (Taf. 1, Fig. 2, 3, 4). Da die übrigen angewandten Methoden zur Kenntnis der entodermalen Nervenzellen wenig oder gar nichts beitragen, so sind wir nur auf die Isolationsmethode angewiesen. Nach dem, was uns diese Methode über das entodermale Nervensystem sagt, dürfen wir nicht annehmen, wie es WOLFF(20) getan hat, daß es im Entoderm einen basiepithelialen Nervenplexus, ähnlich wie im Ektoderm gibt, da die vorgefundene Menge von Nervenzellen im Entoderm viel zu gering dazu erscheint. Auch die Fortsätze der entodermalen Nervenzellen sind nicht etwa länger, als die der ektodermalen, was ja der Fall sein müßte, wenn trotz der geringen Menge der Nervenzellen ein Nervenplexus gebildet werden sollte. Im Entoderm wurden des öfteren Zusammenhänge zwischen Nervenzellfortsätzen und Nährepithelzellen (zugleich Muskelzellen) beobachtet.

Eine Verbindung der Nervenzellfortsätze mit Drüsenzellen kam nicht zur Beobachtung.

Hydra gibt uns ein gewiß sehr seltenes Beispiel vom Vorhandensein entodermaler Sinneszellen. NUSSBAUM (12) hat an Mazerationspräparaten und Schnitten zwischen den Nährzellen des Entoderms schmale, lange, je ein Härchen tragende Zellen gefunden; er vermutete in ihnen Sinneszellen. Etwas später hat SCHNEIDER (14), ohne von dem Befunde NUSSBAUMS Kenntnis zu haben, dieselben Zellen gefunden und ebenfalls als Sinneszellen angesprochen. Unter denselben Umständen wie NUSSBAUM und SCHNEIDER habe ich auch solche Sinneszellen aufgefunden.

Unter den schmalen langen Zellen des Entoderms kann man zwei Formen unterscheiden. Die eine ist besonders häufig an den entodermalen Mundwülsten und stellt entweder schon fertige oder werdende, wie es die Übergangsformen zeigen, Schleimzellen (Drüsenzellen) dar. Die Schleimzellen sind an den Isolationspräparaten nicht leicht als solche zu erkennen (wie z. B. die Eiweißdrüsenzellen), wohl aber, wenn man die Schnittpräparate von mit Sublimat fixierten Tieren zum Vergleiche heranzieht. Die Schleimdrüsenzellen sind basal ganz schmal ausgezogene euepitheliale Zellen und verdicken sich allmählich gegen das freie Ende hin. An den Mundwülsten habe ich andere schmale Zellen außer diesen nicht beobachtet; sonach gäbe es an den entodermalen Mundwülsten keine Sinneszellen.

Im übrigen Entoderm, besonders in der unteren Hälfte des Tieres (fußwärts) kommen zwischen den Nährzellen schmale Zellen vor, welche wegen ihrer Form ganz den Eindruck von Sinneszellen machen. Hier findet man keine Schleimzellen. Außer der Form gibt es aber kein anderes Indizium oder Beweis, daß diese Zellen wirklich Sinneszellen sind. Erwähnenswert ist der schon von SCHNEIDER angegebene Umstand, daß die schmalen, als Sinneszellen angesprochenen Zellen an ihrem etwas verdickten freien Ende ein kürzeres Härchen besitzen, wogegen die Nähr- und Drüsenzellen je zwei lange Wimpern tragen. Der Kern der Sinneszelle ist meistens dem freien Ende genähert (Taf. I. Fig. 6, 7, 8), diese Stelle entspricht gewöhnlich zugleich der Stelle der größten Protoplasmanhäufung der sonst sehr schmalen Zelle. Basalwärts verdünnt sich die Sinneszelle immer mehr und zieht sich in einen feinen Fortsatz aus, der sich, wie es SCHNEIDER ebenfalls beobachtet hatte, verzweigen kann (Taf. I. Fig. 8). Einen Zusammenhang zwischen den entodermalen Sinneszellen und Nervenzellen habe ich

niemals beobachtet. Hingegen habe ich öfters an Zupfpräparaten Bilder gesehen, die auf einen Zusammenhang des basalen Fortsatzes der Sinneszelle mit dem basalen, die Muskelfaser enthaltenden Teil der Nährzelle hindeuten (Taf. I. Fig. 6, 7), vielleicht ist es nur eine Verklebung. Übergänge von den Sinneszellen zu den Nervenzellen, wie sie SCHNEIDER beschreibt, habe ich nicht beobachtet. Man muß hier bemerken, daß im Entoderm die Nervenzellen nicht so tief basal wie im Ektoderm liegen, sondern, wie man sich an den Schnitten überzeugen kann, oft bis zur halben Höhe der Nährzellen, die eng aneinander schließen, reichen. Diese höher liegenden Nervenzellen könnte man als Übergangsformen von Sinneszellen zu Nervenzellen deuten, aber mit ebensolchem Recht auch umgekehrt als Übergangsformen von Nervenzellen zu Sinneszellen. Weiter gibt es im Entoderm, und zwar besonders in der mittleren Körperregion, tiefer liegende Zellen, welche zu Drüsenzellen werden (Eiweißdrüsenzellen). Jugendzustände solcher Drüsenzellen haben vielleicht durch ihre Form auch dazu beigetragen, daß man an eine Umwandlung von Sinneszellen zu Nervenzellen gedacht hat.

Meines Wissens ist nur noch ein Beispiel, und zwar unter den Hydroidpolypen, bekannt, wo im Entoderm echte Sinneszellen vorkommen. Es sind von v. LENDENFELD (11) in der entodermalen Proboscisauskleidung von *Eucopella campanularia* Sinneszellen nachgewiesen worden. Da gibt es aber auch reichlich Nervenzellen, mit welchen die Sinneszellen in Verbindung stehen. Außerdem hat der entodermale Teil der Proboscis von *Eucopella* eine exponierte Lage, so daß uns das Vorkommen von Sinneszellen nicht wundern kann. Bei Hydra könnte man das Vorhandensein von Sinneszellen im Entoderm am ehesten durch das Vorkommen von Muskelfasern im Entoderm erklären, worauf wir noch später zu sprechen kommen werden.

2. Die Resultate der Schnittmethode.

Für die Feststellung der Lagerungsverhältnisse der einzelnen nervösen Zellelemente zu den übrigen Zellen ist die Schnittmethode unerläßlich. Eine selbstverständliche Voraussetzung ist aber, daß die Fixierung und Färbung dabei eine entsprechende ist, weil die nervösen Elemente von Hydra klein und bei nicht gelungener Schnittmethode gar nicht sichtbar sind. Beim Gelingen der Methode aber gewinnt man sehr klare und aufschlußgebende Bilder.

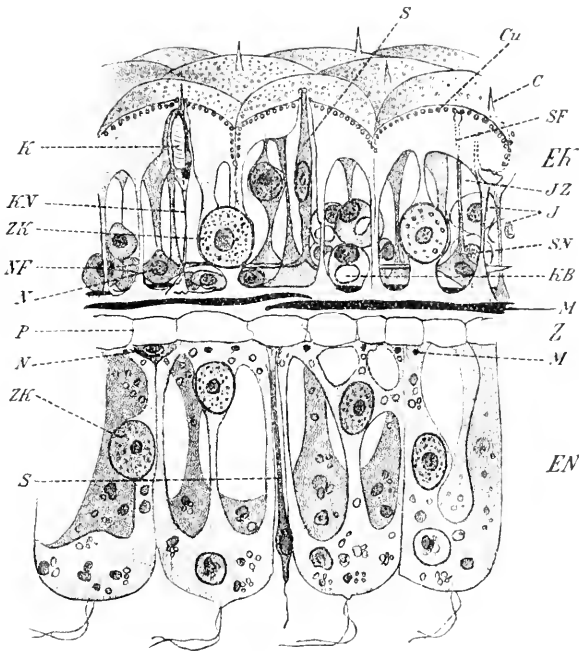
Bei Anfertigung der Schnittserien von Hydra bin ich folgendermaßen vorgegangen: Möglichst große Individuen wurden in ein

Uhrschälchen mit wenig Wasser gesetzt. Die nicht sehr ausgestreckten Tiere werden mit einem Gemenge von konzentrierter Sublimatlösung und 2% Essigsäure (100:7) rasch übergossen. Ausgestreckt dürfen die Tiere deshalb nicht sein, weil sonst die Epithelien zu platt werden und die basal gelegenen Elemente (indifferente Zellen, Nesselbildungszellen, Nervenzellen) aneinander gepreßt werden und schwer voneinander zu unterscheiden sind. Aus der Fixierungsflüssigkeit, in welcher die Tiere eine Stunde verbleiben können, werden sie wie gewöhnlich durch aufsteigend konzentrierten Alkohol (mit etwas Jod gemischt, zur Entfernung von Sublimat) und Xylol in Paraffin überführt. Die 5 μ dicken Schnitte werden nach der HEIDENHAINschen Methode ca. 12 Stunden in 3%iger Eisenalaunlösung zur Beizung gelassen und dann 16—20 Stunden in der Hämatoxylinlösung gefärbt. Das obligate Waschen dazwischen muß natürlich vorgenommen werden. Die überschwarzten Schnitte werden in derselben Eisenalaunlösung differenziert. Das ist ein sehr wichtiger Vorgang. Von der Fixierung und Differenzierung hängt die Güte der Schnitte ab. Das Plasma der Epithelzellen bleibt farblos, nur sehr feine Fibrillen sind darin sichtbar, ihre Kerne sind geschwärzt, die Nerven- und Sinneszellen sind ganz geschwärzt. Dadurch gibt sich die besondere Beschaffenheit der nervösen Elemente kund. Deutlich differenzierte Neurofibrillen in den Nervenzellen und ihren Fortsätzen habe ich nicht nachweisen können. WOLFF (20) glaubte die Neurofibrillen mittelst derselben Färbemethode nachgewiesen zu haben, ohne aber eine nähere Auskunft über deren Verlauf zu geben. Ich glaube mit Recht die Gebilde, welche WOLFF als Neurofibrillen angesprochen hat, als allgemeine fibrilläre Plasmastruktur deuten zu können, da ja die vermeintlichen Neurofibrillen auch in anderen als Nervenzellen vorkommen und weil an vital mit Methylenblau gefärbten Nervenzellen keine Neurofibrillen nachzuweisen waren, was gewiß der Fall gewesen wäre, wenn es Neurofibrillen gäbe. Da man aber am lebenden Plasma von Hydra nichts von der fibrillären Struktur sehen kann, so ist es nicht unmöglich, daß die an den Schnittpräparaten beobachtete fibrilläre Struktur des Plasmas bloß eine Folge der Fixation und Präparation ist. Ich werde die an Schnittpräparaten gemachten Beobachtungen der Reihe nach, zuerst die im Ektoderm, und zwar eines jeden Körperabschnittes für sich und dann die des Entoderms besprechen.

An den Tentakeln findet man tief gelegen (basiepithelial) eine mäßige Anzahl von Nervenzellen. Ihr länglicher Zelleib liegt

parallel zur Stützlamelle (Taf. I, Fig. 18). Außer diesen typischen Nervenzellen gibt es solche, die senkrecht zur Stützlamelle stehen und bis an die Oberfläche der Epithelzellen reichen, also euepithelial lagern (Taf. I, Fig. 20, 25). Die Kerne liegen in mittlerer Höhe der Zellen. Der Zelleib ist schmal und teilt sich basal. Am freien Ende habe ich an Schnitten kein Härechen beobachtet, es ist aber durchaus möglich, daß ein solches vorhanden war, aber bei der Präparation verloren gegangen ist. An Isolationspräparaten habe ich solche

Fig. 1.



Körperlich gedachter Ausschnitt der Leibeswand von Hydra, um die Lagebeziehungen der einzelnen Zellarten zu zeigen (Buchstabenerklärung vide Tafelerklärung).

Zellen mit einem Härechen am Ende gefunden. Ich glaube, daß man diese Zellen mit Recht für Sinneszellen halten kann. Die Epithelmuskelzellen schließen ganz eng aneinander, die Grenzen sind am Längsschnitt durch Einkerbungen der Oberfläche kenntlich. Die Sinneszellen liegen aber nicht an diesen Grenzen, sondern in den Arealen der Epithelmuskelzellen selbst, wie bekanntlich auch die Nesselzellen. Diese letzteren bilden in je einer Epithelmuskelzelle eine regelmäßige Rosette, in deren Mitte eine große Nesselzelle liegt und um sie herum eine größere Anzahl kleiner, „birnförmiger“. Man kann auch sagen, daß die Nessel- und Sinneszellen in den

Höhlungen der Epithelmuskelzellen liegen. Es ist dies jedenfalls eine sehr eigentümliche Lage (vgl. hierzu Textabbildung 1). Bei Isolation (Zupfen) nach der Mazeration lassen sich die Nessel- und Sinneszellen aus der Epithelmuskelzelle ganz unversehrt herausnehmen. Das zeigt uns, daß sie in keiner näheren Beziehung zu derselben stehen. Die Nesselzellen (besonders die birnförmigen) haben einen basalen Stiel, der sich mit Eisenhämatoxylin schwärzt und an der Stützlamelle angewachsen ist. Ein Zusammenhang des Stieles der Nesselzelle mit einem Nervenzellfortsatz ist nicht beobachtet worden.

An den basalen Teilen der Tentakel sind die Sinneszellen viel häufiger und weiter differenziert als jene am distalen Ende (gegen die Spitze des Tentakels zu). Das Plasma schwärzt sich, bei den an dem basalen Teil des Tentakels liegenden Sinneszellen, tiefer, der Zelleib ist basal stielförmig. An der freien Oberfläche ragt ein kegelförmiges, ganz ungefärbtes Endstück, welches das Dach der Epithelmuskelzelle durchbohrt, ebenso wie die Knidocile der Nesselzellen (Taf. I, Fig. 20) vor. Auch an den Tentakeln von *Tubularia* habe ich Sinneszellen nachweisen können. An den Tentakeln von *Hydra* selbst war ein Zusammenhang der Nervenzellen mit den Sinneszellen nicht zu konstatieren, wohl aber an der Mundscheibe. Die Tentakel sind sehr ungeeignet zum Aufsuchen solcher Zusammenhänge. Es ist aber zweifellos, daß sie auch hier bestehen.

Bis jetzt waren die Sinneszellen an den Tentakeln von *Hydra* unbekannt. Um die Reizbarkeit der Tentakel zu erklären, hat man, nachdem die KLEINENBERG'sche Neuromuskeltheorie durch Aufindung von Nervenzellen zu Falle gebracht worden war, allgemein [SCHNEIDER (24), CHAPEAUX (2) etc.] angenommen, daß hier die Nesselzellen mit ihren Knidocils die Sinnesfunktion bestreiten. Natürlich ist jetzt diese ohnehin nicht bewiesene Annahme überflüssig. Auch die Funktion der Nesselzellen stellen wir uns jetzt ganz anders vor als früher (SCHNEIDER, IWANZOFF, WAGNER). Die Nesselzelle (wenigstens bei Hydroiden) funktioniert ganz selbständig auf chemische Reize hin und bedarf hierzu keiner von innen kommenden nervösen Reize. Es ist klar, daß die Nerven- und Sinneszellen wegen der Muskelfasern da sind und mit den Nesselzellen in keiner Beziehung stehen.

Im Entoderm der Tentakel gibt es bloß Nährzellen, welche nicht einmal Muskelfasern gebildet haben. Es sind hier weder indifferente, noch Nervenzellen vorhanden. Das Fehlen der Nervenzellen erscheint uns hier ganz verständlich.

Die höchste Differenzierung hat das Nervensystem von Hydra im Gebiete der inneren Tentakelbasen bis zur Mundöffnung erreicht. Auch der Quantität nach ist dieses Gebiet am besten versorgt. Der Mundkegel (das Peristomfeld) ist wegen seines histologischen Verhaltens für die Untersuchung sehr geeignet. Es fehlen nämlich hier die indifferenten Zellen, die Nesselbildungszellen und die Nesselzellen selbst beinahe vollständig, so daß von den basiepithelial vorkommenden Zellen nur die Nervenzellen vorhanden sind. Das Plasma der Epithelmuskelzellen ist sehr vakuolig und ungefärbt, basal sind sehr starke Muskelfasern ausgebildet. Die nervösen Elemente sind dagegen geschwärzt und daher leicht kenntlich.

Am Mundfelde kann man sofort zwei Arten von nervösen Elementen unterscheiden: Nervenzellen und Sinneszellen von typischem Bau. Die Nervenzellen sind in großer Anzahl über die gesamte Mundfläche verbreitet, liegen der Stützlamelle genähert und parallel zu derselben (Taf. I, Fig. 16, 17, 23, 24). Über die Verlaufsrichtung der Nervenzellfortsätze kann uns die Schnittmethode keine vollkommenen Aufschlüsse geben. Der Stützlamelle liegen unmittelbar die starken, dicht nebeneinander gelagerten Muskelfasern an. Längs und quer über diese sind die Nervenfasern gelagert, berühren aber (wenigstens am Schnitte) nicht in ihrem ganzen Verlaufe die Muskelfasern.

Die Lagerung der Nervenzellen in bezug auf die Epithelmuskelzellen ist die gleiche wie an den Tentakeln: oben (an der freien Oberfläche) und unten (an der Stützlamelle) und nur streckenweise auch dazwischen schließen die Epithelmuskelzellen dicht aneinander. Zwischen dem Dache der Epithelmuskelzellen, das aus der kutikularen Schichte und einem dünnen Wandbelag von Plasma besteht, und dem basalen, die Muskelfasern enthaltenden Teil ziehen schmale, fadenförmige Plasmastränge und lassen breite Hohlräume zwischen sich frei. Diese vakuolenähnlichen, mit einer Flüssigkeit erfüllten Hohlräume der Epithelmuskelzellen kommunizieren untereinander. Der Kern der Epithelmuskelzellen befindet sich in einem solchen, vom Dache zum Boden ziehenden Plasmastrang. In den Hohlräumen befinden sich die basiepithelial liegenden Zellen. Dadurch, daß die Hohlräume untereinander kommunizieren, ist es den Nervenzellfortsätzen ermöglicht, sich untereinander zu verbinden und einen Plexus zu bilden. Sehr oft liegen im Areale einer Epithelmuskelzelle eine ganze Menge indifferenten Zellen, so daß man von der ersteren nur das Dach und den Boden sieht. Die Sinnes- und Nesselzellen (besonders die letzteren) gelangen durch

Wachstum vom Boden, mit welchem die Nesselzellen in Verbindung bleiben, bis zum Dache und durchbohren zuletzt dasselbe. Wir können diese Lagerung auch so auffassen: die Epithelmuskelzellen haben sehr komplizierte, vielfach gewundene Grenzlinien ihrer Oberfläche (wie sie etwa die Lebezellen haben) und zwischen ihnen, wenn auch scheinbar in ihnen, liegen andere Zellen, welche auf die Formation der Oberfläche (seitliche) der Epithelmuskelzellen von Einfluß sind (vgl. Textabbildung 1).

Für den Mundkegel sind überaus charakteristisch die Sinneszellen. Sie kommen in solch typischer Ausbildung nur hier vor und sind in der Nähe der Mundöffnung am häufigsten vorhanden (Taf. I, Fig. 16, 17, 21, 22, 23, 24). Die Form der Sinneszellen ist so charakteristisch, daß man sie auf den ersten Blick als solche erkennen kann und doch sind sie bis jetzt unbekannt geblieben. Die Sinneszellen sind schmal und spindelförmig, ungefähr gleich hoch wie die Epithelmuskelzellen. Der ovoide Kern kann in verschiedener Höhe liegen, doch ist er meistens in mittlerer Höhe gelagert. An der Stelle, an welcher der Kern liegt, ist die Sinneszelle etwas verdickt, und verschmälert sich gegen das freie und basale Ende. Der Kern ist sehr chromatinreich und schwärzt sich so intensiv, daß man ein Kernkörperchen gar nicht erkennen kann. Auch das dürftige Zellplasma schwärzt sich, besonders an seinem distalen Teil, wo man keine Struktur erkennen kann. Am proximalen Teil zeigt das Plasma je nach der Behandlung verschiedene Struktur. Einmal erscheint es fein körnelig, ein anderesmal mehr faserig.

Das freie Ende der Sinneszelle zeigt eine eigenartige Differenzierung (Taf. I, Fig. 19, 21). Der distale Teil der Sinneszelle, der bis zur Oberfläche der Epithelmuskelzelle reicht und diese oft selbst hervorwölbt, ist gewöhnlich am Ende etwas verbreitert (sockelartig). Mit dieser Verbreiterung hält sich die Sinneszelle an der Kutikularschichte der Epithelmuskelzelle fest. Die Verbindung muß ziemlich innig sein, da man bei der Isolation so selten eine Sinneszelle freipräparieren kann. Je nach dem Kontraktionszustande des Tieres wechselt auch die Höhe des Epithels, und da die Sinneszellen an die Oberfläche der Epithelmuskelzellen gebunden sind, so müssen sie diese Schwankungen der Epithelhöhe immer mitmachen. Daher kommt es, daß die Sinneszelle einmal die Oberfläche der Epithelmuskelzelle, in deren Areale sie liegt, hervorwölbt, ein anderesmal ihr freies Ende in einer Einsenkung der Kutikularschichte liegt. Wenn das Tier sehr ausgestreckt ist und die Epithelmuskeln viel niedriger werden, als die Sinneszellen

sind, so müssen sich die Sinneszellen krümmen, damit die Höhendifferenzen ausgeglichen werden. Ähnlich verhalten sich auch die Nesselzellen.

An der sockelförmigen Verbreiterung der Sinneszelle liegt, über die Oberfläche der Epithelmuskelzelle ragend, ein kleines, kegelförmiges Gebilde, u. zw. sitzt es mit der breiteren Basis der sockelartigen Verbreiterung an und endigt spitz. Dieser kegelförmige Aufsatz, der offenbar einem Sinnesfortsatz gleichzustellen ist, färbt sich matt oder gar nicht, und ist mattglänzend. Manchmal habe ich zwei solche Sinnesfortsätze an einer Sinneszelle beobachtet (Taf. I, Fig. 21). Basal verläuft die Sinneszelle gewöhnlich in zwei Fortsätze, die der Stützlamelle parallel liegen. Es ist mir gelungen nachzuweisen, daß diese Fortsätze der Sinneszellen mit den Nervenzellfortsätzen in Verbindung stehen, wodurch der Charakter der Sinneszellen als solcher und ihrer basalen Fortsätze als nervöser Fortsätze bestimmt wird (Taf. I, Fig. 17, 24). Über die Lagerungsweise der Sinneszellen ist schon früher gesprochen worden. Es sei hier nur bemerkt, daß gerade aus der Lagerungsart der Sinneszellen hervorgeht, daß sie aus basiepithelial gelegenen Elementen hervorgegangen sind und erst sekundär eupithelial geworden sind, wie wir das für die Nesselzellen auch am ausgewachsenen Tier sehen können. Ontogenetisch (vielleicht auch phylogenetisch) sind die basiepithelialen Zellen aus eupithelialen entstanden. Die Frage, ob die Verbindungen der Sinneszellen mit den Nervenzellen primärer oder sekundärer Natur sind, wollen wir hier nicht berücksichtigen, weil sie nur auf Grund des Studiums der Ontogenie mit Sicherheit zu beantworten ist.

Was die spezielle Funktion der Sinneszellen anbelangt, so ist es am wahrscheinlichsten, daß sie in der Perzeption der Wasserbewegung besteht. Es ist leicht zu beobachten, daß sich das Tier beim Vorbeischwimmen von kleineren Tieren (z. B. Crustaceen) unruhig verhält, wenn auch eine chemische Einwirkung seitens der Tiere ausgeschlossen ist (z. B. Cyclops), gegen den die Nesselkapseln nicht losgehen, weil sie eben chemisch nicht gereizt werden, da Cyclops gut gepanzert ist [WAGNER(18)]. Von einem Sehen kann kaum die Rede sein.

Nach der Anzahl der Nerven- und Sinneszellen zu schließen, können wir sagen, daß der Mundkegel die empfindlichste Stelle der Hydra ist, was auch die physiologischen Versuche beweisen. Die Tentakel, die man wegen ihrer Form und Beweglichkeit für sehr empfindlich halten könnte, sind es, wie die Histologie und die

Reizversuche zeigen, nicht; im gleichem Maße dienen sie vielmehr als Sitz der Nesselbatterien zum Angriff und Schutz. Für die Tastempfindungen sind sie wegen der Länge zahlreicher, steifer Knidocile gar nicht empfänglich. Am Mundkegel fehlen die Nesselzellen beinahe vollständig (besonders die birnförmigen, die die längsten Knidocile besitzen). An der Basis der Tentakel (besonders dem inneren Teil der Basis) gibt es noch Sinneszellen, gegen die Spitze des Tentakels werden sie immer seltener; mit den Nesselzellen ist es gerade umgekehrt.

Im Gegensatz zu dem Reichtum an nervösen Zellelementen dieser Region im Ektoderm finden wir im Entoderm (an den Schnitten) gar nichts davon. Das Entoderm bildet in der Mundregion mächtige Wülste, die aus Nährmuskelzellen und Schleimdrüsenzellen bestehen. Beide Zellarten sind langgestreckt und reichen bis an die Stützlamelle, u. zw. die Nährzellen mit mächtigen Muskelfasern (basal), die ungefähr zirkulär verlaufen. Zwischen den Nährmuskelzellen liegen in sehr großer Anzahl die nur am freien Ende keilförmig verdickten, basalwärts in einen dünnen Faden ausgezogenen Schleimdrüsenzellen. Nur an jungen Individuen findet man basiepithelial mehr indifferente Zellen, die aber sichtlich zu Schleimdrüsenzellen werden, welche allmählich verbraucht werden. Bei älteren Individuen sind überhaupt kaum basiepitheliale kleinere Zellen vorhanden. Zellen, die man als Sinneszellen deuten könnte, gibt es auch nicht. Ein Übersehen ist nicht leicht möglich, weil auch die kleinsten Exkretkörner wohl sichtbar sind. Wenn irgendwo im Entoderm, so wären in erster Reihe in der Mundregion die Nerven- und Sinneszellen zu postulieren, weil hier die Muskulatur am mächtigsten entwickelt ist und weil die Mundwülste am ehesten mit der Außenwelt (beim Verschlingen der Beute) in Berührung kommen. Um uns die reaktionsmäßige Tätigkeit der entodermalen Muskulatur dieser Region erklären zu können, müssen wir uns eine andere, als direkt von Sinneszellen vermittelte Reizmitteilung als wenigstens mögliche ausfindig machen; doch darüber im allgemeinen Teil.

Das Ektoderm des nächsten Körperabschnittes, von der unteren Tentakelbasis bis zum Fuß, also der eigentliche Leib, zeigt hinsichtlich des Nervensystems einfache Verhältnisse. Der obere Teil dieses Abschnittes ist wegen seines Reichtums an indifferenten Zellen und Nesselbildungszellen nicht besonders zur Untersuchung geeignet, wohl aber der untere Teil, der auch reichlicher mit nervösen Elementen versehen ist. Über diesen ganzen Körperabschnitt

sind Nervenzellen ziemlich regelmäßig verteilt. Gegen den Fuß hin werden sie reichlicher angetroffen. Die Lage derselben ist die gleiche wie am Mundkegel, ebenso die der Nervenfortsätze.

Außer typischen Nervenzellen, welche ihre Fortsätze nur der Stützlammelle parallel entsenden, gibt es in diesem Körperabschnitt ganz allgemein auch solche, die je einen Fortsatz zur Oberfläche des Körpers abgeben (Taf. I, Fig. 26, 27 etc.). Die Form dieser atypischen, offenbar sensitiven Nervenzellen, die ich deshalb Sinnesnervenzellen nennen will, ist wenig verschieden von jener der typischen Nervenzellen. Der Hauptunterschied besteht außer in der Lage, eben darin, daß es einen rein sensitiven Fortsatz gibt. Die typischen Nervenzellen legen sich mit ihrem zumeist länglichen Zelleib ganz nahe an die Muskelfaserschichte, parallel der Stützlammelle, ebenso ihre meistens ellipsoiden Kerne. Die Sinnesnervenzellen liegen gewöhnlich etwas höher als die Muskelfasern, der Zelleib und der Kern stellen sich mehr weniger senkrecht zur Stützlammelle (Taf. I, Fig. 26, 27). Die Sinnesnervenzellen sind mehr tektiepithelial, die Nervenzellen mehr basiepithelial. Der zur Oberfläche ziehende Fortsatz wird in seinem distalen Abschnitt immer dünner. In den meisten Fällen sieht man (an Schnitten) am Ende des Sinnesfortsatzes keine besondere Differenzierung, nur manchmal ist dieses Ende blasig aufgetrieben (Endbläschen?). Da der Schnitt nur äußerst selten vollkommen parallel einem solchen Sinnesfortsatze geführt ist, der meistens etwas gebogen verläuft, so fällt es schwer, etwas allgemein gültiges betreffs dieser Enddifferenzierungen der Sinnesfortsätze auf Grund der Schnitte zu sagen; da wird uns die Methylenblau-methode mehr nützen. Die Lagerung der Sinnesnervenzellen ist dieselbe wie jener der Sinneszellen; daraus folgt, daß der Sinnesfortsatz auch in diesem Falle (ontogenetisch) erst sekundär die Oberfläche erreicht. Die Feinheit des Sinnesfortsatzes und seine Lagerung ist gewiß die Ursache davon, daß man die Sinnesnervenzellen an Isolationspräparaten nicht gefunden hat.

Die Verteilung der Sinnesnervenzellen ist eine fast gleichmäßige über den ganzen Körper der Hydra; nahe an der Fußregion sind sie etwas häufiger. Die Sinnesnervenzellen vertreten hier offenbar die Sinneszellen, die hier gänzlich fehlen, und ihr Vorhandensein erklärt uns die Reizbarkeit des Leibes. Basal laufen die Sinnesnervenzellen in zwei bis drei Fortsätze aus, welche, wie ich konstatieren konnte, mit Nervenzellfortsätzen im Zusammenhang stehen. Ob es rein motorische Fortsätze gibt, läßt sich nicht mit Sicherheit nachweisen. Oft kann man im Areale einer und derselben Epithel-

muskelzelle die Nervenzelle neben der Sinnesnervenzelle beobachten, wobei der Unterschied zwischen den beiden Zellformen klar hervortritt (Taf. I, Fig. 34).

Die Sinnesnervenzellen von Hydra sind bis jetzt unbekannt gewesen. JICKELI hat für einige marine Hydroidpolypen (besonders *Eudendrium*) ähnliche Zellen beschrieben.

Das Entoderm dieses Abschnittes besteht fast ausschließlich aus en- und tektiepithelialen Elementen (bei ausgewachsenen Individuen). Die Hauptmasse bilden die fester als die ektodermalen Epithelmuskelzellen aneinander schließenden Nährmuskelzellen. Zwischen diesen liegen tektiepithelial die Eiweißdrüsenzellen, welche manchmal basale Fortsätze haben, die bis zur Stützlamelle reichen können. Außerdem kommen die schon vorher beschriebenen Sinneszellen hinzu. Die Sinneszelle ist auch epithelial, reicht aber nicht immer bis an die freie Oberfläche und liegt stets zwischen den Nährmuskelzellen. Basal reichen die Sinneszellen bis zur Stützlamelle (Taf. I, Fig. 29).

Von den basiepithelialen Zellen findet man hier sehr wenige. Ein Teil davon entfällt auf die indifferenten Zellen, die zu Eiweißdrüsenzellen werden, welche verbraucht und ausgestoßen werden. Sehr wenige gibt es von in verschiedener Höhe liegenden Nervenzellen, die sich durch Form und Größe von den indifferenten leicht unterscheiden lassen.

Am Fuß, dem letzten Körperabschnitt, liegen die Verhältnisse sehr klar zutage. Die ektodermalen Epithelmuskelzellen sind hier zu Drüsenzellen geworden; sie sind solide und scheiden besonders an der gesamten Oberfläche stark schwärzbare Fasern, höchstwahrscheinlich Stützfibrillen, aus. An der Grenzzone zwischen Leib und Fuß sind alle Übergänge vom gewöhnlichen zum drüsigen Epithel vorhanden. Hier ist die Lagerungsart der basiepithelialen Zellen sehr klar, weil sie nur zwischen den Drüsenzellen liegen können. Auch sonst ist der Fuß zur Untersuchung der Nervenlemente sehr günstig, weil andere subepitheliale Zellen beinahe vollständig fehlen. Der Fuß zeichnet sich durch Reichtum an nervösen Elementen aus. Es kommen auch hier zwei Nervenzellarten vor: typische Nervenzellen und Sinnesnervenzellen. Die ersteren sind gleich jenen an den übrigen Körperteilen und liegen tief basiepithelial. Die hier vorkommenden Sinnesnervenzellen unterscheiden sich von den früher beschriebenen. Sie nähern sich in ihrer Form mehr den Sinneszellen des Mundfeldes (Taf. I, Fig. 28, 32). Die Sinnesnervenzellen des Fußes sind schmal, spindelförmig; der Kern liegt ungefähr in der

Mitte des Zelleibes. Distal, wo sie die freie Oberfläche erreichen, lassen sie keine Differenzierung erkennen. Daß wir am Fuße von Hydra Sinneszellen finden, wird uns nicht wundern, wenn wir daran denken, daß sich Hydra mit demselben, auf der Unterlage kriechend, fortbewegt. Interessant ist der Umstand, daß man im Ektoderm von Hydra sozusagen alle Übergänge von typischen Nervenzellen bis zu den Sinneszellen auf einmal sehen kann. Am weitesten ist die Differenzierung am Mundkegel gegangen, der Fuß hält die Mitte und der Leib zeigt die einfachsten Verhältnisse. An den Tentakeln ist nur insofern das Nervensystem ausgebildet, als es für die dortselbst befindliche Muskulatur notwendig ist. Von einer Umwandlung der Epithelmuskelzellen zu Sinneszellen ist keine Andeutung vorhanden. Vielmehr sprechen die Befunde dafür, daß sich die Sinneszellen in der Ontogenie aus den Nervenzellen durch Vermittlung eines Sinnesnervenzellstadiums entwickelt haben und entwickeln. Auch im Entoderm sind keine Stützen dafür gefunden worden, daß die Sinneszellen die primären nervösen Elemente wären, aus welchen sich erst sekundär die Nervenzellen herangebildet hätten, durch Versenkung der ersteren in die Tiefe. In der phylogenetischen Entwicklung mag es so gewesen sein, aber am ausgewachsenen Tier ist davon nichts zu sehen.

Was das Entoderm der Fußregion anbelangt, so ist dem früher Gesagten nichts neues hinzuzufügen.

Ehe ich die Beschreibung der an den Schnittpräparaten gesehenen Gebilde, inwieweit sie sich auf das Nervensystem von Hydra beziehen, abschließe, will ich eine bemerkenswerte Tatsache erwähnen. Zwischen Ekto- und Entoderm befindet sich bekanntlich eine verschieden dicke, scheinbar vollkommen homogene Zwischenschichte, die Stützlamelle. SCHNEIDER (14) hat an den basalen Abschnitten der Epithelmuskelzellen, und zwar von dem die Muskelfaser umhüllenden Plasma ausgehende Plasmafortsätze beschrieben, welche sich in die Stützlamelle einsenken, ohne an den Isolationspräparaten konstatieren zu können, ob die Plasmafortsätze durch die Stützlamelle hindurch, z. B. vom Ektoderm zum Entoderm, gelangen. An dazu geeigneten Präparaten (an welchen die Stützlamelle dick gequollen und gänzlich ungefärbt geblieben ist, das Plasma hingegen gut gefärbt ist) habe ich in der Stützlamelle feine protoplasmatische Fasern nachweisen können. Diese Fasern verlaufen quer durch die Stützlamelle. Es ist aber schwer zu entscheiden, ob die Fasern sämtlich von den ektodermalen Epithelmuskelzellen zu den entodermalen Nährmuskelzellen ziehen, um

etwa der Überleitung von Nahrung zu dienen, oder ob es darunter auch Nervenzellfortsätze, die ja auch so fein sein können, gibt, und zwar zum Zwecke einer Reizübertragung vom Ektoderm an das Entoderm, weil es auch im Entoderm eine gut ausgebildete Muskulatur gibt. Es ist sehr unwahrscheinlich, daß die entodermalen Nervenzellen, deren es sicher gibt, ganz ohne Zusammenhang mit den ektodermalen wären, da es ja doch Bewegungen gibt, bei welchen die ektodermalen Längsmuskeln und die entodermalen Quermuskeln zusammen arbeiten müssen. — Außer Verbindungsfasern kann man in der Stützlamelle noch andere feine Fibrillen beobachten, die aber von ganz anderer Beschaffenheit als die ersteren sind und zu dem Strukturbaue der Stützlamelle selbst gehören; also ist die Stützlamelle nicht homogen, sondern fibrillär, was ja ihrer Funktion als Stützlamelle entspricht.

* * *

Die Schnittseriemethode wurde bisher nur wenig zur Untersuchung des Nervensystems von Hydra verwendet. Von den älteren Arbeiten ist nur jene von NUSSBAUM (12) zu erwähnen, in welcher er eine Abbildung gibt, und zwar eines Schnittes durch das Entoderm. Zwischen den Nährzellen befindet sich eine kleine Zelle ziemlich nahe an der Oberfläche, welche er, wenn auch mit Reserve, als Sinneszelle deutet. Nach meinen Präparaten kann ich sagen, daß es ganz sicher eine Sinneszelle war. Von sonstigen nervösen Elementen hat NUSSBAUM an Schnitten nichts sehen können. An Isolationspräparaten hat NUSSBAUM sogar einen Zusammenhang zwischen entodermaler Sinneszelle und Nervenzelle aufgefunden.

Zuerst hat an Schnitten die Nervenzellen von Hydra CHAPEAUX (2) gesehen. CHAPEAUX hat nur die Mundgegend untersucht, weil ihm bei den Reizversuchen die große Reizbarkeit des Mundkegels aufgefallen ist. CHAPEAUX hat, wie seine Abbildung zeigt, alles mögliche für nervös gehalten. So hat er im Ektoderm die Nesselzellen (die ja gestielt sind) als Sinneszellen gedeutet, obwohl er auf derselben Abbildung auch Gebilde wiedergibt, die man eher als Sinneszellen ansprechen könnte. Im Entoderm, und zwar an den Mundwülsten, hat CHAPEAUX die Schleimdrüsenzellen, deren Leib ja ganz hoch im Epithel gelegen ist, als Ganglienzellen gedeutet. Im allgemeinen kann man seine einzige Abbildung, weil sie ein kombiniertes und mehr schematisches Bild ist, nicht sehr berücksichtigen. Auf dieser Abbildung basieren seine Auseinander-

setzungen über das Nervensystem von Hydra. CHAPEAUX nimmt die Nesselzellen als sinnesperzipierend an und deshalb will er durchaus eine Verbindung der Nesselzellen mit den Nervenzellen finden; und obwohl es erwiesen ist, daß die Stiele der Nesselzellen an der Stützlamelle inserieren [SCHNEIDER (14)], zeichnet CHAPEAUX die Stiele der Nesselzellen im Zusammenhange mit Nervenzellfortsätzen. Wie wir später hören werden, gibt es eine solche Verbindung wenigstens für die Hydra nicht.

WOLFF (20) hat auf Grund der Angaben von SCHNEIDER (14) und nach eigenen Schnittpräparaten, die er aber nicht näher beschreibt, ein Schema des Nervensystems von Hydra konstruiert, das wir verwerfen müssen, nicht nur weil es teilweise hypothetisch, sondern auch unrichtig ist. Im Entoderm ist am Schema ein weitmaschiger Nervenplexus eingetragen, was den tatsächlichen Befunden nicht entspricht. Im Ektoderm gibt es lange Bahnen, die niemand aufgefunden hat, und die Nesselzellen vertreten die Sinneszellen. Die Angabe von WOLFF, wonach es in den Nervenzellen von Hydra durch Eisenhämatoxylin sich schwärzende Neurofibrillen gibt, habe ich schon erwähnt und Stellung dazu genommen.

JICKELI (9) hat an Schritten von Hydra, die durch Osmiumsäure fixiert worden sind, feine Fäserchen beobachtet, die vom Ektoderm zum Entoderm durch die Stützlamelle verlaufen, und zwar gehen sie, wie ich auch beobachten konnte, von dem die Muskelfasern umgebenden Plasma aus. Für die Stützlamelle des Tentakels von Hydra erwähnt JICKELI zwar nicht ausdrücklich, ob er auch da die Fasern aus dem Ektoderm zum Entoderm durchziehen sah, wohl bemerkt aber JICKELI für die soliden Tentakel von *Tabularia*, daß er solche trotz vielen Suchens nicht auffinden konnte. Ich will bemerken, daß auch ich in der Stützlamelle des Tentakels von Hydra keine Plasmafäden gefunden habe, sonst aber überall. Ernährungsbeziehungen gibt es zwischen Ekto- und Entoderm zweifellos auch an den Tentakeln, es gibt aber im Entoderm der Tentakel weder Muskelfasern noch Nervenzellen, was mit dem Fehlen der Verbindungsfäden zwischen Ekto- und Entoderm in den Tentakeln möglicherweise in Beziehung steht. F. E. SCHULZE (16) gibt für *Syncoryne* an, daß diese Verbindungsfasern in den Tentakeln fehlen, wo auch die Muskelfasern im Entoderm mangeln. An seiner Abbildung sieht man sehr schön, daß die Verbindungsfasern nur knapp bis zur Tentakelbasis, bis wo es im Ekto- und Entoderm Muskelfasern gibt, vorkommen.

JICKELI hat an Schnitten von Eudendrium im Ektoderm Nervenzellen gesehen, die Fortsätze zur Oberfläche senden, also meinen Sinnesnervenzellen entsprechen würden. In einem Falle zeichnet er auch ein Endbläschen eines Sinnesfortsatzes ab.

3. Die Resultate der vitalen Methylenblaufärbung.

Schon der Tatsache an sich, daß die elektive vitale Färbung des Nervensystems von Hydra gelungen ist, muß man eine besondere Bedeutung beimessen, insoferne sich dadurch die besonders differenzierte Struktur der nervösen Elemente von Hydra kundgibt. Es sind schon sehr oft Versuche mit dieser Methode gemacht worden (SCHNEIDER, RETZIUS, ZOJA etc.), aber bei keinem Hydroiden mit befriedigendem Erfolge. Ich selbst habe zuerst mit *Hydra fusca*, die ja geeigneter dazu zu sein schien, Versuche gemacht, die aber stets erfolglos geblieben sind. Die Farbe sammelt sich in den Vakuolen der ektodermalen Epithelmuskelzellen reich an und wird in diesem Farbstoffe charakteristischen Kristallen ausgefällt. Hie und da färbt sich eine indifferente Zelle (das kommt sehr oft bei Tubularia vor), oder eine Nesselkapsel. Dann habe ich die Versuche auch auf die grüne Hydra ausgedehnt und bald stellten sich ganz distinkte Färbungen des Nervensystems ein. Es liegt dabei die Vermutung nahe, das Gelingen der elektiven Färbung der Gegenwart der Zoochlorellen, die in den entodermalen Nährmuskelzellen massenhaft wohnen, zuzuschreiben. Die Zoochlorellen scheiden nämlich als chlorophyllhaltige Algen Sauerstoff aus. Daß dieser von den Algen ausgeschiedene Sauerstoff dem Gewebe des Wirtstieres zugute kommt, habe ich selbst durch einen Versuch gezeigt (24). Es ist eine sehr verbreitete Ansicht, daß der Sauerstoff die elektive Färbung des Nervensystems durch Methylenblau (intra vitam) begünstigt. Schon der Begründer dieser Methode EHRLICH(5) hat diese Ansicht vertreten. Bei *Hydra fusca* gelingt die Färbung auch bei bester Durchlüftung des Wassers nicht, wogegen sie bei *Hydra viridis* auch ohne Durchlüftung eintritt, jedoch ist sie hier vom Vorhandensein des Lichtes abhängig, was mit der oben erwähnten Vermutung übereinstimmt. Nur an hellen Tagen und wenn das Gefäß, das die Tiere enthält, an lichtem Orte aufgestellt ist, gelingt die Färbung, u. zw. ganz regelmäßig. Daß sich die Nervenzellen im Ektoderm färben, obwohl die Zoochlorellen in den Entodermzellen leben, wird uns nicht befremden, wenn wir bedenken, daß die Gase (Luft) auch normalerweise durch das Gewebe und die Stützlamelle hindurchdiffundieren müssen.

Bei der vitalen Färbung der Hydra mit Methylenblau bin ich folgendermaßen vorgegangen: Es wurde eine konzentrierte Lösung von Methylenblau (von GRÜBLER oder LENOIR und FORSTER, am besten rektifiziert) in destilliertem Wasser angefertigt und diese sorgfältig filtriert. Die Tiere (*Hydra viridis*) werden in ein kleines Gefäß, das mit reinem Wasser gefüllt ist, gesetzt. Von der Lösung der Farbe werden allmählich einige Tropfen unter steter Mischung des Wassers in das Gefäß, welches die Tiere enthält, zugesetzt, bis das Wasser einen tiefblauen Ton angenommen hat, aber doch durchscheinend ist (auf 50 cm^3 Wasser kommen ungefähr 3 cm^3 konzentrierter Lösung). Schon nach einigen Minuten soll ein Tier zur Kontrolle untersucht werden. Gewöhnlich ist ein Aufenthalt von einer halben bis dreiviertel Stunden notwendig, bis die Färbung vollkommen eingetreten ist. Je nach der Lichtintensität geschieht es etwas früher oder später.

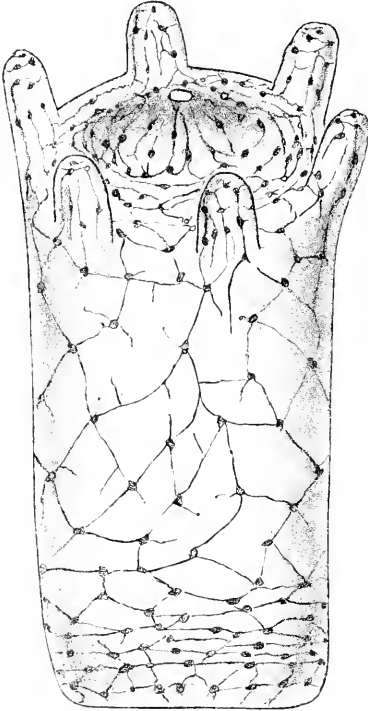
Das zu untersuchende Tier ist mit einem Tropfen Wasser auf den Objektträger zu bringen, mit einem Papierstreifen zu umsäumen und mit dem Deckgläschen zu bedecken. Leider kann man bei Hydra wegen ihrer Körperbeschaffenheit die Vorteile der vitalen Methylenblaufärbung nicht vollauf ausnützen. Um das gefärbte Tier untersuchen zu können, muß Hydra plattgedrückt werden, weil die dichte Lage der Zoochlorellen sonst keine Durchsicht auf die basiepithelial gelagerten, blau gefärbten Nervenzellen und besonders auf ihre Fortsätze gestatten würde. Auch habe ich beobachtet, daß mit der Steigerung des Druckes die Intensität der Färbung erhöht wird. Andererseits zieht wieder die Plattdrückung ein baldiges Absterben des zu untersuchenden Tieres nach sich. Der Körper der Hydra wird gezerzt und zerfließt bald, wobei die Färbung (auch schon etwas früher) diffus wird.

Oft tritt die Färbung vor den Augen während der Beobachtung auf. Es kam weiter vor (besonders schön bei Tubularia), daß die schon vorhandene Färbung plötzlich verschwand, um dann wieder aufzutreten, was uns zeigt, daß es sich bei der Färbung der Nervenzellen um einen wirklich vitalen Vorgang handelt, d. h. daß die Nervenzellen *intra vitam* gefärbt werden. Ähnliches hat W. KÖLMER an den Larven von *Corethra* beobachtet (Biol. Centralbl., 24, 1904). Die Ausnützung der oft ganz vollkommenen Verfärbung der nervösen Elemente hindert auch der Umstand, daß sich die gefärbten Tiere nicht fixieren lassen, um Schnittserien anfertigen zu können, und daher bloß die Untersuchung am lebenden, plattgedrückten Tier möglich ist. Höchstwahrscheinlich bringt es

nur diese Untersuchungsart mit sich, daß man durch diese Methode gar nichts vom Nervensystem des Entoderms erfahren kann. Daher gilt das in folgendem Geschilderte nur für das Ektoderm.

Gewöhnlich tritt die Färbung nicht am ganzen Körper auf, sondern nur an einzelnen Körperteilen, u. zw. am meisten in der Fußgegend und an den äußeren Tentakelbasen. Die Fußgegend ist auch sonst zur Untersuchung der Nervenzellen am günstigsten,

Fig. 2.



Kombiniertes Übersichtsbild des ektodermalen Nervensystems von Hydra (schematisch).

weil die sekretreichen Drüsenzellen des Fußes gegen den Druck sehr widerstandsfähig sind und eine Beobachtung im optischen Längsschnitt gestatten. Der Mundkegel, der ja manches zu bieten versprach, kam nur selten, u. zw. unter besonderen Umständen, wovon später die Rede sein wird, zur Beobachtung; gewöhnlich ist er von den kontrahierten Tentakeln bedeckt.

Bei gelungener Färbung gewinnt man ein recht schönes und vollkommenes Bild des ektodermalen Nervensystems von Hydra. Die dunkelblau gefärbten, zahlreichen Nervenzellen sind über den ganzen Körper und auf den Tentakeln verbreitet. Die Zellkörper sind durch viele, in allen Richtungen verlaufende Nervenfortsätze untereinander verbunden und bilden ein je nach der Körperregion verschieden dichtes Nervenfasernetz. Wie auch die früher besprochenen Methoden gezeigt haben,

so ergibt auch diese, daß die Nervenzellen in der Mundregion und am Fuß häufiger als sonst sind und daher auch das Nervenfasernetz hier engmaschiger ist (Textfig. 2). Alles dies sieht man auf einem hellgrünen Untergrund, den die Zoochlorellen bilden.

Die Form und die Größe der Nervenzellen ist sehr mannigfaltig. Von ganz kleinen Zellen, deren Kern von nur wenig Plasma umgeben ist, bis zu verhältnismäßig großen, plasmareichen

finden wir alle Übergänge, so daß in dieser Hinsicht keine Einteilung der Nervenzellen (nach der Größe) möglich ist, wie das laut des Referates in SCHWALBES Jahresbericht (IV. Bd.) MIYASHIMA getan hat. Dasselbe gilt für die Form der Nervenzellen, die je nach der Menge von Plasma und nach der Anzahl vorhandener Nervenfortsätze verschieden ist (siehe verschiedene Figuren auf Taf. II). Am häufigsten sind solche mit 3—5 Fortsätzen. Der Zellkörper ist an den Stellen, an welchen ein Nervenfortsatz entspringt, zipfelförmig ausgezogen und verengt sich allmählich. Gewöhnlich ist der Zellkörper in zwei bis drei Richtungen stärker ausgezogen. Oft besitzt die Nervenzelle einen dickeren, plasmatischen Fortsatz, von welchem aus dann mehrere dünne Fortsätze ausgehen. Es sind auch mehr runde Nervenzellen von mir beobachtet worden. Was die Lagerungsverhältnisse der Nervenzellen anbelangt, so ist dem gelegentlich der Besprechung der an Schnitten gewonnenen Resultate gesagt nichts neues hinzuzufügen.

Das Plasma der *intra vitam* mit Methylenblau gefärbten Nervenzellen erscheint inhomogen, mehr wabig, mit eingelagerten kleinen Körnchen und ungleich gefärbt (Taf. II, Fig. 14). Es färbt sich nämlich hauptsächlich die um die Waben befindliche, konsistentere Substanz, welche oft nur in flockenförmigen Stücken, die untereinander in Verbindung stehen, vorhanden ist. Das Aussehen des Plasmas wechselt sehr, je nach der Länge der seit der Färbung verstrichenen Zeit. Das Plasma der Nervenzellen ist nämlich im Vergleich zu dem Plasma der übrigen Zellen äußerst zart und empfindlich; es verändert bald nach dem Auftreten der Färbung seine Struktur. Es ist daher sehr wahrscheinlich, daß diese flockige und wabige Beschaffenheit des Nervenzellplasmas etwas anormales, durch den Beginn des Zerfalles bedingtes ist. Dafür spricht auch der Umstand, daß ganz allgemein an dem mit Methylenblau gefärbten Nervenzellplasma, bald nachdem das Tier mit dem Deckgläschen bedeckt wird, ein mattglänzender, gelblichgrauer Flüssigkeitstropfen auftritt, u. zw. gewöhnlich am Rande des Zelleibes (Taf. II, Fig. 16, 18).

An einer Stelle im Zellplasma schwindet das Plasma, es sammelt sich sehr rasch die fettig aussehende Flüssigkeit an und buchtet bald die Zellwand aus. Die Größe des Tropfens kann der Größe der Nervenzelle gleichkommen. Der Tropfen kann aus der Nervenzelle ganz hinaustreten, mischt sich aber mit der interzellulären Flüssigkeit nicht. Der von der Nervenzelle ausgeschiedene Flüssigkeitstropfen scheint ein Zerfallsprodukt der Nervensubstanz

(des Plasmas) zu sein, vergleichbar jenen Flüssigkeitstropfen, die etwa bei der Muskeldegeneration aufzutreten pflegen. Hier schwindet auch mit der Vergrößerung des Tropfens das Neuroplasma. SCHAEPPI hat an den Nervenzellen der Siphonophoren ähnliches beobachtet, in diesem Falle ging aber die Bildung des Flüssigkeitstropfens vom Zellkern aus; die Flüssigkeit ergießt sich in den perizellulären Raum.

Fibrilläre Strukturen sind in den Nervenzellen niemals beobachtet worden. Der Zellkern, dessen Größe mit jener der Nervenzellen im Verhältnisse steht, färbt sich intensiver als das Zellplasma. Außer der äußersten Schichte des Zellkernes sind im Kern auch noch dunkler gefärbte Gebilde, kleine Körnchen und ein deutlich ausgebildeter Nukleolus, dessen Vorhandensein oft in Abrede gestellt wurde, stets zu sehen.

Die Nervenzellfortsätze zeigen eine ähnliche Struktur wie das Zellplasma. Das Plasma der Fortsätze ist jedoch mehr homogen, sehr feinkörnig und erst nach längerem Stehen zeigt es eine mehr flockige Beschaffenheit. Die Nervenzellfortsätze sind sehr dehnbar (natürlich in frischem Zustande), durch den Druck des Deckgläschens werden die Entfernungen zwischen den Nervenzellen größer und dadurch werden die Nervenzellfortsätze in die Länge gedehnt. Beim Aufheben des Druckes wird wieder die frühere Lage eingenommen. Wenn der Zug zu groß wird, dann reißen die Nervenzellfortsätze.

Wenn man bedenkt, daß sich der Körper von Hydra um das Vielfache seiner kürzesten Ausdehnung zu strecken vermag, dann wird uns die Dehnbarkeit der Nervenzellfortsätze ganz verständlich erscheinen. Wie an den Nervenzellen, so treten auch an ihren Fortsätzen die vorher erwähnten Flüssigkeitstropfen (Taf. II, Fig. 13), u. zw. vorwiegend an Stellen auf, an denen der Fortsatz etwas verdickt ist oder sich verzweigt, und zuletzt auch an freien Enden desselben. Die Hauptfortsätze, von denen es 2—3 gibt, sind stets mächtiger als deren Verzweigungen und als die Nebenzellfortsätze und zeigen oft Anschwellungen, besonders an Kreuzungsstellen. Die frei endigenden Nervenfasern sind stets kürzer als die Hauptnervenfasern, die die Nervenzellen untereinander verbinden. An den Hauptfasern treten auch Verzweigungen auf (Taf. II, Fig. 1).

Die Methylenblaumethode gibt uns eine günstige Gelegenheit, die Verlaufsrichtung der Nervenfasern zu studieren. In der Regel bekommt man bei der Untersuchung die Seitenansicht zu Gesicht, u. zw. ist das Tier stets in kontrahiertem Zustande. Unter diesen

Umständen scheinen die Nervenfasern am Körper unregelmäßig in allen Richtungen zu verlaufen. Es ist aber nicht ausgeschlossen, daß am ganz ausgestreckten Tier die Längsrichtung (vom Mund zum Fuß) vorwiegt, was am kontrahierten Tier nicht zu konstatieren ist. Am Leib bilden die Nervenzellen mit ihren Fortsätzen ein ungleichmäßig weitmaschiges Netz (Textfig. 2). Ein regelmäßiger Verlauf der Nervenzellfortsätze ist an den unteren Teilen der Tentakel zu beobachten (Taf. II, Fig. 2), hier ziehen nämlich die ziemlich zahlreichen Nervenfasern aneinander parallel den Tentakeln entlang. Die Nervenzellen zeigen auch eine Streckung in derselben Richtung.

Wenn man sehr kleine Individuen zur Untersuchung benützt, so gelingt es ab und zu, die fast zu einer Kugel kontrahierten Tiere dazu zu veranlassen, sich mit dem Munde oder Fuße an den Objektträger festzusetzen und diese dann in derselben Lage mit dem Deckgläschen zu fixieren. Auf diese Weise gewinnt man die Ansicht des Mund- und Fußpoles und dabei stellt sich heraus, daß hier die Verlaufsrichtung nicht so unbestimmt ist wie am Leib, u. zw. am Fußpol die regelmäßige Anordnung der Nerven-Zellen und -Fortsätze viel deutlicher ausgebildet ist, als am Mundpol.

Um die mit Drüsenzellen besetzte Fußscheibe findet man einen ganz distinkt ausgebildeten Ring von dicht angeordneten Nervenzellen und Nervenzellfortsätzen (Taf. II, Fig. 6). Die Nervenzellen sind im Sinne der zirkulär verlaufenden Nervenfasern in die Länge gezogen. Bei der Seitenansicht ist dies selbstverständlich nicht so deutlich zu sehen, weil das Tier bei der Untersuchung stark deformiert (seitlich ausgebuchtet) wird und der Ring doch nicht so mächtig und konzentriert ist, daß er unter solchen Verhältnissen als solcher imponieren könnte. Wie ich schon früher erwähnt habe, fällt auch bei der Seitenansicht dieser Region die große Anzahl von Nervenzellen auf und man sieht die Hauptfasern zirkulär (in der Querachse) verlaufen. Außer den ringsverlaufenden Hauptfasern gibt es auch solche, welche in der Längsrichtung und schräg verlaufen. Nach oben hin steht der Nervenring mit dem allgemeinen Nervenplexus in Verbindung. Nach unten hin strahlen zahlreiche Nervenzellen mit ihren Fortsätzen zwischen die Drüsenzellen aus.

Ein ähnliches Verhältnis, aber schwächer ausgebildet, finden wir am Mundfelde (Textfig. 2). An der Peripherie des Mundfeldes verlaufen die Nervenzellen und ihre Fortsätze zirkulär und stehen mit jenen der Tentakel und andererseits mit jenen des Leibes im

Zusammenhänge. Gegen die Mundöffnung hin ziehen die Nervenzellen radiär, was mit dem an Längsschnitten Beobachteten übereinstimmt. Es war leider nicht zu entscheiden, was mit den Nervenfasern geschieht, die bis zum Mundrande verlaufen, ob sie nämlich an demselben endigen, oder ob sie etwa am Übergange vom Ektoderm zum Entoderm in das letztere umbiegen und dortselbst weiter verlaufen, wo sie dann die sehr stark ausgebildete entodermale Muskulatur der Mundscheibe innervieren würden.

Wie man bei der seitlichen Flächenansicht deutlich sehen kann, ist der Verlauf der Nervenzellfortsätze nicht an die Grenzen der Epithelmuskelzellen gebunden. Die Nervenzellen, wie auch ihre Fortsätze liegen in verschiedenen Höhen (Randansicht); ein einzelner Nervenfortsatz verläuft nicht in seiner ganzen Länge in derselben Höhe, sondern mehr wellig. Die Nervenzellfortsätze können sich überkreuzen.

Jetzt wollen wir uns der Frage über die Zusammenhänge der Nervenzellen untereinander zuwenden. Das wichtigste Resultat der Anwendung der Methylenblaumethode bei Hydra ist der sichere Nachweis eines plexusartigen Nervennetzes im Ektoderm. Bis jetzt wurde nach den durch Mazerationsmethode gewonnenen Präparaten mehr auf das Vorhandensein eines solchen geschlossen, als daß er in der Tat gesehen worden wäre. Dabei ist Hydra der meist und best untersuchte Hydroidpolyp.

Die meisten Hauptfortsätze der Nervenzellen dienen dazu, eine Verbindung zwischen Nervenzellen herzustellen (Taf. II, Fig. 3, 4, 5, 12). Bei sehr vielen Nervenzellen findet man überhaupt nur solche Fortsätze, welche die Verbindung der Nervenzellen vermitteln; andere zeigen außer dieser Verbindung noch frei endigende Fortsätze. Somit hätten wir zwei Arten von Nervenzellen zu unterscheiden, nicht was die Größe anbelangt, sondern in bezug auf die Verwendung der Fortsätze. Die beiden Nervenzellarten unterscheiden sich auch in ihrer Lagerung voneinander, wie man das bei der Randansicht konstatieren kann. Die Nervenzellen mit Fortsätzen, die nur zur Verbindung der Nervenzellen dienen, liegen mehr der Stützlamelle, d. h. der Muskelfaserschichte an, die anderen höher.

Gewöhnlich sind die Nervenzellen durch Fortsätze direkt verbunden; es kann aber auch der Fall eintreten, daß der Fortsatz einer Nervenzelle an einen anderen Fortsatz herantritt, der zwei Nervenzellen verbindet. An der Stelle, wo sich auf diese Weise

drei Fortsätze begegnen, findet man gewöhnlich eine knotenförmige Verdickung (Taf. II, Fig. 1, 3). In einzelnen Fällen ist ein Zusammentreffen von vier Fortsätzen in demselben Punkt beobachtet worden. Es kann vorkommen, daß sich zwei Nervenzellen zuerst durch einen direkten Fortsatz verbinden, außerdem durch einen zweiten, zu welchem ein anderer Nervenzellfortsatz (von einer dritten Nervenzelle her) hinzutritt, was man durch das Bestehen einer primären Nervenzellverbindung untereinander (WOLFF) nicht erklären kann. Wir müssen annehmen, daß die Verbindungen der Nervenzellen untereinander, ebenso wie mit anderen Zellarten sekundärer Natur sind.¹⁾ Die Verbindungsarten können sich noch weiter komplizieren, als es oben beschrieben worden ist (Taf. II, Fig. 1, 3, 4, 5).

Ein weiteres Resultat der vitalen Methylenblaufärbung ist, daß sich ein Zusammenhang der im Ektoderm der Tentakel liegenden Nervenzellen mit jenen des Leibes nachweisen ließ, den man bis jetzt auf Grund von physiologischen Reizversuchen angenommen hat. Damit ist gezeigt worden, daß sich das Nervennetz wirklich im gesamten Ektoderm in kontinuierlichem Zusammenhange befindet.

Außer den Nervenzellfortsätzen, die nur zur Verbindung der Nervenzellen untereinander dienen, gibt es noch dreierlei Fortsätze, wenn wir die zuerst zu besprechenden, frei endigenden Fortsätze der Sinnesnervenzellen mitrechnen.

Die Sinnesnervenzellen entsenden ihre Sinnesfortsätze auf dem kürzesten Wege zur Oberfläche, wo sie mit einem Endknöpfchen aufhören (Taf. II, Fig. 8, 9, 22). Nicht immer erreicht der Sinnesfortsatz die freie Oberfläche, sondern er kann in verschiedener Höhe zwischen den Epithelmuskelzellen enden. In einzelnen Fällen teilt sich der Sinnesfortsatz in zwei oder noch mehr Äste, von welchen jeder mit einem Knöpfchen endet (Taf. II, Fig. 9, 21). Gegen die Stützlamelle hin sendet die Sinnesnervenzelle zwei bis drei Fortsätze, welche gewöhnlich mit Nervenzellen im Zusammenhang stehen (Taf. II, Fig. 22). Oft läßt sich für den basalen Fortsatz der Sinnesnervenzelle nicht nachweisen, daß er mit einer Nervenzelle im Zusammenhange steht, sondern er verläuft, den Muskelfasern anliegend, eine mehr oder minder weite Strecke, wird immer dünner und schwindet zuletzt,

¹⁾ Vergleiche dazu die während des Druckes der vorliegenden Arbeit erschienene Abhandlung von R. GOLDSCHMIDT: Das Nervensystem von *Ascaris lumbricoides* und *megaloccephala*. Ein Versuch, in den Aufbau eines einfachen Nervensystems einzudringen. I. Teil. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 90, 1908.

ohne daß man feststellen könnte, ob er etwa an eine Muskelfaser herantritt, weil die Muskelfasern ungefärbt bleiben und nicht zu erkennen sind; am Ende des Fortsatzes sind wieder keine Enddifferenzierungen ausgebildet. Auch an gewöhnlichen Nervenzellen habe ich solche Hauptfortsätze beobachtet, die sich nicht zu einer anderen Nervenzelle begeben, sondern frei endigen. Dieser Umstand spricht auch dafür, daß die Verbindungen der Nervenzellen untereinander sekundärer Natur sind, indem sie sich durch Verbindung solcher, frei endigender Hauptfortsätze gebildet hätten.

Von den anderen zwei Arten von Nervenzellfortsätzen (Nebenfortsätze der Nervenzellen) ist besonders die eine von großer Wichtigkeit. Es sind dies kurze, von den Nervenzellen ausgehende Fortsätze, die in den meisten Fällen mit einem Knöpfchen endigen; an diesen erscheinen sehr häufig die früher erwähnten Flüssigkeitstropfen. Die meisten der Nervenzellen entsenden solche Fortsätze, die ich wegen ihrer Form und ihres Verlaufes als motorische bezeichnen möchte. Sie liegen der Muskelschicht an, es ist aber nicht möglich, mit Sicherheit zu entscheiden, auf welche Weise sich die Endknöpfchen mit den Muskelfasern oder vielleicht mit dem diese umgebenden Plasma in Verbindung setzen, ob es bloß ein Adhieren, ein Kontakt, oder ob es eine innigere Verwachsung ist. Daß es sich um innervierende Nervenfortsätze handelt, ist nicht zu bezweifeln. Endbäumchenbildungen wurden in keinem Falle beobachtet. Die Muskelinnervierungsfrage erschwert der Umstand, daß die Muskelfasern im Leben bei Methylenblaufärbung gar nicht zu sehen sind. Nach dem, was wir an Zapfpräparaten gesehen haben, scheint es viel wahrscheinlicher, daß es sich bei der Innervation von Muskelfasern nicht um einen losen Kontakt handelt, sondern daß eine Verklebung, wenn nicht Verwachsung vorliegt. Eine Nervenzelle kann zwei bis drei solcher motorischer Fortsätze haben (Taf. II, Fig. 1, 3, 12). Diesen, wenigstens teilweise, motorischen (weil sie daneben auch als Schaltzellen funktionieren) Nervenzellen gegenüber könnte man solche, die keine motorischen Fortsätze haben, als rein zwischenleitende Nervenzellen, Schaltzellen, ansprechen.

Zuletzt wären noch die Nervenfortsätze dritter Art zu erwähnen, die sich von den vorherigen dadurch unterscheiden, daß sie nicht von einer Nervenzelle, sondern von einem Hauptnervenfortsatz, d. h. von einem, der zwei Nervenzellen verbindet, ausgehen (Taf. II, Fig. 4, 5). Sie sind kurz und endigen mit einem Knöpfchen an der Muskelschicht, sind also vermutlich motorisch. Man könnte vielleicht einwenden, daß es sich bei diesen kurzen, blind

endigenden Fortsätzen um abgerissene Hauptfortsätze handelt. Dem ist entgegenzustellen (außer dem Vergleiche mit den Befunden anderer Methoden), daß diese Fortsätze etwas dünner sind als die Hauptfortsätze und ganz scharf mit einer Anschwellung am Ende aufhören (Taf. II, Fig. 14) und daß man sie auch an minimal gedrückten Tieren wohl sehen kann. Die Nervenfortsätze sind überhaupt, wie ich schon früher erwähnt habe, sehr dehnbar und reißen nicht leicht.

Die an der Taf. II, Fig. 12 zu oberst stehende Zelle scheint eine Sinnesnervenzelle zu sein (an plattgedrückten Tieren ist es nicht immer leicht zu entscheiden), die außer dem Sinnesfortsatz, basal einen Verbindungsfortsatz (Hauptfortsatz) und noch einen sich teilenden motorischen Fortsatz zu haben scheint. Ähnliches sieht man an der Fig. 11 und 20 derselben Tafel, wo dies, weil es eine Randansicht ist, noch deutlicher erscheint. In diesen Fällen würde eine und dieselbe Zelle alle drei Funktionen bestreiten. Jedenfalls ist die Arbeitsteilung unter den nervösen Elementen von Hydra nicht vollständig durchgeführt.

Nur in einzelnen Fällen beobachtete ich, wie ein kurzer, blind endigender Nervenfortsatz an eine Nesselzelle herantrat. Der Nervenfortsatz schien mit dem Plasma der Nesselzelle zu verschmelzen (Taf. II, Fig. 18). Hier würde also eine Innervation der Nesselzelle vorliegen. Ich muß aber bemerken, daß dieser Befund nicht als sicher bezeichnet werden kann. In erster Linie muß es befremdend wirken, daß dies nur in vereinzelt Fällen zu sehen war, was gegenüber den Hunderten von Nesselzellen, an welchen nichts derartiges beobachtet werden konnte, noch mehr an Wert verliert. Durch den auf die untersuchte Hydra ausgeübten Druck wird diese so abgeplattet, daß die Nesselzellen, die an der Oberfläche aufgestellt sind, beinahe in dieselbe Ebene zu liegen kommen wie die basiepithelialen Nervenzellen und deren Fortsätze, und da ist es durchaus möglich, daß in einzelnen Fällen einige Nesselzellen an die Stellen zu liegen kommen, an welchen eine Nervenfasern endigt, wodurch ein Bild der Nesselzelleninnervation hervorgerufen wird. Es muß weiter auffallen, daß bei der Randansicht nie etwas Ähnliches beobachtet wurde, ebensowenig an den Tentakeln, wo man es am ehesten erwarten würde. Auf Grund meiner Beobachtungen kann ich keine Innervation der Nesselzellen behaupten. In keinem Falle habe ich um die Nesselkapsel selbst etwa sich verzweigende Nervenfasern (ein Nervennetz) beobachten können.

An der Tentakelbasis haben sich ziemlich häufig Sinneszellen gefärbt (Taf. II, Fig. 7, 15, 23). Es sind längliche, schmale, bis zur Oberfläche reichende Zellen. Am freien Ende wurden keine besonderen Differenzierungen gesehen, höchstens eine kleine Verdickung. Basal setzt sich die Sinneszelle gewöhnlich in zwei Fortsätze fort, mittelst welcher sie mit Nervenzellen im Zusammenhange steht. Die Sinneszellen der Mundscheibe konnten wegen der früher erwähnten Umstände nicht beobachtet werden. An der Fußscheibe sind die bereits etwas weiter differenzierten Sinnesnervenzellen mit Knöpfchen am freien Ende sehr häufig zu sehen (Taf. II, Fig. 21).

In der Literatur finden wir drei positiv lautende Angaben über die Anwendung der Methylenblaumethode zur Untersuchung des Nervensystems von Hydra. Die bedeutendste dieser Angaben ist jene von MIYASHIMA (SCHWALBE: Jahresbericht über die Fortschritte der Anatomie und Entwicklungsgeschichte, IV. Bd., 1899, S. 287. K. MIYASHIMA: Über die Nervenzellen der Hydra. The zool. Magazine, X. Bd., Nr. 115, 1898. Ref. OSAWA). Leider ist es mir nicht gelungen, die Arbeit von MIYASHIMA selbst einzusehen, sie ist mir nur durch das sehr kurze Referat von OSAWA bekannt geworden und so kann ich sie nicht voll berücksichtigen. Im Referate ist angegeben, daß MIYASHIMA zwei Nervenzellarten unterscheidet: größere, die plexusartig untereinander durch Fortsätze verbunden sind und nicht der Innervation dienen, und kleinere, die einerseits mit größeren Nervenzellen in Verbindung stehen und andererseits die Innervation anderer Zellen besorgen. Die großen wären als die zentralen Nervenzellen und die kleinen als die peripheren zu deuten. Auf Grund meiner Beobachtungen kann ich dieser Einteilung nur insoferne beipflichten, als es wirklich Nervenzellen gibt, die nur mit anderen Nervenzellen in Verbindung stehen, und solche, die außerdem auch blind endigende Fortsätze besitzen. In ihrer Größe und Lagerung unterscheiden sich also die beiden Nervenzellarten nicht voneinander.

Die zweite Angabe, die nur insoferne positiv ist, als sie sich auf das Färben der Hydra mit Methylenblau bezieht, ist jene schon vorher erwähnte von R. ZOJA (23). Die Arbeit von ZOJA (es ist unter Nr. 23 hinten nur die Hauptarbeit zitiert, es existiert von R. ZOJA über denselben Gegenstand noch je eine deutsch und französisch geschriebene Arbeit) enthält einen Irrtum; ZOJA hat

die ausgefällten Kristalle von Methylenblau für Nervenzellen und Fortsätze gehalten. Es ist merkwürdig, daß bis jetzt die Angaben von R. ZOJA keine gründliche Widerlegung erfahren haben. WOLFF (20) hat nur für manche von den durch ZOJA dargestellten Gebilden den Zweifel aufkommen lassen, daß es Kristalle oder überhaupt Kunstprodukte sind. Es ist eine leichte Sache, die Gebilde, welche ZOJA als Nervenzellen beschrieben hat, auch außerhalb des Körpers von Hydra herzustellen. Wenn man die wirklichen Nervenzellen einmal gefärbt gesehen hat, wird man nie in den Fehler verfallen, diese Gebilde als Nervenzellen anzusprechen. Die Kristalle von Methylenblau treten in den von Flüssigkeit erfüllten Vakuolen und auch in den Intrazellularräumen nur dann auf, wenn die Färbung nicht gelungen ist, meistens wenn die Farblösung nicht gut filtriert war. Auf der Taf. I (Fig. 12, 13, 14) gebe ich einige Bilder von solchen ausgefällten Kristallen. Ganz konstant treten die Kristalle bei der Färbung der Seehydroiden auf. Die Kristalle sind dunkelblau bis violett und ganz opak. Sie senden oft ziemlich lange, starre Fortsätze aus und man kann beobachten, wie diese in die Länge wachsen und zuletzt auch die Zellwand durchbrechen. Manchmal sind die Kristalle ganz fädig und machen den Eindruck von nervösen Endbäumchen (z. B. um eine Nesselkapsel herum). Somit können wir über die Angaben von ZOJA, ohne sie näher zu berücksichtigen, hinweggehen.

Es sei zuletzt noch die Angabe von WOLFF (20) erwähnt. In seiner Zusammenfassung unserer Kenntnisse über das Nervensystem der polypoiden Cnidarier gibt WOLFF an, daß er mit teilweisem Erfolg die Methylenblaumethode bei Hydra angewendet hat. Es haben sich aber merkwürdigerweise dabei gar keine Nervenzellen gefärbt, sondern bloß Fibrillengeflechte um die Nesselzellen herum ganz ähnlich jenen von ZOJA beschriebenen. Die Deutung dieser Geflechte als nervöse Endigungen muß ich entschieden zurückweisen, und zwar aus mehreren Gründen. Ich habe wirklich prächtige Methylenblaufärbungen bei Hydra erzielt, daß man sie sich nicht besser wünschen kann. Es konnte überhaupt keine Innervation der Nesselzellen mit Sicherheit nachgewiesen werden, geschweige denn so komplizierte Endgeflechte. Bei der Fällung des Urteils (die nach WOLFFS eigenem Ausspruch nicht ohne Zögern vor sich gegangen ist), ob diese Geflechte nervöser Natur seien, hat sicher der Umstand, daß WOLFF von vorneherein die Nesselzellen als sinnesperzipierend gehalten hat, mitgewirkt. Auch kann man sich bei dem Anblicke der WOLFFSchen Abbildung des Vergleiches mit

ähnlichen von ZOJA gegebenen nicht erwehren, um so weniger, als sich WOLFF auf die Angaben von ZOJA beruft. Mit der Zurückweisung dieser Angaben von WOLFF verlieren auch die auf Grund dieser Angaben aufgestellten Schemen „des primären interzellulären Reflexbogens“ ihren Wert. Außerdem zeichnet WOLFF eine mit Methylenblau gefärbte Nervenfasern, die in ihrer Mitte dunkler gefärbt ist als an den Rändern; diese dunklere mittlere Partie deutet WOLFF als Neurofibrille. Dem gegenüber ist zu bemerken, daß an Fasern, die sicher Nervenfasern sind, nie, weder durch Methylenblau noch durch andere Farbstoffe, Neurofibrillen gefärbt worden sind. Über die Struktur der Nervenzellfortsätze habe ich schon berichtet.

Nach den kritischen Betrachtungen der Angaben von R. ZOJA (23) und M. WOLFF (20) stellt sich also heraus, daß keine von beiden der Kritik bei dem Vergleiche mit meinen eigenen Befunden standhalten kann.

Allgemeiner Teil.

A. Zusammenfassung der anatomisch-histologischen Befunde.

Wie die vorliegende Untersuchung gezeigt hat, besteht das Nervensystem von Hydra aus folgenden Elementen: Nervenzellen (und zwar rein leitende und andere auch motorische zugleich) samt Nervenzellfortsätzen, Sinnesnervenzellen und Sinneszellen (die des Ektoderms in drei Unterarten vorhanden: die der Tentakel, der Mundscheibe und des Fußes, im Entoderm nur eine Art).

Die Nervenzellen liegen basiepithelial zwischen den Epithelmuskelzellen und sind im ganzen Ektoderm, von den Tentakelspitzen bis zur Fußscheibe verbreitet. Häufiger als sonst sind die Nervenzellen an der Mundscheibe, wo sie peripher ringförmig angeordnet sind und gegen die Mitte des Mundfeldes radiär einstrahlen, sowie an der Fußscheibe, wo sie einen deutlichen, aber nicht so kompakten Nervenring, wie es etwa bei den Medusen der subumbrellare Nervenring ist, bilden. Das gilt für das Ektoderm. Im Entoderm fehlen die Nervenzellen in den Tentakeln durchaus und am Leibe sind sie in verhältnismäßig geringer Anzahl vorhanden. Die Sinnesnervenzellen sind nur im Ektoderm, und zwar am ganzen Leibe beobachtet worden. Die Sinneszellen finden sich hauptsächlich an der Mundscheibe und den inneren basalen Teilen der Tentakel, sowie an der Fußscheibe. Im Entoderm, besonders in der Fußregion finden sich schmale, lange Zellen, die man mit SCHNEIDER wohl als Sinneszellen bezeichnen kann.

Dadurch, daß die überall im Ektoderm vorkommenden Nervenzellen mittelst Nervenfasern (in welchen keine Neurofibrillen nachgewiesen werden konnten) im Zusammenhange stehen, kommt ein plexusartiges Netz mit den beiden Verdichtungscentren am Mundfelde und der Fußscheibe zustande. An den Tentakeln verlaufen die Nervenfasern in der Längsrichtung, an der Mund- und Fußscheibe ringförmig und am Leibe unregelmäßig. Mit den Nervenzellen stehen die Sinnesnervenzellen und Sinneszellen in Verbindung. Von den Nervenzellen (nicht allen) und ihren Fortsätzen gehen kürzere, mittelst kleiner Anschwellungen blind endigende Fortsätze aus, welche vermutlich der motorischen Funktion obliegen, d. h. die Muskelfasern innervieren, denen sie anliegen. Die Innervation der Nesselzellen ist nicht konstatiert worden. Im Entoderm ist ein kontinuierlicher Nervenplexus nicht mit Sicherheit nachgewiesen worden.¹⁾

B. Physiologisches.

Dem oben geschilderten Baue des Nervensystems von Hydra entspricht auch die Funktion. In dieser Hinsicht sind physiologische Versuche von vielen Autoren ausgeführt worden [s. bei WOLFF (20) und WAGNER (28)]. Auch ich selbst habe die Reaktionsart auf die Berührungsreize hin untersucht und bin zu folgenden, größtenteils in Übereinstimmung mit den Angaben anderer Autoren stehenden Resultaten gekommen.

Hydra ist an der gesamten Oberfläche reizbar und antwortet auf Berührungsreize durch Kontraktion der Muskelfasern. Am empfindlichsten ist die Mund- und Fußscheibe. Einzelne Teile sind ziemlich unabhängig vom ganzen, indem sie auch getrennt (abgeschnitten) lebhaft reagieren, z. B. abgeschnittene Tentakel. Der Reiz löst zunächst an der betroffenen Stelle die Reaktion aus und verbreitet sich erst allmählich weiter. Je schwächer der Reiz ist, desto lokalisierter ist die Reaktion; so ist es möglich, bei schwacher Reizung einen Tentakel zur Kontraktion zu bringen,

¹⁾ Das Nervensystem von Hydra (im Ektoderm) ist nach dem Typus eines Nervennetzes (ВЕТНЕ) gebaut. Man kann nicht gut von Neuronen reden, weil die Zellen direkt durch plasmatische Fortsätze verbunden sind und weil Hydra gar zu weit steht von den Tieren, für welche der Begriff des Neurons (Wirbeltiere) aufgestellt worden ist. Eine Ganglienzelle (RETZIUS, ВЕТНЕ) von Hydra ist kaum vergleichbar der Ganglienzelle eines Wirbeltieres. Die Frage, ob die Fortsätze primärer oder sekundärer Natur sind, ist nicht entschieden, da die Entstehungsweise des Nervennetzes nicht bekannt ist. Nach der Verbindungsart zu schließen ist die Verbindung eine sekundäre. Vergleiche dazu die Bemerkung auf S. 27.

ohne die anderen zugleich dazu zu veranlassen. Es läßt sich dies gut im Aquarium beobachten. Ein einzelner Tentakel kontrahiert sich, nachdem sich die Beute (z. B. eine kleine Cypris) daran gefangen hat, und das Beutetier zum Munde gebracht wird, ohne daß die übrigen vollkommen ausgestreckten Tentakeln davon betroffen werden.

Bekanntlich ist Hydra auch spontaner Bewegung (Ortsbewegung auf der Unterlage) fähig, wenigstens ist man nicht imstande, eine äußere Ursache der Ortsveränderung anzugeben. Die Nesselkapselexplosion wird durch einen chemischen Reiz (unabhängig vom Nervensystem) ausgelöst [WAGNER (18)]. Außer auf Berührungseize antwortet Hydra auch auf stärkere chemische, thermische und galvanische Reize hin mit einer Bewegung (bzw. Kontraktion). Eine tonusartige Kontraktion ist bei Hydra nicht beobachtet worden.

Das Zusammenziehen der Tentakel und des Leibes auf einen Reiz hin erscheint uns verständlich, d. h. durch Muskelkontraktion bedingt, nicht aber das oft sehr weitgehende Ausstrecken der Tentakel, das nicht durch eine Erschlaffung der Muskelfasern erklärt werden kann. Da könnte man, wenigstens was den Leib anbelangt, an eine Kontraktion der entodermalen ringförmig verlaufenden Muskelfasern denken. Es würde also die entodermale Muskulatur aus inneren Ursachen (weil die Ausstreckung gerade nur dann eintritt, wenn das Tier von keinen äußeren Reizen getroffen wird) und ganz unabhängig von der ektodermalen Muskulatur arbeiten. Bei anderen Hydroidpolypen, bei welchen kein solches Ausstreckungsvermögen beobachtet wird (*Tubularia*, *Obelia*, *Campanularia* etc.) finden wir auch die entodermale Muskulatur, besonders am Leibe, schwach oder gar nicht ausgebildet.

Anderer Funktion würde die entodermale Muskulatur der Mundscheibe obliegen, nämlich der Schließung des Mundes; sie ist da ringförmig (konzentrisch um den Mund) angeordnet und wirkt bei Kontraktion als Splinkter.

Was die Dehnbarkeit der Tentakeln anbelangt, so müssen wir hier andere Ursachen annehmen als bei dem Leibe, hier gibt es keine entodermale Muskulatur. Wenn wir also sehen, daß die soliden Tentakel, wie sie viele Meereshydroiden haben, nicht so weit ausgestreckt werden können wie die hohlen der Hydra, so können wir wohl annehmen, daß das unter Druck stehende Wasser der Gastralhöhle bei dem Strecken des Leibes auch die Ausdehnung der hohlen Tentakel veranlaßt (ähnlich wie bei Aktinien). Der Mund ist nämlich bei Hydra immer fest geschlossen, besonders im

ausgestreckten Zustände (bei Kontraktion der Ringmuskeln des Entoderms).

Durch diese Betrachtungen kommen wir zur Frage von dem Verhältnisse des ektodermalen Nervensystems zu dem entodermalen. Histologisch ließ sich, wie wir gesehen haben, ein Zusammenhang zwischen den Nervenzellen beider Blätter nicht nachweisen, es sind bloß Möglichkeiten eines solchen Zusammenhanges gegeben, und zwar erstens durch die Stützlamelle hindurch, in welcher sich plasmatische Fäden nachweisen ließen; zweitens ist es möglich, wenn auch nicht nachgewiesen, daß die Nervenzellen vom Mundrande aus ihre Fortsätze über die Umschlagstelle des Ekto-Entoderms zu den entodermalen Muskelfasern senden. Der letzte Fall hätte nur einen lokalen Wert, da wir nicht berechtigt sind, für das Entoderm einen Nervenplexus anzunehmen, weiterhin zeigt gerade das Entoderm der Mundscheibe eine große Armut an Nervenzellen.

Nach den Versuchen von BETHE (1) dürfen wir nicht annehmen, daß die Muskelfasern an sich beim Bestehen eines Nervensystems den Reiz weiterleiten. BETHE hat aber mit einer Skyphomeduse experimentiert, in deren Ektoderm ein verhältnismäßig hoch differenziertes Nervensystem entwickelt ist. Im Entoderm von Hydra zeigt aber das Nervensystem, wenn man überhaupt von einem System sprechen kann, sehr primitive Verhältnisse, so daß die Reizleitung mittelst der Muskelfasern nicht als ganz ausgeschlossen gelten soll. Besonders, wenn es hier zu keinem zusammenhängenden Plexus gekommen ist, wie ich vermute, dann müssen wir sogar eine solche Reizleitung durch die Muskeln annehmen, ohne Rücksicht auf das Bestehen oder Fehlen eines Zusammenhanges zwischen ektodermalen und entodermalen Nervenzellen. Wir sehen, daß die entodermalen Muskelfasern gleichmäßig reagieren, obwohl auch sie einzeln, jede für sich, sich zu kontrahieren imstande sind [NÜSSBAUM (12)]. Das dürfte aber nicht zustande kommen, wenn eine Reizleitung vollkommen fehlen würde und nach den Nervenfasern sind die Muskelfasern die ersten, die man dazu für fähig halten möchte.

Bei der Unzugänglichkeit des Entoderms für experimentelle Eingriffe, ist man beim Studium der Nerven- und Muskelverhältnisse des Entoderms nur auf die Beobachtung des lebenden Tieres und die Überlegung angewiesen. Wir wollen sehen, ob wir bei der Betrachtung der Bewegungen von Hydra genötigt sind, einen innigeren Zusammenhang und ein Zusammenarbeiten des ektodermalen Neuromuskelsystems mit dem entodermalen anzunehmen.

Schon die Stellung der Muskelfasern, im Ektoderm Längsmuskeln, im Entoderm Ringmuskeln, schließt für die gewöhnlichen Bewegungen ein Zusammenarbeiten aus. Für das Ausstrecken haben wir es schon gesehen, da können sich die ektodermalen Muskelfasern nicht aktiv beteiligen (von einer aktiven Streckung der Muskelfasern ist nichts bekannt; es muß nur eine langsame Erschlaffung angenommen werden). Beim Zusammenziehen des Leibes kommen nur die ektodermalen Muskelfasern in Betracht, weil sich dabei der Körper verkürzt und zugleich verdickt, was auf eine Dehnung oder wenigstens Erschlaffung der entodermalen Ringmuskeln hindeutet. Bei der Krümmung des Leibes auf eine Seite (was auch eine sehr oft vorkommende Bewegungsart bei Hydra ist) kontrahieren sich die ektodermalen Muskeln einseitig (die der Gegenseite müssen gedehnt werden); diese Bewegungsart kann ganz ohne Beteiligung der entodermalen Muskeln vor sich gehen. Mittelst Krümmungsbewegungen kann sich Hydra bekanntlich auch vorwärts bewegen; spannräupchenartig, die Hauptarbeit wird dabei offenbar von den ektodermalen Längsmuskeln geleistet. Bei den bis jetzt besprochenen Bewegungsarten, und das sind die häufigst vorkommenden, kommen entweder nur die ektodermalen Muskelfasern in Betracht oder (bei Kontraktion des Leibes) nur die entodermalen, und zwar schließt dabei die Aktion der einen Muskelschichte die der anderen aus. Es könnte doch keine Streckung des Leibes erzielt werden, wenn die ektodermalen Muskeln kontrahiert blieben und beim Zusammenziehen des Körpers gilt das umgekehrte. Daraus folgt, daß wir für das Zustandekommen der oben besprochenen Bewegung kein Zusammenarbeiten, sondern vielmehr eine große Selbständigkeit der beiden Muskelschichten voneinander konstatieren müssen und weiter, daß auch die Nervensysteme beider Blätter unabhängig voneinander sind (das gilt für den Leib).

Etwas anders sind die diesbezüglichen Verhältnisse am Mundkegel. Wenn das Tier am Mundkegel grobmechanisch gereizt wird, so kontrahieren sich nicht die ektodermalen, radial gestellten Muskelfasern, was zu einem Öffnen des Mundes führen würde, sondern die entodermalen Muskeln (die ringsverlaufenden Sphinkteren). Da wird also der Reiz von außen auf die entodermalen Muskeln übertragen. Die Hauptfunktion der Muskelfasern des Mundkegels besteht im Aufnehmen der Beute und nachher im Auswerfen der unverdaulichen Reste. Das letztere muß auf einen inneren Reiz hin vor sich gehen (Funktion der entodermalen Sinneszellen?), das erstere ist kombiniert. Beim Aufnehmen und Verschlucken der Beute spielt, wie man das experimentell schon oft nachgewiesen hat [neuerdings

von WAGNER (18)], der von außen kommende chemische Reiz eine wichtige Rolle, weil ein bloßer Kontaktreiz keine Schluckbewegung auslösen kann. Auf einen kombinierten chemisch-taktischen Reiz hin öffnet sich die Mundöffnung (durch Kontraktion der ektodermalen Muskeln) und umfaßt die Beute, jetzt tritt erst die entodermale Muskulatur in Aktion. Durch eine Kontraktionswelle, die von oben nach unten geht, wird das Beutetier in die Gastralhöhle befördert. Wir finden auch bei ganz sessilen thekaten Hydroiden in der Proboscis gut ausgebildete Muskulatur im Ekto- und im Entoderm, und bei Eucopella, wie schon erwähnt, sind im Entoderm der Proboscis auch Sinneszellen nachgewiesen, was alles mit der Tätigkeit der Proboscis im Zusammenhange steht. Was die Proboscis anbelangt, so können wir eine direkte Übertragung des Reizes vom Ektoderm zu dem Entoderm annehmen, wenn sie auch baulich nicht nachgewiesen werden konnte. Aus dem ganzen ergibt sich, daß die Teile, wenn sie auch vom Tiere als Ganzem beherrscht werden, ziemlich selbständig sind.

Die Tatsache, daß sich am Mundkegel der Anfang einer Konzentration des Nervensystems bemerkbar macht, wird niemanden wundern. Die Proboscis hat ja die wesentlichsten Funktionen, was die Kommunikation mit der Außenwelt anbetrifft, auszuführen (besonders in Hinsicht auf den Nahrungserwerb). Die Hydra ist aber eine der wenigen Polypenformen, die sich frei auf der Unterlage bewegen und unter diesen (z. B. *Haleremita cumulans*, *Protohydra Leuckartii*, *Polypodium hydriforme*, *Microhydra Rydéri* etc.) scheint Hydra die beweglichste Form zu sein (speziell mittelst der Fußscheibe) und so werden wir das Vorhandensein einer Nervenzellsammlung und Ringbildung an der Fußscheibe verständlich finden: der Fuß funktioniert zugleich als Tastorgan.

Bei den solitären und stockbildenden Hydroiden, die ja regelmäßig an ihrem Körper eine chitinige Hülle ausgebildet haben und sessil sind, findet man am unteren Körperteil keine Sinnes- und Nervenzellen, soviel aus den bisherigen ziemlich spärlichen Untersuchungen bekannt ist [JICKELI (9)]. Bei den untersuchten Meereshydroiden (*Eudendrium Tabularia*, *Campanularia*) sind die Nervenzellen hauptsächlich an den Tentakeln und der Proboscis gefunden worden. Allerdings hat CITRÖN (4) bei *Syncoryne* auch im Ektoderm des Coenosarks Zellen gefunden, die er als Nervenzellen deutet, obwohl sie nach der Abbildung vielmehr an die indifferenten Zellen erinnern. Es wäre

nicht berechtigt, bei den stockbildenden Hydroiden auf das Vorhandensein von Nervenzellen im Coenosark zu schließen, wenn auf das Berühren des Periderms hin die Hydranten bzw. deren Tentakel reagieren, weil ja in diesem Falle die Erschütterung des ganzen Stämmchens und nicht der fortgeleitete Reiz die Bewegung der Tentakel an den Hydranten veranlaßt, wie ich mich an Tubularia überzeugen konnte. Da Hydra von jeglichen Peridermbildungen frei und überdies frei beweglich ist, so sind die Bedingungen gegeben, welche eine Ausbildung des Nervensystems begünstigten, und so kam es dazu, daß die, was die geschlechtliche Fortpflanzung anbelangt, sich so einfach verhaltende Hydra hinsichtlich des Nervensystems höhere Ausbildung zeigt, als die Medusen produzierenden Meereshydroiden, bei welchen die freibewegliche geschlechtliche Generation, eben die Medusen, eine noch weitere Konzentration des Nervensystems und Ausbildung der Sinnesorgane zeigen, als Hydra selbst. Da sieht man sehr klar die Beziehung der Ausbildung des Nervensystems zu der Beweglichkeit.

Die bei Hydra vorgefundenen Verhältnisse in bezug auf das Nervensystem kann man nur betreffs einzelner nicht besonders wesentlicher Punkte mit den diesbezüglichen Verhältnissen bei anderen Hydroidtypen vergleichen, wie z. B. was das Vorkommen der Nerven-elemente und ihre Lagerungsart anbetrifft; über die Verbindungsart ist recht wenig Sicheres bekannt, da ja in keinem Falle irgend eine spezifische nervenfärbende Methode mit Erfolg angewendet wurde. Von den außer Hydra bekannten Süßwasserhydroiden [*Microhydra Ryderi* (POTS), *Polypodium hydriforme* (USSOW), *Limnocoelium Sowerbii* (ALLMAN)] ist nur für *Polypodium* nach Ussow (17) bekannt, daß es Nervenzellen besitzt, von den übrigen ist nicht einmal das bekannt.

Was die Meereshydroiden anbelangt, so hat man mit wenigen Ausnahmen [z. B. *Monobrachium parasiticum* MEREJ nach J. WAGNER (19)] überall dort, wo man nach Nervenzellen gesucht hat, diese auch gefunden. Die Genauigkeit unserer diesbezüglichen Kenntnisse ist über das schon von v. LENDENFELD (10, 11) und JICKELI (9) Ermittelte kaum hinausgekommen. Abgesehen von einigen Abweichungen, fand man überall, daß sich an den Hydranten, und zwar im Ektoderm, gleichmäßig zerstreute Nervenzellen finden und daß sie in der Proboscis oft häufiger vorkommen als sonst [v. LENDENFELD (11), JICKELI (9), CITRON (4), PAULY (13)]. Auch Sinneszellen wurden häufig beobachtet, besonders an der Proboscis und der Spitze der Tentakel. Was die Verbindungsart anbelangt (das ist schon früher erwähnt

worden), so reichten nicht die angewandten Methoden aus, um in diesem Punkte zu sicheren Resultaten zu kommen. Mir selbst gelang es in einigen wenigen Fällen bei *Tabularia* intra vitam mit Methylenblau Nervenfärbungen von sehr kurzer Dauer zu erzielen; es waren bipolare, mit sehr langen Fortsätzen versehene Nervenzellen, die sich dabei gefärbt haben, und zwar an der Proboscis.

Interessant ist die Tatsache, daß man an sich freibewegenden Planulae von *Gonothyrea* und *Clava* [WULFERT (21), HARM (7)], und zwar am Sinnes- oder Scheitelpol, der bei der Bewegung nach vorn gekehrt wird, Nerven- und Sinneszellen findet. Dieser Scheitelpol entspricht dem Fußpol der Hydra. Bei der Festsetzung befestigen sich die Planulae mit dem Scheitelpole und dabei werden die Nerven- und Sinneszellen rückgebildet (WULFERT). Was Hydra anbelangt, so ist für sie eher anzunehmen, daß die reichere Ausbildung der nervösen Elemente am Fußpol eine sekundäre Bildung ist; die Histogenese ist bei Hydra leider unbekannt, und so ist es nicht möglich, etwas Bestimmtes zu sagen.

Literaturverzeichnis.

1. A. BETHE, Allgemeine Anatomie und Physiologie des Nervensystems. Leipzig 1903.
2. M. CHAPEAUX, Contribution à l'étude de l'appareil de relation des Hydroméduses. Arch. de Biol. XII. 1892.
3. C. CHUN, Coelenterata in BRONNS Klassen und Ordnungen des Tierreiches. Bd. II. 2. Abt. Leipzig 1902.
4. E. CITRON, Beiträge zur Kenntnis des feineren Baues von Syncoryne Sarsii Lov. Archiv f. Naturgesch. 1902.
5. P. EHRLICH, Über die Methylenblaureaktion der lebenden Nervensubstanz. Biol. Centralbl. Bd. 6. 1887.
6. O. HAMANN, Der Organismus der Hydroidpolypen. Jen. Zeitschr. f. Naturw. Bd. 8. 1882.
7. K. HARM, Die Entwicklungsgeschichte von Clava squamata. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 73. 1903.
8. C. JICKELI, Der Bau der Hydroidpolypen. I. Morph. Jahrb. Bd. 8. 1883.
9. — Der Bau der Hydroidpolypen. II. Morph. Jahrb. Bd. 8. 1883.
10. R. v. LENDENFELD, Über Coelenteraten der Südsee. 3. Mitt. Über Wehrpolypen und Nesselzellen. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 38. 1883.
11. — Über Coelenteraten der Südsee. 4. Mitt. Eucopella campanularia nov. gen. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 38, 1883.
12. M. NUSSBAUM, Über die Teilbarkeit der lebendigen Materie. 2. Mitt. Beiträge zur Naturgeschichte des Genus Hydra. Arch. f. mikroskop. Anat. Bd. 29. 1887.
13. R. PAULY, Untersuchungen über den Bau und die Lebensweise der Cordylophora lacustris. Allg. Jen. Zeitschr. f. Naturw. Bd. 36. 1902.
14. K. C. SCHNEIDER, Histologie von Hydra fusca mit besonderer Berücksichtigung des Nervensystems der Hydroidpolypen. Arch. f. mikroskop. Anat. Bd. 35. 1890.
15. F. E. SCHULZE, Über den Bau und die Entwicklung von Cordylophora lacustris Allm. Leipzig 1871.
16. — Über den Bau von Syncoryne Sarsii Lov. Leipzig 1873.
17. M. USSOW, Eine neue Form von Süßwasser-Coelenteraten. Morph. Jahrb. Bd. 12. 1887.
18. G. WAGNER, On some Movements and Reactions of Hydra. Quart. Journ. of microsc. sc. Vol. 48. 1905.

19. J. WAGNER, Recherches sur l'organisation de *Monobrachium parasiticum* Merej. Arch. f. Biol. Bd. 10. 1890.
20. M. WOLFF, Das Nervensystem der polypoiden Hydrozoa und Scyphozoa. Zeitschr. f. allg. Physiol. III. 1903.
21. J. WULFERT, Die Embryonalentwicklung von *Gonothyrea loveni*. Allg. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 71. 1902.
22. R. ZOJA, Alcune ricerche morfologiche e fisiologiche sull' Hydra. Boll. sc. Pavia. Vol. 12. 1890.
23. — Intorno ad alcune particolarità di struttura dell' Hydra. Rend. Ist. Lomb. Milano. Vol. 25. 1892.
24. J. Hadži, Vorversuche zur Biologie von Hydra. Arch. f. Entwicklungsgeschichte. Bd. XXI. 1906.

Tafelerklärung.

Allgemein, auch für die Textfiguren gültige Bezeichnungen.

<i>C</i> Knidocil;	<i>K B</i> Nesselbildungszelle;
<i>Cu</i> Kutikularsaum der ektodermalen Epithelmuskelzellen;	<i>K N</i> Nesselzellfortsatz;
<i>D</i> Fußdrüsenzelle;	<i>N</i> Nervenzelle;
<i>E</i> Endknöpfchen;	<i>M</i> Muskelfaser;
<i>E K</i> Ektoderm;	<i>N F</i> Nervenzellfortsatz;
<i>E T</i> Entoderm;	<i>P</i> Plasmabrücken;
<i>F</i> Flüssigkeitstropfen;	<i>S</i> Sinneszelle;
<i>G</i> Grenze der ektod. Epithelmuskelzellen;	<i>S F</i> Sinnesfortsatz;
<i>I</i> Indifferente Zellen;	<i>S N</i> Sinnesnervenfortsatz;
<i>I</i> Interzellularraum;	<i>Z</i> Stützlamelle;
<i>K</i> Nesselzelle;	<i>Z K</i> Zellkern.

Tafel I.

Fig. 1. Sinneszelle aus dem Ektoderm von *Hydra fusca*. Zupfpräparat. An der freien Fläche ein Sinneshaar, an dem basalen Ende die nervösen Fortsätze. Leitz. Ok. 2. Obj. 7.

Fig. 2. Zwei entodermale Nährmuskelzellen (bzw. nur die basalen Teile derselben) und eine Nervenzelle dazwischen. Die Fortsätze der Nervenzelle kleben so fest an dem die Muskelfasern umgebenden Plasma, daß die Verbindung auch auf Klopfen mittelst einer Nadel an das Deckgläschen nicht zerstört werden konnte. Zupfpräparat. Zeichenapp. Ok. 2. Obj. 7.

Fig. 3. Ent. Nährmuskelzelle. Die Fortsätze der Nervenzelle kleben fest am Plasma der Nährmuskelzelle. Zupfpräparat. Zeichenapp. Ok. 2. Obj. 7. W. Wimpern.

Fig. 4. Alles wie in Fig. 3.

Fig. 5. Sinneszelle aus dem Ektoderm. Zupfpräparat. Zeichenapp. Ok. 2. Obj. 7.

Fig. 6. Basaler Teil einer Nährmuskelzelle mit einer ihm anliegenden Sinneszelle. Zupfpräparat. Ok. 2. Obj. 7.

Fig. 7. Eine entodermale Nährmuskelzelle mit einer Sinneszelle. Zupfpräparat. Ok. 2. Obj. 7.

Fig. 8. Entodermale Sinneszelle. Zupfpräparat. Zeichenapp. Ok. 4. Obj. 7.

Fig. 9. Ektodermale Fußdrüsenzelle mit einer Sinneszelle. Zupfpräparat. Ok. 2. Obj. 7.

Fig. 10. Ektodermale Fußdrüsenzelle mit angelagerten Nervenzellen. Zupfpräparat. Ok. 2. Obj. 7.

Fig. 11. Eine Gruppe von Fußdrüsenzellen mit angelagerten Nervenzellen. Zupfpräparat. Ok. 2. Obj. 7.

Fig. 12. Kontur einer ektodermalen Muskelepithelzelle von der Fläche gesehen. In der Zelle ist ein Kristall von Methylenblau ausgefällt (von R. ZOJA als nervös angesprochen). Nach dem Leben gezeichnet. Ok. 4. Öl-Imm. $\frac{1}{12}$.

Fig. 13 und 14. Dasselbe wie in Fig. 12, nur von der Seite gesehen. Die Kristalle liegen in den Vakuolen. Der Inhalt der Vakuole war zuerst dunkelblau gefärbt; nachdem die Farbe ausgefällt worden ist, wurde er wieder farblos. Nach dem Leben gezeichnet. Ok. 4. Öl-Imm. $\frac{1}{12}$.

Fig. 15. Stück eines Längsschnittes durch die Stützlamelle, um die dieselbe durchziehenden Plasmafäden zu zeigen. *H. fusca*. Mit Sublimatessigsäure fixiert und Eisenhäm. gefärbt, Zeichenapp. Ok. 4. Imm. $\frac{1}{12}$.

Fig. 16. Nerven- und Sinneszellen im Ektoderm der Mundscheibe von *H. fusca*; Längsschnitt; Präparationsmethode wie in Fig. 15 angegeben. Ok. 4. Imm. $\frac{1}{12}$.

Fig. 17. Sinnes- und Nervenzellen von *H. fusca* im Ektoderm der Mundscheibe. Längsschnitt. Zeichenapp. Ok. 4. Imm. $\frac{1}{12}$.

Fig. 18. Nesselwulst aus dem Tentakel von *Hydra fusca*. Längsschnitt. Ok. 4. Imm. $\frac{1}{12}$. Zeichenapp.

Fig. 19. Das freie Ende einer Sinneszelle aus dem Ektoderm der Mundscheibe. Ok. 4. Imm. $\frac{1}{12}$. Zeichenapp.

Fig. 20. Sinneszelle aus dem Tentakel von *H. fusca*. Längsschnitt. Ok. 4. Imm. $\frac{1}{12}$. Zeichenapp.

Fig. 21. Eine Sinneszelle (Ektoderm) mit zwei Sinneskegeln an der freien Oberfläche. Längsschnitt aus der Mundscheibenregion. Ok. 4. Imm. $\frac{1}{12}$. Zeichenapp.

Fig. 22. Eine sehr lange und schmale Sinneszelle aus dem Ektoderm der Mundscheibe. Längsschnitt. Ok. 4. Obj. Imm. $\frac{1}{12}$. Zeichenapp.

Fig. 23. Sinnes- und Nervenzellen. Längsschnitt. Mundscheibe. Ektoderm. Ok. 4. Imm. $\frac{1}{12}$. Zeichenapp.

Fig. 24. Dasselbe wie in Fig. 23, (von einem anderen Individuum. Ok. 4. Obj. Imm. $\frac{1}{12}$.

Fig. 25. Sinneszelle aus dem Tentakel von *H. fusca*. Längsschnitt. Ok. 4. Imm. $\frac{1}{12}$. Zeichenapp.

Fig. 26. Nervensinneszellen. Längsschnitt, Ektoderm der mittleren Leibesregion. Ok. 4. Imm. $\frac{1}{12}$.

Fig. 27. Nervensinneszelle. Längsschnitt. Ektoderm der mittleren Leibesregion. Ok. 4. Imm. $\frac{1}{12}$. Zeichenapp.

Fig. 28. Fußdrüsenzellen und Sinnesnervenzellen dazwischen. An der Oberfläche der Drüsenzellen sind Stützfibrillen ausgebildet. Längsschnitt. Ok. 4. Imm. $\frac{1}{12}$. Zeichenapp.

Fig. 29. Sinneszelle im Ektoderm. Längsschnitt durch die untere Leibesregion. Ok. 4. Obj. 7.

Fig. 30. Sinnesnervenzelle mit einem Endbläschen. Längsschnitt durch das Ektoderm. Ok. 4. Imm. $\frac{1}{12}$.

Fig. 31. Sinnesnervenzelle. Längsschnitt. Ektoderm, Ok. 4. Imm. $\frac{1}{12}$. Zeichenapp.

Fig. 32. Sinnesnervenzelle, an der Grenze zwischen Leib- und Fußregion. Ektoderm. Ok. 4. Imm. $\frac{1}{12}$.

Fig. 33. Sinnesnervenzelle. Längsschnitt. Ektoderm. Ok. 4. Imm. $\frac{1}{12}$. Zeichenapp.

Fig. 34. Nerven- und Sinnesnervenzellen. Längsschnitt durch die mittlere Körperregion. Ok. 4. Imm. $\frac{1}{12}$. Zeichenapp.

Tafel II.

Sämtliche Figuren der II. Tafel sind nach *intra vitam* mit Methylenblau gefärbten Tieren nach dem Leben gezeichnet, und zwar ursprünglich bei der Vergrößerung Leitz Ok. 4. Öl-Imm. $\frac{1}{12}$, nachher wurden alle Figuren (außer 6, 13, 14) um die Hälfte (linear gemessen) verkleinert. Alle Zeichnungen beziehen sich auf *Hydra viridis*.

Fig. 1. Teil des Nervennetzes von der Fläche gesehen, und zwar aus der oberen Hälfte des Leibes.

Fig. 2. Nervenzellen aus der Tentakelbasis, von der Fläche gesehen. Die Nervenzellfortsätze längs verlaufend.

Fig. 3. Teil des Nervennetzes, von der Fläche gesehen, aus der mittleren Partie des Leibes.

Fig. 4. Dasselbe wie oben. Das Tier war stark kontrahiert.

Fig. 5. Ein weiteres Beispiel des Nervennetzes von der Fläche gesehen.

Fig. 6. Teil des Fußnervennetzes. Blick auf die Fußscheibe. Ok. 4. Obj. 7.

Fig. 7. Eine Sinneszelle. Randansicht. Tentakelbasis.

Fig. 8. Nervensinneszelle mit einem Endknöpfchen an der freien Oberfläche. Mittlere Körperregion.

Fig. 9. Nervensinneszelle mit geteiltem Sinnesfortsatz, jeder mit je einem Endknöpfchen. Fußregion. Randansicht.

Fig. 10. Der Stützlamelle anliegende Nervenzellen. Randansicht. Die rechts liegende Nervenzelle (Nervensinneszelle) sendet einen mit dem Endknöpfchen versehenen Fortsatz zur Oberfläche, von einem anderen Nervenzellfortsatz derselben Nervensinneszelle geht ein ebenfalls mit Endknöpfchen versehener Fortsatz zu den Muskelfasern ab. Mittlere Körperregion.

Fig. 11. Eine Sinnesnervenzelle, deren Sinnesfortsatz mit seinem Endknöpfchen die Oberfläche nicht ganz erreicht. Basal steht die Sinnesnervenzelle mit einer Nervenzelle im Zusammenhange. Randansicht. Untere Körperregion.

Fig. 12. Teil eines Nervennetzes von der Fläche gesehen. Mittlere Körperregion.

Fig. 13. Stück eines Nervenzellfortsatzes mit Flüssigkeitstropfen. Ok. 4. Imm. $\frac{1}{12}$. Zeichenapp.

Fig. 14. Nervenzelle mit zwei kurzen mit Endknöpfchen versehenen Fortsätzen. Ok. 4. Imm. $\frac{1}{12}$. Zeichenapp.

Fig. 15. Sinneszelle in Verbindung mit einer Nervenzelle. Tentakel. Randansicht.

Fig. 16. Nervenzelle mit einem Flüssigkeitstropfen (*F*).

Fig. 17. Nervenzelle mit Nervenfortsätzen, die zur Stützlamelle ziehen.

Fig. 18. Nervenzelle (*N*) mit anliegenden Nesselzellen (*K*) und einem Flüssigkeitstropfen (*F*).

Fig. 19. Zwei Nervenzellen mit den der Stützlamelle parallel verlaufenden Nervenfortsätzen. Seitenansicht.

Fig. 20. Gruppe von Sinnesnervenzellen und Nervenzellen. Teils Randansicht.

Fig. 21. Gruppe von Sinnesnervenzellen und Nervenzellen. Randansicht. Fußregion.

Fig. 22. Typische Nervensinneszelle im Zusammenhange mit Nervenzellen. Randansicht.

Fig. 23. Sinneszelle aus dem basalen Teil des Tentakels. Randansicht.

Untersuchungen über das Nervensystem der Aktinien.

Von **Paul Grošelj**, cand. phil.

(Mit einer Tafel und 22 Textfiguren.)

Einleitung.

Die Untersuchungen über den feineren histologischen Bau und die Topographie des Nervensystems der Wirbellosen sind in allerletzter Zeit, besonders auf die Anregung von RETZIUS und APÁTHY, in den Vordergrund aller neurologischen Studien getreten. Sowohl Anhänger als auch Gegner der Neurontheorie glaubten, in den vereinfachten und daher leichter verständlichen Verhältnissen, die uns hier zutage liegen, neue Argumente für ihre Theorien finden zu können. Obwohl nun die gewonnenen Resultate hinter diesen Hoffnungen weit zurückgeblieben sind, so hatte die Neuron- bzw. die Metaneurontheorie doch einen großen heuristischen Wert, indem sie zum Ausgangspunkte unserer genaueren Kenntnis über den Bau des Nervensystems der Wirbellosen geworden ist. Überdies ergab der Vergleich zwischen den hier gewonnenen Resultaten mit jenen an den Wirbeltieren manche neue Gesichtspunkte. Wegen der technisch schwierigen Untersuchungsmethoden, speziell bei den niedersten Wirbellosen, und bei der außergewöhnlichen Vorsicht, die man bei der Konstatierung von Befunden wegen ihrer Tragweite anwenden muß, ist auf diesem Gebiete jedes sichergestellte neue Detail wertvoll. Einiges zur detaillierten Kenntnis des Nervensystems einer der niedersten Metazoengruppen, der Aktinien, beizutragen, ist der Zweck vorliegender Arbeit, die ich auf Anregung meines hochverehrten Lehrers Prof. Dr. B. HATSCHEK im Herbste 1904 begonnen habe. Für die rege Anteilnahme an der Arbeit als auch für die Mitteilung wichtiger leitender Gesichtspunkte spreche ich ihm meinen verbindlichsten Dank aus. Zu gleichem Danke bin ich auch den Herren Assistenten des II. zoologischen Institutes

Prof. Dr. K. C. SCHNEIDER und Dr. H. JOSEPH für zahlreiche Unterstützung und manche Ratschläge verpflichtet. Anderthalb Monate weilte ich zu Ostern 1905 in Ausführung dieser Arbeit an der k. k. zoologischen Station in Triest; dem Direktor derselben, Professor Dr. C. CORI, fühle ich mich besonders verpflichtet, da er mich mit frischem Untersuchungsmaterial während der ganzen Arbeitszeit aufs reichlichste versorgte, und zwar mit folgenden Spezies: *Cerianthus membranaceus* SPALL., *Actinia equina* L., *Actinia Cari* CHIAJE, *Anemonia sulcata* PENN., *Adamsia Rondeletii* CHIAJE, *Adamsia polliata* BOHADSCB, *Aiptasia mutabilis* GRAV., *Raguetis pulchra* ANDRES, *Heliactis bellis* ELLIS, *Bunodes gemmaceus* ELLIS, *Ilyanthus parthenopeus* ANDRES. [Bestimmt nach ANDRES (1).]

I. Untersuchungsmethoden.

Nach mehrmonatlichen resultatlosen Versuchen, das Nervensystem der Aktinien mit den Silbermethoden GOLGIS, RAMÓN Y CAJALS und BIELSCHOFSKYS sowie mit der Hämatoxylinimprägnation nach VIALLANES, mit Eisenhämatoxylin und Thionin darzustellen¹⁾, wandte ich mich der EHRLICHschen vitalen Methylenblaufärbung zu, obschon mit einigem Zögern, da bereits die Versuche von RETZIUS (19) mit derselben an den Cölenteraten negativ ausgefallen sind und ihre Anwendung an Aktinien CARLGRÉN (5) vollständig mißlang; HAVET (10) erwähnt zwar, daß ihm dieselbe an Aktinien einige Dienste geleistet hatte, hat jedoch bis jetzt die gewonnenen Resultate noch nicht publiziert.

Von der EHRLICHschen vitalen Methylenblaufärbung machte ich in folgender Weise Gebrauch: In einem gut durchlüfteten, mit Seewasser gefülltem Glasgefäße brachte ich die einzelnen Tiere zu voller Entfaltung; wenn dies geschehen, setzte ich mit einer Pipette von einer in Aq. dest. konzentrierten Methylenblaulösung dem Seewasser soviel Tropfen zu, bis dasselbe eine stahlblaue Farbe annahm, aber in größeren Mengen noch durchsichtig blieb, und durchlüftete gut. Durch eine spätere Kontrolle konstatierte ich, daß die Methylenblaulösungen eine Konzentration $\frac{1}{50}$ — $\frac{1}{10}$ ‰ aufwiesen; die von CARLGRÉN (5) gebrauchte Konzentration von 1‰ ist entschieden zu stark. Schon etwas vor einer Viertelstunde färben sich an den Tentakeln die epithelialen Endungen der ektodermalen Sinnesnervenzellen; das farblos gebliebene Ektoderm weist eine große

¹⁾ Nur die erste von allen genannten Methoden, die auch HAVET (10) und RETZIUS (21) teilweise gelang, lieferte einige jedoch unbrauchbare Nervenfragmente.

Menge von blauen Kügelchen auf, die sich nach unten in einen feinen, ablassenden Fortsatz ausziehen. Nach einer guten halben Stunde sind die Sinnesnervenzellen in ihrem ganzen Verlaufe gefärbt und man sieht von ihnen blaßblaue Nervenfasern auslaufen, die sich bei längerem Einwirken der Lösung immer intensiver färben. Gleichen Schritt mit der Färbung der Tentakel hält derjenige oberste Teil des Schlundrohres, der bei einem sehr gut entfalteten Tiere mit dem Methylenblau noch in Berührung kommt, ja er eilt in der Färbung sogar noch etwas voraus, was besonders für seine Schlundrinnen gilt. Sind einmal die Nervenfasern distinkt gefärbt, beginnt auch die darunter liegende Muskulatur sich zu bläuen und auch das übrige ektodermale Gewebe nimmt einen granulösen blaßblauen Ton an. Einen größeren Widerstand gegen das Eindringen des Methylenblau leisten die übrigen Körperpartieen; die Fußscheibe mit dem an sie grenzenden Teile des Mauerblattes reift erst nach einigen Stunden, während das übrige Mauerblatt und speziell die Mundscheibe sich gegen das Reagens am meisten ablehnend verhalten. Die Färbung der Nervenelemente auf der letzteren gelingt nur selten, und zwar dann, wenn die Tiere länger Zeit ruhig in schön ausgestrecktem Zustande verharren und wenig Schleim absondern. Die Färbung der inneren Körperpartieen gelingt nicht so regelmäßig wie die der äußeren, da das Methylenblau bei normalem Verhalten der Tiere in ihr Inneres nicht eindringen kann. Einige Arten, vor allem *Bunodes gemmaceus*, teilweise auch *Actinia equina*, *Adamsia Rondeletii*, *Ragactis pulchra*, *Ilyanthus parthenopeus* u. a. haben die vorteilbringende Gewohnheit, auf die Reizung mit Methylenblau und auf den Sauerstoffüberfluß, der bei starker Durchlüftung des Seewassers eintritt, in der Weise zu reagieren, daß sie das Schlundrohr als pralle Blase ausstülpen, ja einige drehen nach und nach den ganzen Körper wie den Finger eines Handschuhes um, wobei die inneren Organe mit dem Medium in Kontakt gelangen und ihre Nervenelemente sich färben; nur die entodermale Auskleidung der Körperwand und der Mundscheibe widersetzen sich jedem Färbungsversuche, weil sie meist von den inneren Organen der Tiere und von dicken Schleimmassen bedeckt werden; bei den anderen Spezies ist man gezwungen, den Körper aufzuschneiden.

Die äußeren Verhältnisse, die verschiedene physikalische Konstitution der Gewebe und ihr physiologischer Zustand bedingen das höchst verschiedene Gelingen der Reaktion. Frisches, reines, von sezerniertem Schleim nicht getrübbtes Seewasser begünstigt es, resistenteres Gewebe (Tentakel von *Bunodes*, *Cerianthus*, die Schlund-

röhren von *Bunodes*, *Actinia equina*, Fußscheibe von *Bunodes*) sind vorteilhafter, während weiche Gewebe, die unter dem Deckglase schon bei geringem Drucke zu einem Brei zerfließen, selten gefärbte Nerven-elemente aufweisen. Bei diesen (Tentakel von *Ilyanthus*, *Adamsia Rondeletii*, *Heliactis*) färbt sich das Plasma in diffus verstreuten blauen Kügelchen. Ebenso benachteiligt das bei vielen Aktinienarten anzutreffende Pigment das Gelingen der Färbung. Prall ausgestreckte, nicht Schleim absondernde Organe sind derselben zugänglicher, kontrahierte oder sehr dicke Gewebe sowie Tiere, die durch ein langes Verbleiben im Aquarium an Lebensfrische eingebüßt haben, sind zu Färbungszwecken minder geeignet.

Auch ist ein großer Unterschied in dem Verhalten sensibler und motorischer Nerven-elemente zu konstatieren. Während sich die Sinnesnervenzellen mit ihren Fortsätzen äußerst leicht und in stattlicher Anzahl darstellen lassen, färben sich die Ganglienzellen in sehr seltenen Fällen und dann ziemlich spät und meist nur sporadisch; das Gelingen schöner Ganglienzellenpräparate hängt von ganz unberechenbaren Zufälligkeiten ab. Der eben erwähnte Unterschied dürfte auf Differenzen chemischer Natur beruhen.

Die günstigsten Resultate unter allen von mir untersuchten Aktinien lieferten *Bunodes gemmaceus* und *Cerianthus membranaceus*: die Färbung der Tentakel bei beiden sowie des Schlundrohres an ersterem mißlingt bei einiger Übung nur in seltenen Fällen. Mit Ausnahme des Schlundrohres, welches sich bei den meisten untersuchten Arten als ein ziemlich gut tingierbares Organ erwies, erzielte ich an den Organen der übrigen Spezies in der Regel keine schönen Färbungen; jedoch gelang es mir, bei den meisten wenigstens einzelne Nerven-elemente zum Vergleiche darzustellen. Das verschiedene Verhalten der einzelnen Aktinienspezies gegen die Methylenblaufärbung ergibt sich aus den oben mitgeteilten Gesichtspunkten.

Von den verschiedenen Parteien der Tiere schnitt ich in einzelnen Intervallen, angefangen von einer viertelstündigen Einwirkungsdauer bis zu einer solchen von zwei Tagen ¹⁾, kleine Stückchen ab und preßte sie ziemlich intensiv unter dem Deckgläschen, um die tieferliegende Nervenfaserschichte der Beobachtung zugänglich zu machen; unter diesem Drucke leiden zwar die Nerven-

¹⁾ Die Tiere bleiben in der Lösung bei einer guten Durchlüftung eine ganze Woche und mehr am Leben, jedoch sind für die Untersuchung nur die ersten Stunden von Belang.

elemente, speziell die epithelialen Endigungen der Sinnesnervenzellen, allein es bleibt dessenungeachtet von denselben noch immer eine genügend große Anzahl intakt. Ist die Färbung gelungen, so ist es angezeigt, das dünngepreßte Häutchen mit Methylenblau zu benetzen und der Luft auszusetzen, die Färbung wird dadurch eine intensivere und distinktere.

Nach solchen frischen Totalpräparaten zeichnete ich den größten Teil der beigegebenen Abbildungen, weil die Konservierung derselben eine launenhafte ist und im Verlaufe der Nervenfasern viele Diskontinuitäten entstehen läßt. Durch feine Falten des Häutchens als auch infolge des angewandten Druckes bekommt man die Sinnesnervenzellen in schrägen seitlichen Ansichten, oft geradezu in einem optischen Längsschnitte zu sehen. Als Konservierungsflüssigkeit gebrauchte ich eine konzentrierte Lösung von Ammoniummolybdat in Aq. dest., sie hat jedoch die unvorteilhafte Eigenschaft, daß sie die Gewebe zu stark mazeriert; durch Zusatz einiger Tropfen Osmiumsäure wird diesem Übel zwar abgeholfen, allein man bekommt bei dieser Behandlung zu dunkle, schwer durchsichtige Präparate. Die Präparate wusch und entwässerte ich, um sie in Kanadabalsam einzubetten.

Das Zeichnen nach frischen Präparaten liefert zwar unzweideutige, deutliche Bilder, man kann jedoch bei den schnell ablassenden und absterbenden Geweben nicht den ganzen, oft geradezu erstaunlichen Reichtum an Nerven-elementen zeichnerisch festhalten.

II. Historisches.

Aus physiologischen Gründen wurde den Aktinien ein Nervensystem lange vor seiner definitiven Entdeckung zugeschrieben (QUATREFAGES 1842). Vor allem postulierte man ein solches auf Grund ihrer gut entwickelten Muskulatur und ihrer, oft scheinbar zielbewußten Antwort auf äußere Reize. A. v. HEIDER (1877, 1879) gelang es zuerst in seinem „Interbasalnetz“ des *Sagartia*- und *Cerianthus*-Ektoderms, die Nervenfaserschichte der Aktinien zu beobachten, er konnte jedoch zu keiner richtigen Deutung dieser Interbasalsubstanz gelangen. Letztere lieferten erst die Gebrüder HERTWIG (1879), welche zugleich einen vollen Beweis für die Stichhältigkeit ihrer Deutungsweise erbrachten. Sie beschrieben eine, den untersten basalen Teil des einschichtigen Aktinienepithels durchziehende Nervenfaserschichte, die sich im Ektoderm, mit Ausnahme von *Cerianthus*, nur auf dem prostomalen Teile des Tieres gut ausgebildet präsentiert und die im Entoderm an Mächtigkeit

zwar abnimmt, aber auch in den mehr apikal gelegenen Partien desselben stellenweise gut entwickelt anzutreffen ist. Die nervösen Fortsätze der tektepithelial gelegenen Sinnes-, Nessel-, Drüsenzellen und der subepithelial anzutreffenden Ganglienzellen liefern dieses Filzwerk. In topographischer Hinsicht konstatierten sie eine beginnende Konzentration der Nervenlemente auf der Mundscheibe; dieses nervöse „Zentralorgan“ besteht aus einem dicht unter dem Tentakelkranz um den Mund verlaufenden Nervenringe, der meist aus multipolaren Ganglienzellen besteht, und aus radiären Streifen, die von diesem Ringe gegen den Mund ausstrahlen und meist aus bipolaren, radiär orientierten Ganglienzellen aufgebaut sind.

Eine genauere historische Darstellung und Würdigung dieser als auch aller späteren histologischen und physiologischen Befunde am Aktiniennervensystem bringt die Arbeit von WOLFF (1904); ich beschränke mich daher im weiteren nur auf seine Untersuchungen und auf den von ihm noch unberücksichtigt gebliebenen Beitrag HAVETS (1901).

HAVET stellte mit der schnellen Silbermethode GOLGIS im gesamten Ekto- und Entoderm von *Methridium dianthus* ELLIS Nervenlemente dar, und zwar schlanke, meist bipolare Sinnesnervenzellen; die von ihnen auslaufenden Nervenfasern weisen im Verlaufe oft dickere Anschwellungen auf, welche HAVET als besonders kleine Nervenzellen deutet und ihnen die Funktion der Reizübertragung zuspricht. Die Kontinuität dieser, mit kleinen Nervenzellen versehenen Fasern mit den Ausläufern der Sinnesnervenzellen scheint ihm im Präparate durch künstliche Verlötung entstanden zu sein. Von den Fortsätzen der Sinnesnervenzellen steigen hie und da feine Ästchen ziemlich hoch zwischen die Deckzellen empor und endigen daselbst frei, andere wiederum durchqueren die Stützlamelle und stellen auf diese Weise eine Verbindung zwischen dem ekto- und entodermalen Nervensystem dar. In beiden erwähnten Körperpartien beobachtete HAVET auch vielverzweigte, meist ansehnliche Zellen, die er für motorische Nervenzellen hält und die er zahlreich auch in der Stützlamelle antraf, von wo sie Ausläufer in das Ekto- und Entoderm entsenden.

WOLFF (23), der seine Resultate mit den histologischen und physiologischen Befunden seiner Vorgänger verbindet, gelangt zu folgender Ansicht: Das gesamte Epithel der Aktinien wird von einem netzartigen Nervenplexus durchzogen, in welchem spärliche Nervenzellen eingestreut liegen und von dem sich Sinnesnervenzellen zur Oberfläche erheben; große Nervenzellen findet er ähnlich den

Gebrüdern HERTWIG auf der Mundscheibe. Mit diesem HERTWIG-schen Nervenring steht das gesamte Nervensystem in Verbindung; überdies ziehen, physiologischen Befunden zufolge, besondere Bahnen von jedem „Tentakelbasalzentrums“ zu allen anderen Tentakeln, von der Sohle zu den adoralen Partien, durch das Schlundrohr und die Drüsenstreifen der Mesenterialfilamente in das entodermale Nervensystem; diese Bahnen sollen fast ausschließlich aus den Nervenfortsätzen der zentral. d. h. adoral gelegenen Nervenzellen bestehen. Die Sinnesnervenzellen sind auf den Tentakeln zusammengedrängt, kommen aber auch auf den Septen, Akontien und der Mundscheibe vor. Die von den Nervenzellen ausgehenden motorischen Fasern endigen an den Muskelfasern mit motorischen Endplatten, die sekretorischen Fasern umspinnen in pericellulären Netzen die Drüsen- und Nesselzellen. In spindelförmigen, basiepithelial gelegenen Zellen, die er als Nervenzellen deutet, stellt er den NISSLSchen Tigroïdschollen ähnliche Gebilde dar.

Eine genauere Auseinandersetzung mit den hier zitierten Befunden bringe ich in den nächsten Abschnitten, in denen ich meine eigenen Resultate eingehend schildern will.

III. Zur Histologie des Nervensystems.

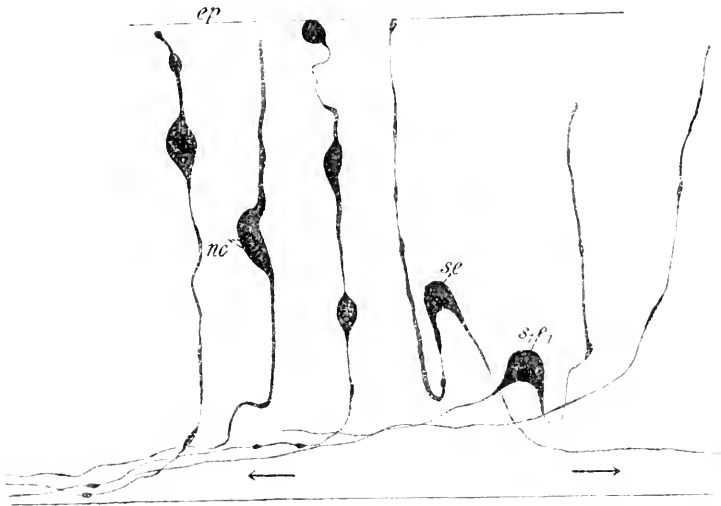
Die Sinnesnervenzelle. Wie schon erwähnt, färben sich bereits nach einer kurzen Einwirkungsdauer der Methylenblaulösung dicht unter der Oberfläche des Epithels rundliche oder gestreckte Gebilde, welche sich nach unten in einen schmäleren Hals ausziehen und sich bei längerer Einwirkungsdauer des Reagens als die Endigungen von Sinnesnervenzellen erweisen (Taf. Fig. 2). Läßt man den Färbungsprozeß längere Zeit dauern, so gewahrt man mit einer Immersionslinse bei Einstellung auf die Oberfläche des Epithels ein blaßblaues körniges Mosaik, bestehend aus Polygonen an vielen Stellen durch einen ungefärbt gebliebenen, stark lichtbrechenden Kreis unterbrochen. Es sind die Zellgrenzen der Deckzellen, zwischen denen ungefärbt gebliebene Nesselkapseln und Drüsenzellen eingestrent liegen. Auf diesem blaßblauen Felde stechen dunkelblaue Kügelchen oder Stäbchen hervor, auf denen man je ein — in den seltensten Fällen zwei (Taf. Fig. 2, s_1, h_1) — bei langer Färbungsdauer auch blaugefärbtes Sinneshaar sitzen sieht. Von ganz feinen, geschlungenen, einer Wimper ähnelnden Härchen, welche ich besonders im Schlundrohre von *Bunodes* beobachtete (Taf. Fig. 1 u. Textfig. 17 s, h), findet man alle Übergänge bis zu einem dicken, steifen, geraden oder leicht gebogenen, einer Borste

ähnlichen Haare (Taf. Fig. 2, *sh*). Dieses Haar sitzt in der Regel einer Verdickung der Sinnesnervenzelle auf, einem kleinen Knöpfchen (Taf. Fig. 2, *ekn*) oder einem ansehnlichen Kügelchen (Taf. Fig. 2, *ek*), hie und da auch einem geraden oder spiralg gedrehten Stiftchen (Taf. Fig. 2, *es*). Diese Endkörperchen endigen knapp an der Oberfläche des Epithels und nur ihre Sinneshaare ragen über dieselbe hinaus. Eine ganz eigentümliche Endigungsweise von Sinnesnervenzellen fand ich im Schlundrohre von *Bunodes* stark verbreitet. Die Sinnesnervenzellen endigen hier äußerst oft mit einem horizontal im Niveau der Epitheloberfläche gelegenen Stiftchen, das entweder, von oben gesehen, die Form einer sehr langgestreckten Ellipse aufweist oder aber in zwei feine Spitzen ausgezogen ist, so daß es mit einem monaxonen Spikulum große Ähnlichkeit aufweist (Taf. Fig. 1 und Textfig. 17, *es*). Dieses Stiftchen sitzt entweder einer dünnen Säule oder einer Verdickung auf und entsendet aus der Mitte (Taf. Fig. 1, Textfig. 17, *es*), manchmal auch seitlich ein feines Sinneshaar, dessen Wurzel in die länglich gestreckte Plasmamasse horizontal eingelagert sein kann und das in leichter Krümmung seitlich aus derselben hinausragt (Taf. Fig. 1, *sh*₁). Besondere Aufmerksamkeit verdient der Umstand, daß bei längerer Einwirkungsdauer des Reagens auch das Sinneshaar sich elektiv färbt, indem es ein mattglänzendes tiefes Blau annimmt. Diese Färbung ist es, die seine genaue Distinktion und Verfolgung ermöglicht, hingegen konnte ich die ungefärbten Wimpern und Geißeln der Deckzellen bei einer Flächenansicht nicht einzeln voneinander unterscheiden. Hie und da zeigen die Sinneshaare an ihrem Ende ein äußerst feines Knöpfchen (Taf. Fig. 2, *v*), welches manchmal auch in ihrer Mitte anzutreffen ist (Textfig. 17, *v*).

Die eben beschriebenen Endigungen der Sinnesnervenzellen gehen nicht unvermittelt in den kompakten, den Kern tragenden Leib ihrer Zelle über, sondern sie sitzen einem nach oben sich verjüngenden Halse des Zelleibes auf, der mit spindelförmigen Auftreibungen versehen ist (Textfig. 12, *sn*); in sehr vielen Fällen vermittelt den Übergang ein sehr feiner, mit kleineren Varikositäten oder auch größeren Anschwellungen versehener Faden, der in seiner Schwächigkeit einer Nervenfasern gleicht (Textfig. 15, *sn*). In einigen seltenen Fällen liefen von der vorletzten Auftreibung des distalen Zellfortsatzes statt eines einzigen zwei Ausläufer aus, von denen jedoch nur der eine die Epitheloberfläche erreichte (vgl. Textfig. 15, *sh*₁ *ni*). Oft sich verjüngend und sich wieder auftreibend erreicht die Sinnesnervenzelle nach unten die Nervenfaserschichte, in welche sie mit

einem, zwei oder auch mehreren Nervenfortsätzen sich auszieht. In einer der größeren Plasmaanschwellungen liegt der ovale oder rundliche Kern, aus welchem ein kuglrunder dunkelblauer Nukleolus hervorsteht; neben demselben beobachtete ich in einigen seltenen Fällen noch ein oder zwei kleinere tiefblaue Körnchen (Textfig. 1. *nc*). Bei der Konstatierung des Kernes muß man sich insoferne inachtnehmen, als unter der Einwirkung des Methylenblau Kunstprodukte, nämlich dunkler gefärbte, scharf begrenzte Plasma-bezirke im Zellkörper auftreten.

Fig. 1.



Aus verschiedenen Präparaten zusammengestellte Sinnesnervenzellen aus dem Ektoderm des Tentakels von *Cerianthus membranaceus*. Leitz, Ölim. $\times 12$, Ok. 4, auf $\times 3$ verkleinert. *ep* Grenze des Epithels, *nc* Nukleolen, *se* subepithelial gelegene Körper von Sinneszellen. Die Pfeile geben die Längsrichtung des Tentakels gegen die Basis hin an.

Die Lage des Zellkernes ist eine höchst verschiedene, man findet alle Übergänge von einer hochepithelialen über die medio- in eine basiepitheliale Lage.

Die Verbindung der Sinnesnervenzellen mit dem Körperepithel ist für sie, als Reize auffangende Neurone, nur insofern von Belang, als sie an seiner Oberfläche mit der Außenwelt in Kontakt gelangen können; in ihrer niedersten Ausbildung nehmen sie an der Bildung des Körperepithels noch vollen Anteil, in ihrer höheren Entwicklung suchen sie jedoch, nur den Kontakt mit der Reize vermittelnden Außenwelt aufrecht zu erhalten, im übrigen haben sie jedoch die Tendenz, sich von der Mitbildung des Körperepithels möglichst

zu emanzipieren. Diese, die Epithelbildung flüchtende, Tendenz der Sinnesnervenzellen zeigen uns die in Textfig. 1 zusammengestellten Zellen aus dem Tentakel von *Cerianthus* auch bei den Aktinien in Entstehung begriffen; in *se* und *s₁e₁* sieht man den kompakten Zelleib einer Sinnesnervenzelle schon ganz subepithelial gerückt in einer ähnlichen Lage, in welcher sich die Ganglienzellen befinden, ja noch mehr, der Zellkörper beginnt bereits eine horizontale Wanderung von seiner epithelialen Endigung gegen die Basis des

Fig. 2.



Sinnesnervenzellen aus dem Ektoderm des Tentakels von *Bunodes gemmaceus*. Leitz, Olim. 1₁₂, Ok. 4, auf $\frac{2}{3}$ verkleinert. *sn* Sinnesnervenzelle. Der Pfeil gibt die Längsrichtung des Tentakels gegen die Basis hin an.

Tentakels hin. Dies epithelofugale und zugleich zentripetale Tendenz der sensiblen Nervenzellen ist übrigens eine in der Tierreihe allgemein anzutreffende Erscheinung; auf einer ziemlich hohen Stufe tritt sie uns z. B. schon bei den Würmern entgegen (RETZIUS 20).

An ihrem proximalen Ende zieht sich die unipolare Sinnesnervenzelle in einen feinen Fortsatz aus, die bi- und multipolaren schnüren sich in der Regel zuerst ein, um sich wieder auszubreiten und in der Richtung der auslaufenden Nervenfasern in spitze Zipfel auszuziehen; ähnliche Zipfel findet man auch bei denjenigen bi- und multipolaren Sinnesnervenzellen, die sich schon höher oben zu einer

dünnen Faser ausgezogen haben. Die unipolaren Sinnesnervenzellen finden sich außer an den Tentakeln (*Cerianthus* und vielleicht auch *Bunodes*) in der Minderzahl, jedoch überall ziemlich reich vertreten, die bipolaren wiegen sonst vor, auch multipolare sind, besonders im Schlundrohre, keine Seltenheiten. Hie und da zeigt ein Nervenfortsatz nahe an seinem Ursprunge eine weitere Anschwellung, die zu einem neuen Ausgangspunkte von Nervenfasern wird (Textfig. 15. *vc*).

Mit den verschiedenen Körperpartieen, teilweise auch mit den verschiedenen Aktinienspezies ändert sich der Habitus der Sinnesnervenzellen. Während dieselben in allen übrigen Körperpartieen von *Bunodes* einen ziemlich gleichartigen, relativ voluminösen Habitus

Fig. 3.



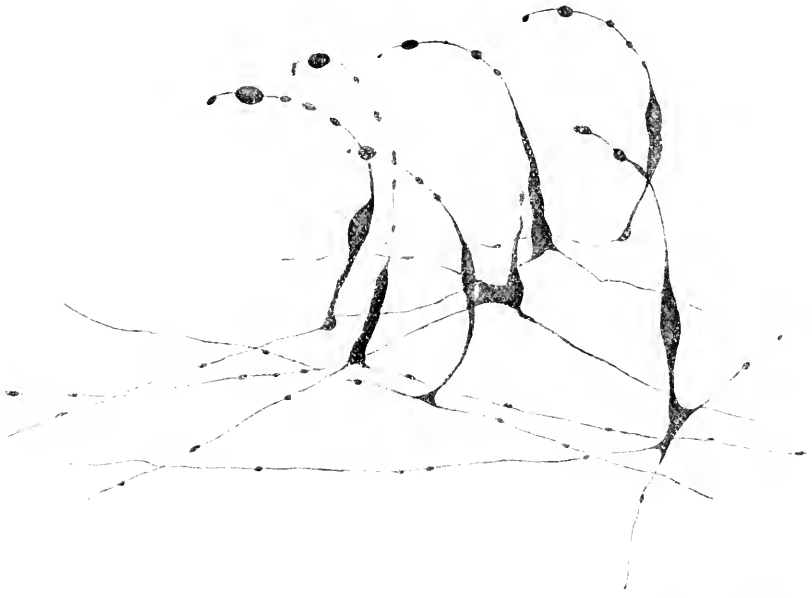
Entodermale Sinnesnervenzelle, *a*, *b*, *c* aus dem Tentakel, *d* aus dem Schlundrohre von *Bunodes gemmaceus*. Leitz, Ölim. 1_{10} . Ok. 4. auf $\frac{2}{3}$ verkleinert.

aufweisen, erscheinen sie im Epithel der Fußscheibe als langausgezogene, schwächliche, stark variköse Fäden (Textfig. 13, *sn*). Solche fadenförmige Sinnesnervenzellen fand ich übrigens auch im Tentakel desselben Tieres (Textfig. 2, *sn*), sie sind jedoch relativ seltene Erscheinungen und beeinflussen nicht das typische Aussehen eines gut gefärbten Tentakels, wie das bei der Fußscheibe der Fall ist. Im Entoderm sind die Sinnesnervenzellen der geringeren Mächtigkeit des Epithels entsprechend viel niedriger und gedrungener gebaut (Textfig. 3). Anastomosen zwischen den Nervenfasern der Sinnesnervenzellen beobachtete ich nicht, ausgenommen höchst seltene, einzeln stehende Fälle. Auch war von einem Zusammenhange derselben mit einem subepithelialen Nervennetz, wie ihn WOLFF (23) als allgemeinen Typus annimmt, nichts zu bemerken; jedes noch so dichte Gewirr von Nervenfasern konnte ich in seine Komponenten

einzeln auflösen und letztere auf weite Strecken als vollständig individualisierte Fasern verlaufen sehen (vgl. Textfig. 19). Eigentümliche, abnormale Anastomosen zwischen den Zellkörpern multipolarer, birnförmiger Sinnesnervenzellen zeigt uns die Textfig. 22. Es scheint mir von Interesse, zu erwähnen, daß oft ganze Parteien aneinanderliegender Sinnesnervenzellen dieselbe Art und Weise der Endigung aufweisen (Textfig. 17), ja daß sogar der ganze distale Teil der Zellen ähnlich gebaut erscheint (Textfig. 4 u. 16).

Was die vielen Anschwellungen des Zellkörpers und speziell der nervösen Fortsätze anbetrifft, so dürften sie auf einer durch

Fig. 4.



Sinnesnervenzellen aus der unmittelbaren Umgebung der Schlundrinne von *Actinia equina*.
Leitz, Ölim. $\frac{1}{125}$, Ok. 4, auf $\frac{1}{2}$ verkleinert.

das Methylenblau verursachten Quellung des Plasmas beruhen, welche ich übrigens auch an den Muskelfasern beobachten konnte (Textfig. 8, *vc*), die sonst ein ziemlich glattes und steifes Aussehen darbieten; jedenfalls aber sind für das Zustandekommen der Anschwellungen, speziell der größeren, Anhäufungen von Perifibrillärsubstanz oder Plasma maßgebend.

Über Neurofibrillen und ihre Gitter in den Sinnesnervenzellen werde ich weiter unten einige Mitteilungen machen.

Die Ganglienzelle. Eine gelungene, sehr vollständige Färbung der Ganglienzellen erhielt ich nur in einigen seltenen

Fällen, und zwar allein am Schlundrohre von *Bunodes*, sonst färbte sich nur da und dort sporadisch eine Ganglienzelle. Ihr Zellkörper liegt der Nervenfaserschichte auf, oft sogar ein wenig zwischen das Epithel hinaufgehoben, so daß seine Fortsätze in vertikaler Richtung ziemlich scharf in den horizontalen Verlauf der Nervenfaserschichte einbiegen (Textfig. 20, *gz*). Er hat eine spindelförmige, dreieckige oder ovoide Gestalt, je nachdem er zwei, drei oder mehreren Nervenfasern den Ursprung gibt; in der Richtung dieser letzteren zieht er sich in spitze Zipfel aus. In seinem Innern birgt er einen runden Kern mit je einem Nukleolus. Die auslaufenden Nervenfortsätze sind einander vollständig äquivalent; wohl bemerkt man hie und da, daß auf der einen Seite ein dicker Zellkörperfortsatz allmählich sich gabelt, während auf der entgegengesetzten Seite die Nervenfasern mehr direkt einem spitzen Zipfel entspringt (Textfig. 18, *gz*); oder es präsentiert sich der Ganglienzellenkörper in Form einer Zwiebel, aus welcher der eine Fortsatz allmählich sich auszieht, die anderen jedoch dem abgerundeten Teile mit einem kleinen Kegel ziemlich unvermittelt entspringen (Textfig. 18, *g₁z₁*); allein alle diese Verhältnisse sind ohne weitere Bedeutung und treten uns ganz ähnlich bei den Nervenfasern der Sinnesnervenzellen entgegen. Ziemlich nahe an ihrer Ursprungsstelle gabeln sich einige von den Nervenfasern, indem sie sich an dieser Stelle zu einem Dreiecke verdicken (Textfig. 20, *vc*). In bezug auf die Anzahl der Ausläufer überwiegen die tripolaren Ganglienzellen.

Es scheinen mir übrigens zwei topographisch gesondert auftretende Typen von Ganglienzellen vorhanden zu sein: einerseits findet man solche, deren Fortsätze eine möglichst große Fläche zu beherrschen suchen, letztere besitzen keine bestimmte, ausgesprochene Richtung und sind vielfach geschlängelt, unter diesen findet man begreiflicherweise selten bipolare Ganglienzellen (Textfig. 5 und 18); — andererseits beobachtet man Ganglienzellen, deren Fortsätze eine ganz bestimmte Bahn verfolgen, von welcher sie durch viele Gesichtsfelder, ja soweit man sie überhaupt verfolgen kann, nicht abweichen, diese Ganglienzellen sind, wie leicht einzusehen, meist bipolar und ihre Fortsätze verlaufen parallel zueinander (Textfig. 20). Erstere fand ich im nervösen Zentrum des Schlundrohres, letztere in der am meisten ausgesprochenen Bahn von Nervenfasern, nämlich längs der Schlundrinnen von *Bunodes*.

Die Nesselzelle. Schon die Gebrüder HERTWIG haben an Mazerationspräparaten die Beobachtung gemacht, daß das perikapsuläre Plasma der Nesselzelle sich in eine feine sich verästelnde Nerven-

faser auszieht. Diese Beobachtung konnte ich an Methylenblaupräparaten bestätigen und teilweise ergänzen.

Auf den Tentakeln und im Schlundrohre von *Bunodes* stellte ich nämlich Zellen dar, die in ihrem Äußeren einer Sinnesnervenzelle vollständig gleichen. Der Zellkörper zieht sich distal in eine feine, mit Varikositäten besetzte Faser aus, um knapp an der Oberfläche des Epithels mit einem Knöpfchen zu endigen, der proximale Teil verjüngt sich zu einer Nervenfasern, die sich, wenn sie die Nervenfaserschichte erreicht hat, meist gabelt; neben dem Kerne

Fig. 5.

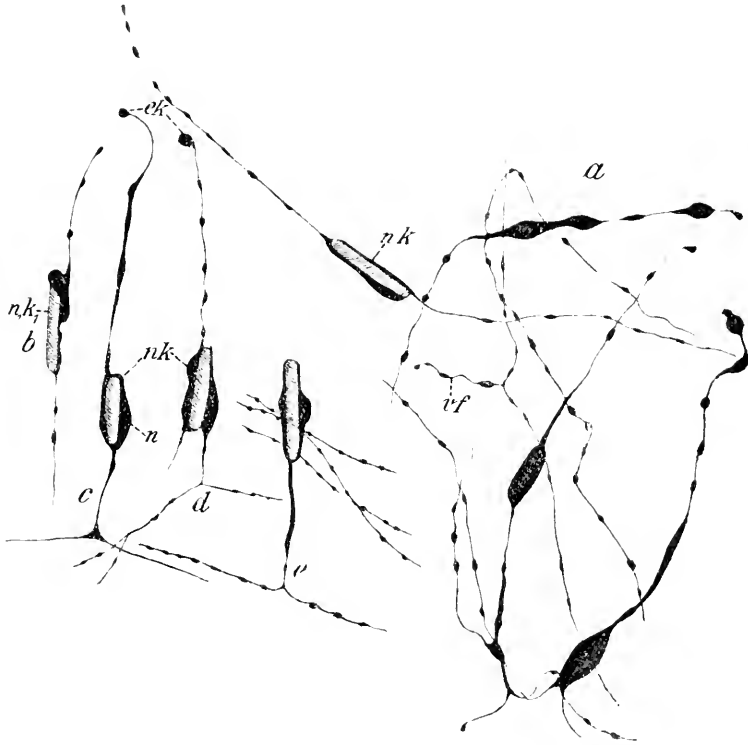


Ganglienzellen aus dem Schlundrohre von *Bunodes gemmaceus*. Leitz, Ölim. $\frac{1}{12}$, Ok. 4, auf $\frac{2}{3}$ verkleinert.

dieser Zellen findet man nun in ihrem Zellplasma eine Nesselkapsel eingelagert, welche je nach ihrer Entwicklungsstufe entweder ganz klein ist und von einem dicken Plasmamantel ringsherum umgeben wird, so daß sie im Vergleiche zur ganzen Zelle nur als ein kleiner Nebenbestandteil derselben erscheint (Taf. Fig. 5. *nk*), oder sich schon mehr in die Breite und Länge ausgezogen hat, so daß sie nur von einem dünnen Plasmahäutchen überzogen wird, welches bloß um den seitlich gelegenen Kern anschwillt oder am distalen Ende eine dickere Kappe aufweist (Textfig. 6, *n₁ k₁*). Vor der Bildung der Nesselkapsel wäre also eine solche Zelle von einer Sinnesnervenzelle nicht zu unterscheiden und sie dürfte auch die Funktion einer

solchen verrichten; ihr sensibler Fortsatz wird zum Nervenaufläuter der ausgebildeten Nesselkapsel. Einen Zusammenhang zwischen den Sinnesnervenzellen und den embryonalen Nesselkapseln vermutete schon FAUROT (9), indem er angibt, daß er letztere sehr oft an der Basis von Zellen vorfand, die den HERTWIGSchen Sinneszellen ähnlich sind.

Fig. 6.

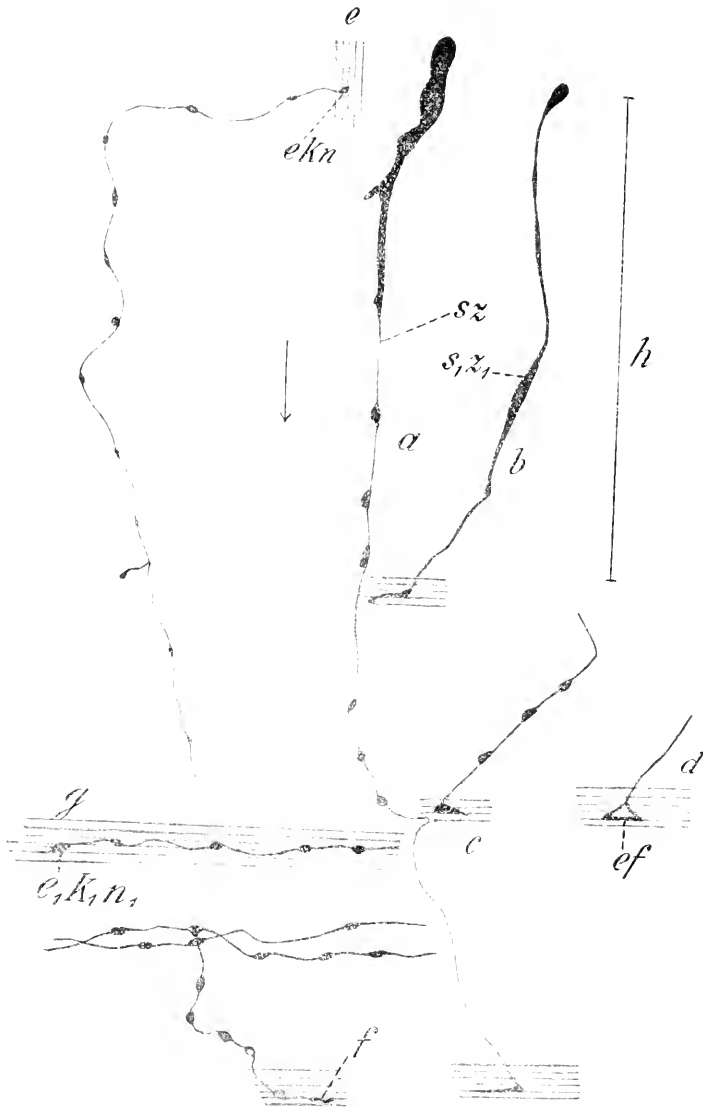


a Sinnesnervenzellen aus der Mitte des Schlundrohres, *b, c, d, e, f* Nesselkapselbildungszellen aus dem Schlundrohre, *b* von *Actinia equina*, *a, c, d, e, f* von *Bunodes gemmaceus*. Leitz, Ölim. ¹/₁₂, Ok. 4, auf ²/₃ verkleinert. *n* Kern, *nk* Nesselkapsel, *rf* vertikaler Fortsatz.

Den Zusammenhang des Nervensystems mit den Drüsenzellen, wie ihn die Gebrüder HERTWIG beschreiben, konnte ich nicht bestätigen, ebenso führten zu keinem Resultate die Versuche, den sekretorischen Endapparat, wie ihn WOLFF annimmt, darzustellen.

Die Muskelzelle. Im Ektoderm des Tentakels und des obersten Teiles des Schlundrohres von *Bunodes* fand ich einige lange, die Höhe des Epithels (Textfig. 7, *h*) weit übersteigende euepithelial gelegene Zellen von feinfadenförmiger Gestalt, die in

Fig. 7.



a, b Stützzellen, *c, d* Endigungen derselben, aus dem Ektoderm des Tentakels von *Bunodes gemmaceus*; *e, f, g* Endigungen der Nervenfasern an der Muskulatur, *e, f* aus dem Ektoderm des Tentakels und Schlundrohres von *Bunodes gemmaceus*, *g* aus dem Ektoderm des Tentakels von *Cerianthus membranaceus*. Leitz, Ölim., 1¹², Ok. 4. *ef* Endfeßchen, *ekn* Endknöpfchen, *h* Höhe des Epithels, *sz* Stützzelle. Der Pfeil gibt für *e* die Längsrichtung des Tentakels gegen die Basis hin an.

ihrem Verlaufe zahlreiche Varikositäten aufwiesen. Ihre proximalen Ausläufer waren so lang, daß sie auf eine längere Strecke ent-

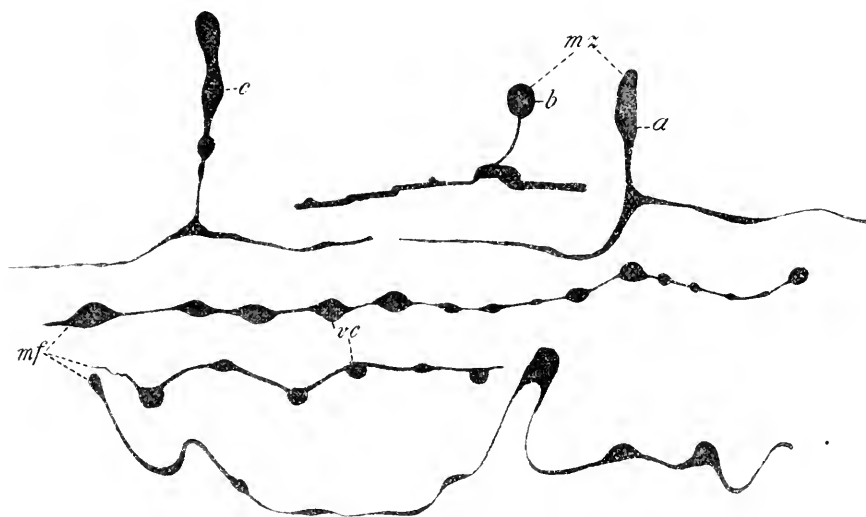
weder stark gegen die vertikale Richtung der Epithelelemente geneigt oder geradezu horizontal verlaufen mußten (Textfig. 7, *s z*). Genau im Niveau der Muskulatur endigten sie an den Muskelfasern mit einem langgestreckten Füßchen, dessen Richtung mit dem Verlaufe der Muskelfasern übereinstimmte. Die beschriebenen Zellen weisen demnach eine große Ähnlichkeit mit Nervenzellen auf, so daß es anfangs allen Anschein hatte, als läge hier ein sehr primärer Reflexbogen vor — wenn man diesen Namen im gegebenen Falle anwenden dürfte — bestehend aus einer noch vollkommen euepithelial gelegenen Ganglienzelle und einer basiepithelialen Muskelzelle. Einen großen Zweifel an der nervösen Natur dieser ziemlich seltenen langgestreckten, varikösen Zellen erweckte eine stattliche Anzahl im gleichen Präparate gefärbter Zellen, welche die Höhe des Epithels nicht überstiegen, eine ziemlich steife Gestalt zur Schau trugen und im Niveau der Muskelschicht ebenfalls mit einem parallel zu den Muskelfasern gestellten Füßchen endigten (Textfig. 7, *s₁ z₁*), welches auch die Form einer Triangel annehmen kann (Textfig. 7, *ef*). Ganz ähnliche Zellen stellte HAVET im Ekto- und Entoderm von *Methridium dianthus* ELLIS als Muskelzellen dar. Da ich jedoch in der mir zugänglichen Literatur keine Angaben über euepithelial gelegene ektodermale Muskelzellen vorfand, bin ich eher geneigt, sie für schwächere Stützzellen zu halten, die an der Muskellamelle befestigt sind, ähnlich wie es die Gebrüder HERTWIG dargestellt haben. Die oben beschriebenen seltenen varikösen Zellen dürften nur auf eine abnormale Weise so lang und fadenförmig geworden sein, ihre Varikositäten sind künstlich hervorgerufene Plasmaschwellungen.

Ektodermale Muskelzellen stellt übrigens die Methylenblau-methode auch dar, besonders schön am Tentakel von *Cerianthus*. Man beobachtet sie daselbst nach ziemlich langer Färbungszeit und bei intensivem Drücken des Präparates als durch das ganze Gesichtsfeld parallel verlaufende vielfach gekrümmte, anschwellende und sich wieder verjüngende Streifen (Textfig. 8, *mf*), die in ihrer außergewöhnlichen Länge eine große Anzahl von Gesichtsfeldern (Obj. 5, Ok. 4) durchlaufen. Diese varikösen Muskelfasern sind stellenweise so dünn, daß man sie von einer Nervenfasern nur schwer unterscheiden kann. Die vielen spindelförmigen Auftreibungen sind Schwellungen von Protoplasmazipfeln, die der Muskelfaser anliegen; in fixierten Präparaten kann man durch ihre Mitte einen dunkleren, kompakteren Zug verlaufen sehen, welcher das Bündel der Muskelfibrillen darstellt. Von einer größeren Anschwellung der

Muskelfaser erhebt sich zwischen das Epithel ein feiner Fortsatz, welcher zu einer birn-, kugel- oder keulenförmigen Muskelzelle anschwillt (Textfig. 8, *a, b, c*). An Mazerationspräparaten sind die erwähnten Plasmazipfel gut zu beobachten, wie sie ja schon die Gebrüder HERTWIG im Ektoderm von *Cerianthus membranaceus* (T. VIII, Fig. 7) und besonders schön auch CARLGREN (5) an *Prothanthea simplex* CARLGREN (T. IV, Fig. 9 *b*) dargestellt haben.

In einer ziemlich geringen, jedoch mit dem Heben und Senken des Tubus noch immer sehr gut zu messenden Distanz breitet sich über der Muskelschichte die Schichte des nervösen Filzwerkes aus,

Fig. 8.



Muskelzellen und Muskelfasern aus dem Ektoderm des Tentakels von *Cerianthus membranaceus*. Leitz, Ölim. $\frac{1}{12}$, Ok. 4, auf $\frac{2}{3}$ verkleinert. *mf* Muskelfaser, *mz* Muskelzelle, *vc* Varikosität.

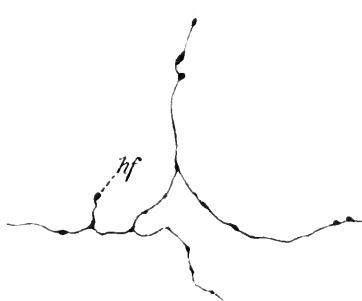
von welchem ich in einigen Fällen an den Tentakeln von *Bunodes* und *Cerianthus* einzelne Nervenfasern in die Tiefe biegen und in der Schichte der Muskulatur mit einem Knötchen oder Stiftchen (Textfig. 7, *ekn*) endigen sah; bei der Einstellung auf dieses Knötchen war von den zahlreichen darüberliegenden Nervenfasern keine mehr zu sehen. Von einem solchen Knötchen sah ich bei *Cerianthus* zwei haarfeine Fädchen auslaufen, die sich zwischen den Muskelfasern verloren (Textfig. 7, *e₁k₁n₁*). Die erwähnten Nervenfasern kamen von der Basis des Tentakels und stiegen gegen seine Spitze hin in die Tiefe. In den obersten Partien des Schlundrohres von *Bunodes* sah ich gelegentlich die Nervenfasern nicht direkt zur

Muskulatur hinabsteigen, sondern es entsprang von ihnen eine laterale Abzweigung, welche zur Muskulatur hinabließ und in ihrem Niveau auf eine kurze Strecke verstärkt endigte (Textfig. 7, *f*).

Die beschriebenen Endigungen zur Muskulatur verlaufender Nervenfasern stellen uns höchst primitive Endknötchen von motorischen Fasern dar, welche, wie erwähnt, der Methylenblaumethode sehr schwer zugänglich sind.

Die Nervenfasern der Aktinien sind äußerst feine, in ihrer mittleren Dicke wenig variierende Fäden, die nur auf kurze Strecken anschwellen, um wieder zu ihrer normalen Dicke sich zu verjüngen, und die von zahlreichen Varikositäten besetzt sind. Letztere können zu so großen Spindeln anschwellen (Textfig. 12 u. 11, *vc*), daß man geneigt wäre, sie für besondere Zellen zu halten, wie sie ja

Fig. 9.



Nervenfasern einer Sinnesnervenzelle aus dem Ektoderm des Tentakels von *Bunodes gemmaceus*. Leitz. Ölim. ¹₁₂. Ok. 4, auf ²₃ verkleinert. *hf* vertikaler Fortsatz.

auch HAVET (10) für besondere, Reize transportierende Zellelemente ansah, obwohl in seinen Bildern alle Übergänge von den kleinsten bis zu den größten Varikositäten vorzufinden sind. Die Verzweigungen der Nervenfasern sind nicht besonders zahlreich und vielästig; falls sie auftreten, gewahrt man sie meist in unmittelbarer Nähe der zugehörigen Nervenzelle. Neben den eigentlichen Verzweigungen entspringen von den Nervenfasern sehr oft vertikale kurze Fäden (Textfig. 13. 9 u. 6, *vf*, *hf*), die mit einem Knöpfchen endigen und von einer echten Verzweigung ganz wohl zu unterscheiden sind.

Die Neurofibrillen. In Präparaten, welche mit Ammoniummolybdat fixiert worden sind, gewahrt man gelegentlich Sinnesnervenzellen, welche sehr gut differenziert sind und deren Plasma sehr blaß geraten ist; besonders bevorzugt sind in dieser Hinsicht die Sinnesnervenzellen an der Peripherie des roten Fleckes oberhalb der Schlundrinnen bei *Bunodes*, wo das rote Pigment eine allzu schnelle Überfärbung

derselben hintanhält. In solchen Zellen gewahrt man einen deutlich individualisierten, glatten, dunklen Faden (Taf. Fig. 4, *nfr*), welcher sich spiralig windend und streckenweise der Zellwand sich anschmiegend von der Basis der Zelle dem Kern zustrebt, wo er meist in der dunkleren Umgebung des letztern unsichtbar wird; ebenso findet man ihn gelegentlich in einer distalen Anschwellung der Sinnesnervenzelle wieder, wo er sich ganz unvermittelt in den zur Oberfläche des Epithels hinziehenden letzten Fortsatz zu verlängern scheint (Taf. Fig. 4 *b*). Da dieser Faden die Dicke der Nervenfasers, welche von seiner Mutterzelle entspringt, übersteigen kann, so ist es wahrscheinlich, daß er ein ganzes Bündel oder Netz von Neurofibrillen repräsentiert, die unter der Einwirkung der Reagentien zu einem glatten Faden zusammengeschnürt sind. Und wirklich gewahrt man sehr oft um den Kern von Sinnesnervenzellen Andeutungen eines dunkleren Gitterwerkes; nur selten gewahrt man in Zellen, deren Plasma fast vollständig abgeblaßt ist, ein vollständiges, äußerst scharf begrenztes, individualisiertes und um den Kern der Zellperipherie anliegendes, relativ dickbalkiges Neurofibrillennetz (Taf. Fig. 3, *nfg*), dessen Gitterwerk intensiv dunkelblau erscheint; seine Maschen erstrecken sich in unserem Bilde auf den basalen Teil *b* der Sinnesnervenzelle.

Bruchstücke von pericellulären Netzen beschrieb WOLFF (23) an Nesselkapselzellen von *Heliactis bellis*, was ja sehr plausibel erscheint, wenn man an der oben begründeten Homologie zwischen Sinnesnerven- und Nesselkapselbildungszelle festhält; sie würden demnach den oben beschriebenen intrazellulären Gittern der Sinnesnervenzellen entsprechen.

IV. Zur Topographie des Nervensystems.

Verteilung und gegenseitige Anordnung der Nerven-elemente. Sowohl das Ekto- als auch das Entoderm der Aktinien weisen bekanntlich auf Schnitten in der Regel drei deutlich unterscheidbare Schichten auf: zu äußerst die Schichte der Epithelzellen, nahe an der Basis derselben die Nervenfaserschichte und unter dieser, in unmittelbarer Nähe der Stützlamelle oder in verschiedenartigem Zusammenhange mit derselben, die Muskelfaserschichte. Die Höhe der Nervenfaserschichte über der Muskulatur variiert bei einzelnen Arten in engen Grenzen und auch ihre Mächtigkeit ändert sich je mit den einzelnen Spezies als auch mit den verschiedenen Organen derselben. Auffallend in dieser Hinsicht ist nur die besondere Bevorzugung der prostomalen Ektodermpartien, nämlich

die außergewöhnliche Mächtigkeit der Nervenfaserschichte auf der Mundscheibe und im Schlundrohre. Die Nervenfaserschichten in diesen beiden Körperpartien halten einander so ziemlich das Gleichgewicht. Wenn man jedoch in Erwägung zieht, daß in dem an und für sich mächtigeren Epithel der Mundscheibe alle seine Bestandteile relativ stärker ausgebildet sind und daß auf die Reizung mit Reagentien hin die muskelreiche Mundscheibe viel stärker sich kontrahiert als das an Muskeln arme oder von denselben ganz freie Schlundrohr, so ersieht man, daß auf diese Weise durch die starke Kontraktion des Mundscheibenepithels eine künstliche Mächtigkeitszunahme der Nervenschichte zugunsten der Mundscheibe zustande kommt. Wir wären also schon auf diesen einfachen Vergleich hin geneigt, das Schlundrohr als das nervenreichste Organ der Aktinien zu betrachten, eine Ansicht, die weiter unten eingehender begründet werden soll.

Einen ziemlich vollkommenen Einblick in die Verteilung der Nervelemente gewähren uns erst mit der vitalen Methylenblaufärbung dargestellte Präparate, weil diese Methode die Nervelemente sehr gleichmäßig und vollzählig zur Darstellung bringt.

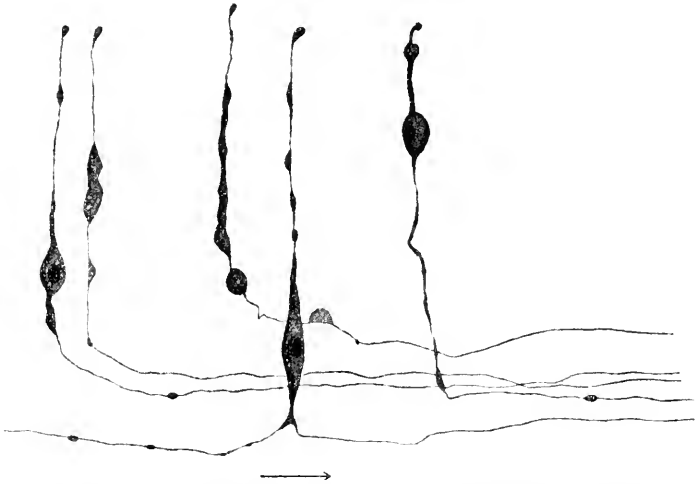
Die Tentakel als „Universalsinnesorgane“ [NAGEL (16)] der Aktinien verfügen begreiflicherweise über einen sehr großen Reichtum an Sinnesnervenzellen; bei einer ziemlich vollständigen Färbung erscheinen sie bei *Bunodes* etwas weniger dicht gesät, als auf der Textfig. 16 aus dem Schlundrohre von *Ilyanthus*. Tafelfig. 2 gibt uns in den Endigungen derselben ein beiläufiges Bild ihrer Dichtigkeit bei einer ziemlich vollständigen Färbung. Die Sinnesnervenzellen sind fast gleichmäßig über den ganzen Tentakel verstreut; die Vermutung HERTWIGS, daß an der Spitze der Tentakel eine Anhäufung derselben sich vorfinde, konnte ich nicht bestätigen, eher ist eine Zunahme ihrer Dichtigkeit gegen die Basis hin zu verfolgen; außergewöhnlich dicht fand ich die Sinnesnervenzellen außer auf den Tentakeln von *Bunodes* auch auf denen der kleinen *Adamsia palliata* und von *Cerianthus*. Übrigens schwankt aber die Dichte der Nervenzellen und Nervenfasern an ein und derselben Körperpartie als auch die relative Dichtigkeit derselben an verschiedenen Organen im Vergleiche zueinander in nicht engen Grenzen von Spezies zu Spezies [DANIELSSEN (6, 7, 8), APPELLÖF (2, 3), CARLGREN (5)]. Besonders wichtig für uns sind jedoch vor allem die konstanten Verhältnisse in der Verteilung der Nervelemente.

Das Ektoderm der Tentakel erwies sich bei allen auf diesen Punkt von mir untersuchten Arten als eine sehr augenfällige

Prädilektionsstelle für Sinnesnervenzellen, so daß sie in dieser Hinsicht von keiner anderen Körperpartie, mit Ausnahme des Schlundrohres, übertroffen oder überhaupt erreicht werden.

Was die Anzahl und Anordnung der von den Sinnesnervenzellen ausgehenden Nervenfasern betrifft, so sind in dieser Hinsicht zwei von mir auf diesen Punkt besonders sorgfältig untersuchte Aktinienpezies zu unterscheiden, nämlich *Cerianthus* und *Bunodes*, und einander gegenüberzustellen. Die Sinnesnervenzellen der *Cerianthus*-Tentakel sind in erdrückender Majorität unipolar und alle senden ihre Ausläufer entweder direkt oder nach einem kurzen queren Verlaufe gegen die Basis des Tentakels hinab (Textfig. 10, 9 u. 11). Der

Fig. 10.



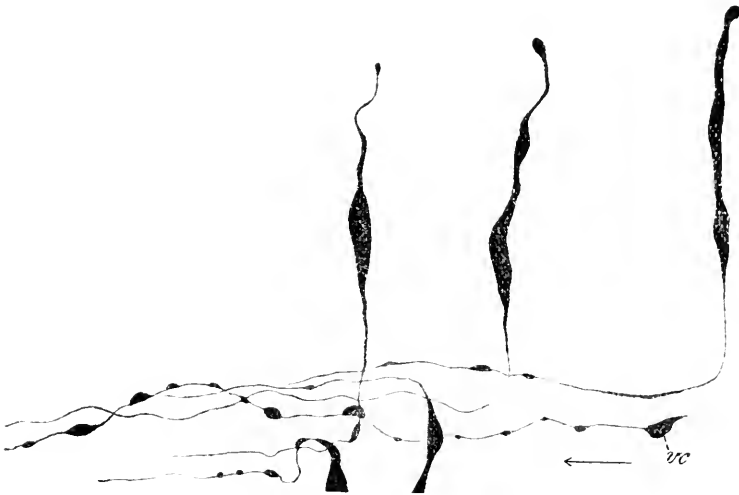
Sinnesnervenzellen aus dem Ektoderm des Tentakels von *Cerianthus membranaceus*. Leitz, Ölim. $\frac{1}{12}$, Ok. 4, auf $\frac{2}{3}$ verkleinert. Der Pfeil gibt die Längsrichtung gegen die Basis des Tentakels an.

proximale Teil der Sinnesnervenzelle weist schon auf diesen regelmäßigen Verlauf hin, indem er in leichtem Bogen gegen die Basis des Tentakels abbiegt (Textfig. 10). Stellt man bei einem gut und frisch gefärbten Tentakel auf die Nervenschichte ein, so sieht man das Gesichtsfeld durch bogenförmig gegen die Basis des Tentakels hin einschwenkende Nervenfasern schraffiert; die ziemlich seltenen bipolaren Sinnesnervenzellen entsenden von ihren Fortsätzen den einen gegen die Basis, den anderen gegen die Spitze des Tentakels hin; die drei, vier gegen die Spitze des Tentakels auslaufenden unipolaren Sinnesnervenzellen, die ich beobachtet zu haben glaube, ändern am ganzen deutlich zutage tretenden Typus nichts, wenn

es nicht etwa bipolare Zellen waren, von denen sich zufällig nur der eine Fortsatz gefärbt hatte.

Bei *Bunodes* hingegen kompliziert sich das Bild insofern, als hier sowohl uni- als auch bipolare Sinnesnervenzellen in großer Anzahl anzutreffen sind und ihre Ausläufer nicht so genau zur Längsachse des Tentakels orientiert sind, so daß man auf den ersten Blick ein unregelmäßiges Gewirr von Nervenfasern vor sich zu haben glaubt. Bei näherem Anflösen gewahrt man jedoch auch hier, daß bei weitem die meisten und vor allem die stärkeren Nervenfasern parallel zur Längsachse des Tentakels verlaufen und

Fig. 11.



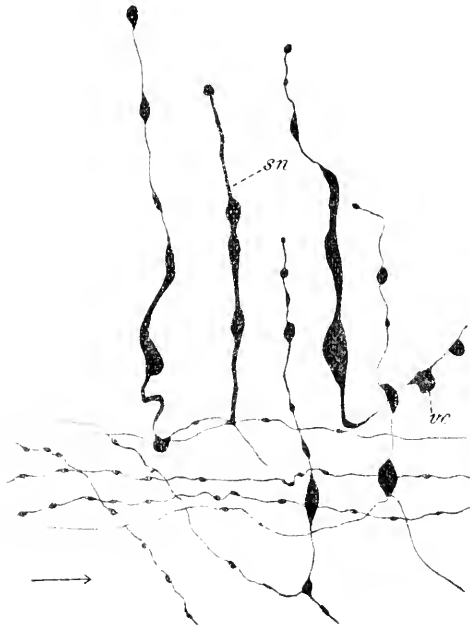
Sinnesnervenzellen aus dem Ektoderm des Tentakels von *Cerianthus membranaceus*. Leitz, Ölim. 1_{12} . Ok. 4, anf 2_3 verkleinert. vc Varikosität. Der Pfeil gibt die Längsrichtung gegen die Basis des Tentakels an.

auch die Mehrzahl der übrigen gegen diese Richtung nur schwach geneigt hinzieht; und wiederum sind es die unipolaren Sinnesnervenzellen, die auch hier in der Regel ihren Fortsatz gegen die Basis des Tentakels hin abgeben (Textfig. 12).

Von den Tentakeln auf das Mauerblatt übergehend, sieht man bei *Bunodes* die Sinnesnervenzellen weniger dicht werden, sie sind dessenungeachtet noch ziemlich häufige Erscheinungen; die Fortsätze derselben zeigen im allgemeinen eine parallel zur Längsachse des Körpers verlaufende Anordnung, welche besonders schön an der Übergangsstelle des Mauerblattes in die Fußscheibe zu beobachten ist, wo die Nervenfasern radienartig zu und von der

Fußscheibe verlaufen, auf welche letzterer sie sich dann in allen möglichen Richtungen kreuzen (Textfig. 13) und von sehr schwächtigen, fadenförmigen Sinnesnervenzellen ausstrahlen. Im Gegensatze zu den meisten älteren Autoren, welche die Fußscheibe als eine sehr nervenarme und fast aller Sinnesnervenzellen entbehrende Körperpartie hinstellen, repräsentiert sich dieselbe bei *Bunodes* als sehr nervöse und mit zahlreichen Sinnesnervenzellen versehene Stelle, wie ja auch DANIELSSEN den aboralen Pol von *Andvakia mirabilis*

Fig. 12.



Sinnesnervenzellen aus dem Ektoderm des Tentakels von *Bunodes gemmaceus*. Leitz, Ölim. ¹/₁₂, Ok. 4, auf ²/₃ verkleinert. *sn* Sinnesnervenzelle, *vc* Varikosität. Der Pfeil gibt die Längsrichtung des Tentakels gegen die Basis hin an.

mit einem gut entwickelten Nervensystem versehen vorfand. Dieses Resultat ist eigentlich gar nicht befremdend, wenn man die wichtige, oft auch vielseitige Funktion der Fußscheibe in Betracht zieht, die sich den jeweiligen Bodenunebenheiten anzuschmiegen und anzuhängen hat und die überdies bei vielen Aktinien als kriechende Sohle verwendet wird; ich selbst konnte in den Aquarien Wanderungen von *Bunodes*, *Actinia equina* und *Actinia Cari* beobachten, welche an der Glaswand oder am Luftrohre hinaufgleitend der Luft zustrebten, bis sie an der Wasseroberfläche oder über dem Luftstrahle sitzen geblieben waren.

Der Abnahme des Nervenreichtums nach außen vom Tentakelkranze entspricht oralwärts eine Zunahme desselben. Leider ist gerade in bezug auf die Mundscheibe die Methylenblaumethode sehr schwer zu handhaben, sie stellt nur reichlich vorhandene Sinnesnervenzellen und sporadische Ganglienzellen (Textfig. 14) bei *Bunodes* und *Actinia equina* dar, ohne eine genaue Einsicht in die

Fig. 13.



Sinnesnervenzellen aus dem Ektoderm der Fußscheibe von *Bunodes gemmaceus*. Leitz, Olim. ¹₁₂, Ok. 4, auf ²₃ verkleinert. *sn* Sinnesnervenzellen, *vf* vertikaler Fortsatz.

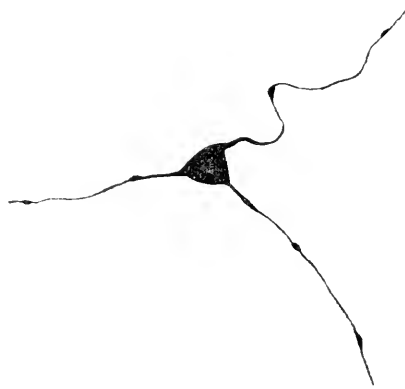
Anordnung ihrer Fortsätze zu gewähren. Doch wissen wir bereits von den Gebrüdern HERTWIG, daß das Feld der Mundscheibe von vorwiegend bipolaren radiärorientierten Ganglienzellen besät ist, so daß wir diese Anordnung ohne weiteres auch für die Nervenfasern der Sinnesnervenzellen als gesichert annehmen dürfen, speziell weil ihr radiärer Verlauf in dem an den Mund grenzenden, einer

gelungenen Färbung noch zugänglichen Gürtel der Mundscheibe von *Bunodes* wohl ausgeprägt zutage tritt.

Mit Ausnahme der Mundscheibe fand ich in keiner bis jetzt besprochenen ektodermalen Partie des Aktinienkörpers an einigen Tausend Präparaten eine einzige unzweideutige Ganglienzelle, obwohl es an und für sich und in Hinsicht auf die höher stehenden Tiergruppen wahrscheinlich ist, daß einzelne Ganglienzellen auch überall peripher sich vorfinden müssen.

Mit dem Mundrande verlassen wir die bei normalem Verhalten der Tiere mit der Außenwelt in Kontakt stehenden Particen des Aktinienektoderms und gelangen zu dem Schlundrohre, welches in

Fig. 14.



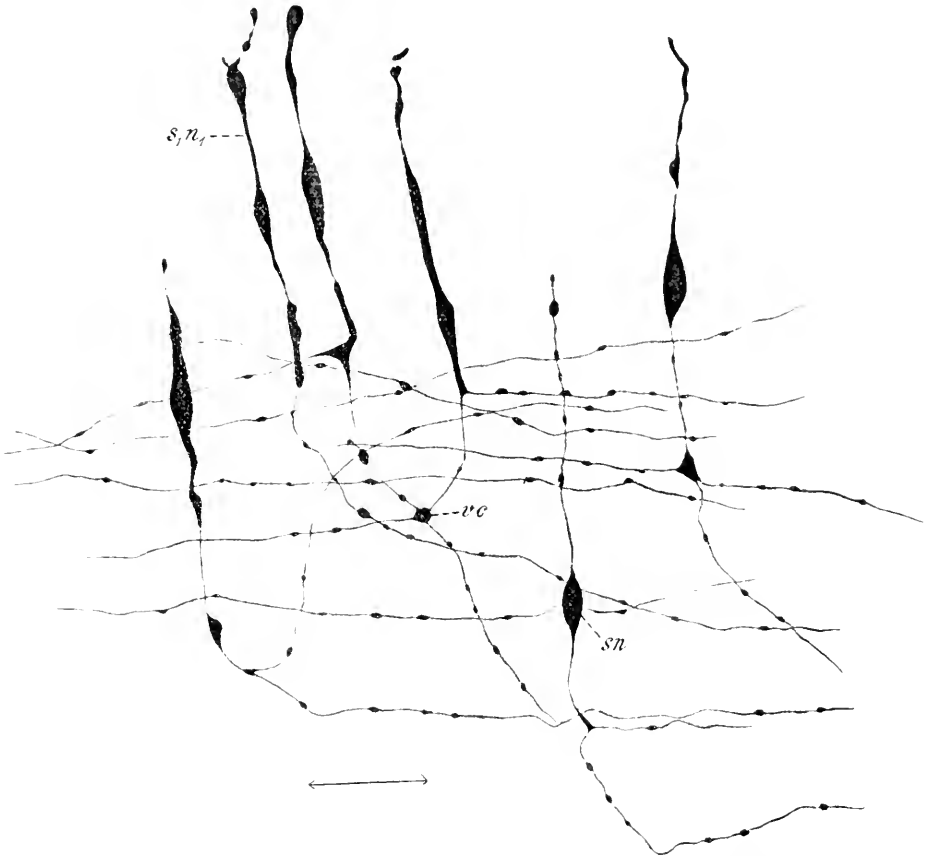
Ganglienzelle aus der Mundscheibe, unter dem Tentakelkranze, von *Actinia equina*. Leitz, Ölim. $\times 12$, Ok. 4, auf $\frac{2}{3}$ verkleinert.

bezug auf das Nervensystem das reichste und komplizierteste Organ des Aktinienkörpers ist.

Das Schlundrohr. Wie gesagt, zeigen die Nervenfortsätze des an das Schlundrohr grenzenden Teiles der Mundscheibe eine radiäre Anordnung, welche an den obersten Particen des Schlundrohres noch ganz klar zutage tritt (Textfig. 15). Was uns beim Übertritte in das Schlundrohr vor allem ins Auge fällt, ist sein außergewöhnlicher Reichtum an Sinnesnervenzellen. Die große Mächtigkeit der Nervenfaserschichte im Schlundrohre ist bereits den älteren Autoren aufgefallen. Die Gebrüder HERTWIG brachten diesen Nervenreichtum mit der außergewöhnlichen Menge hier anzutreffender Drüsenzellen in Zusammenhang und hielten ihm für eine Nervenschichte, die meist aus sekretorischen Nerven besteht, weil sie mit ihren Untersuchungsmethoden in diesem Gebiete „einen fast vollständigen

Mangel“ an Nervenzellen konstatieren mußten. Die Zugehörigkeit der erwähnten Nervenfasern zu ganz normal gebauten Sinnesnerven-, Nesselkapselbildungs- und Ganglienzellen bewies mir nun die Methylenblaumethode vollständig. In seinem Reichtume an Sinnesnervenzellen übertrifft das Ektoderm des Schlundrohres alle anderen

Fig. 15.

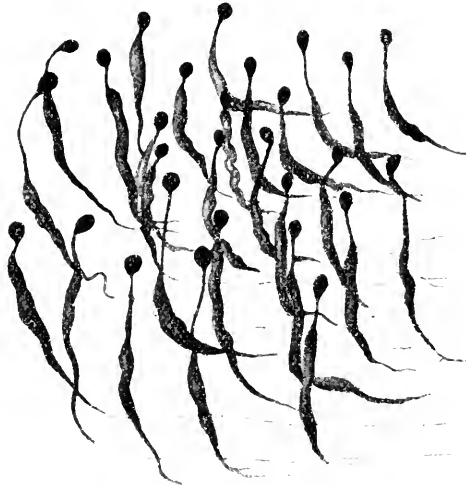


Sinnesnervenzellen aus dem obersten Teile des Schlundrohres von *Bunodes gemmaceus*. Leitz, Ölm. 1_{12} , Ok. 4, auf 2_3 verkleinert. *sn* Sinnesnervenzelle, *vc* Varikosität.

Körperpartieen um ein Ziemliches. Nun wäre man vielleicht geneigt zu glauben, daß dieser Reichtum an Sinnesnervenzellen zwar eine interessante, aber bei der einen oder anderen Aktinienspezies nur zufällig auftretende, bedeutungslose Erscheinung sei, wie ja der relative Reichtum der Nerven-elemente an den einzelnen Organen bei den Aktinien großen Schwankungen unterworfen ist. Demgegen-

über fiel jedoch die große Mächtigkeit der Nervenfaserschichte im Schlundrohre den meisten älteren Autoren auf und mir gelang es, den außerordentlichen Reichtum der dazugehörigen Sinnesnervenzellen an *Bunodes*, *Actinia equina*, *Ilyanthus* und *Cerianthus* übereinstimmend vorzufinden. Die beigegebenen Bilder geben mit Ausnahme von Textfig. 16 keine richtige Vorstellung von der Dichtigkeit der Sinnesnervenzellen, weil ich zur gleichzeitigen Darstellung der Nervenfasern entweder nicht vollständig gefärbte oder stark gedrückte Präparate anwenden mußte. Im Schlundrohre wiederum sind die Schlundrinnen mit den sie einsäumenden Wülsten mit besonders dicht gestellten, schlanken Sinnesnervenzellen versehen. Diese

Fig. 16.

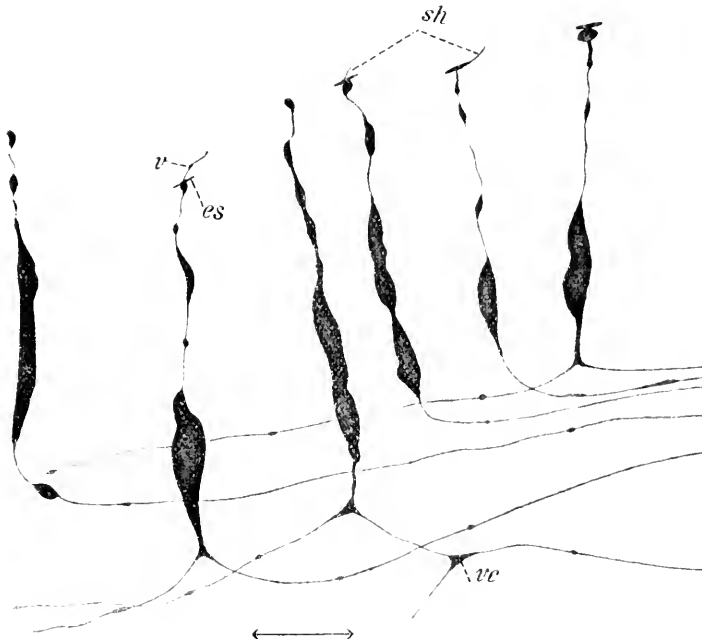


Sinnesnervenzellengruppe aus dem Schlundrohre von *Ilyanthus partenopeus*. Leitz, Obj. 5, Ok. 2.

letzterwähnte Bevorzugung der Schlundrinnen tritt schon makroskopisch zutage; bei einer kurzen Färbungsdauer gewahrt man nämlich die Schlundrinne mit ihren Wülsten deutlich blau gefärbt zu einer Zeit, wenn das übrige Schlundrohr noch vollständig weiß erscheint. Unter dem Mikroskope gewahrt man am Präparate den Sinnesnervenzellenreichtum des erwähnten Streifens wie mit einer Linie abgeschnitten, indem außerhalb derselben nur spärliche Sinnesnervenzellen dargestellt erscheinen; es ist übrigens möglich, daß in diesem Verhalten eine besondere Prädisposition der Schlundrinnen für die Methylenblautinktion eine Rolle mitspielt. In den zur Seite der Schlundrinne liegenden zwei Höckerchen, die an

der Grenze zwischen Schlundrinne und Mundscheibe liegen, gewahrt man bei *Bunodes* oft eine so große Anzahl von Sinnesnervenzellen, daß die darunterliegende auch mitgefärbte außerordentlich mächtige Nervenfaserschichte wie eine blaue Körnelung kaum noch durchschimmert. Textfig. 19 ist einem solchen Höckerchen, das die Schlundrinne oben abgrenzt, entnommen; sie entstammt zur gleichzeitigen Darstellung der Nervenfaserschichte einem absichtlich sehr schwach gefärbten, stark gedrückten, konservierten Präparate.

Fig. 17.

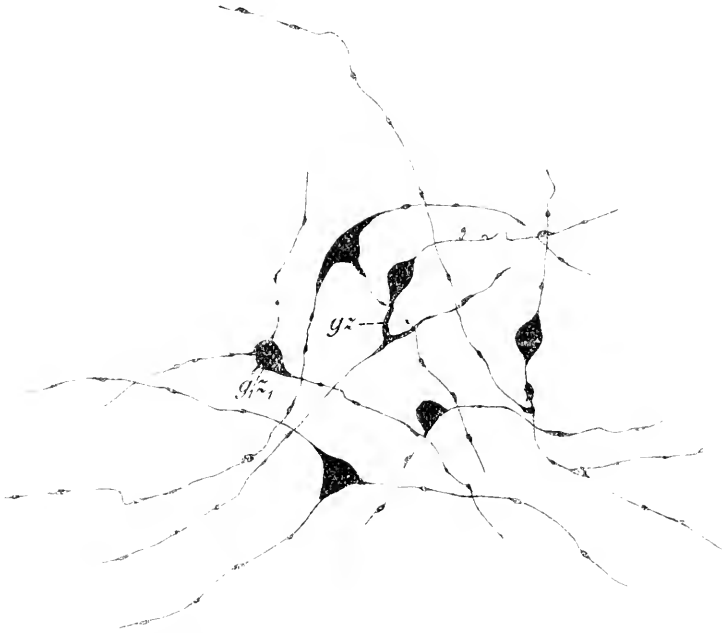


Sinnesnervenzellen aus dem Schlundrohre, Mitte, von *Bunodes gemmaceus*. Leitz. Ölim. $\frac{1}{12}$, Ok. 4, auf $\frac{2}{3}$ verkleinert. *es* Endstiftchen, *sh* Sinneshaar, *r* Verdickung, *ve* Varikosität. Der Pfeil läuft der Schlundrinne parallel.

Was die Richtung der von den Sinnesnervenzellen auslaufenden Nervenfasern anbetrifft, so zeigen dieselben bei *Bunodes*, wie erwähnt, in den obersten Partien des Schlundrohres eine deutliche, parallel zur Schlundrinne verlaufende Anordnung, welche in schwächer gefärbten Präparaten auch im übrigen Schlundrohre angedeutet ist (Textfig. 17); an stärker gefärbten Stücken bekommt man jedoch in den mittleren Partien des Schlundrohres ein wirres Geflecht nach allen Richtungen sich durchkreuzender, keine bestimmte Orientierung aufweisender, sehr zahlreicher Nervenfasern

zu Gesicht (vgl. Textfig. 6a). Bemerkenswert erscheint es, daß ich an eben dieser Stelle bei *Bunodes* sehr ansehnliche Gruppen von Ganglienzellen vorfand. Sie waren in schmalen Streifen, die parallel zur Schlundrinne zogen, angeordnet und bestanden aus sehr zahlreichen, nach allen Richtungen ihre Fasern abgebenden, meist tri- und multipolaren Ganglienzellen: diese Ganglienzellenbänder waren durch engere ganglienzellenfreie Felder, welche nur Nervenfasern durchquerten, voneinander getrennt. Die Textfiguren 5 und 18

Fig. 18.



Ganglienzellen aus dem Schlundrohre von *Bunodes gemmacus*. Leitz, Ölim. $\frac{1}{12}$, Ok. 4, auf $\frac{2}{3}$ verkleinert. *g~* Ganglienzelle.

entstammen je einem solchen Bande, und zwar entsprechen sie seinem mittelsten Teile.

Nur ein deutlich abgegrenztes Gebiet behält im Schlundrohr in seiner ganzen Ausdehnung eine deutliche, parallel zur Längsachse des Tieres orientierte Anordnung seiner Nervenfasern, nämlich die Schlundrinne. Man sieht bei *Bunodes* in derselben, besonders schön darstellbar in den obersten Partieen, eine erstaunliche Menge von Nervenfasern, die in weitaus überwiegender Anzahl die Schlundrinne entlang verlaufen und von nur wenigen Querfasern *qf* durchkreuzt werden, die gegen das Gebiet der Ganglienzellen hinziehen

(Textfig. 19).¹⁾ Die in der Schlundrinne anzutreffenden Nervenfasern sind so dicht und so wohl orientiert, daß wir hier eine deutliche Nervenbahn vor uns haben, die man direkt mit einem Nerven zu vergleichen berechtigt ist. Ja sogar die hierorts vorkommenden Ganglienzellen fügen sich dieser Bahn, es sind nämlich bipolare, in ihren Nervenfasern zum Verlaufe der Schlundrinne parallel orientierte

Fig. 19.



Sinnesnervenzellen und Nervenfaserbahn im obersten Teile der Schlundrinne von *Bunodes gemmaceus*. Leitz, Obj. 7, Ok. 4 (fixiertes Präparat). *qf* Querfaser. Der Pfeil zeigt die Richtung der Schlundrinne gegen den Gastralraum hin an.

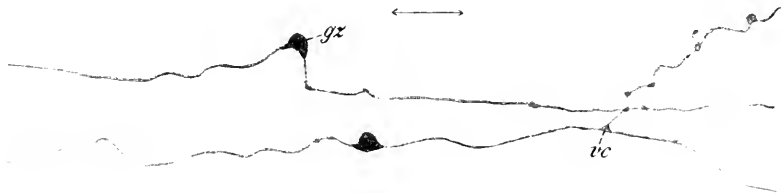
Ganglienzellen (Textfig. 20). Wenn man bedenkt, daß die Schlundrinnen mit langen Zipfeln ziemlich tief in den Gastralraum der Aktinien hineinragen, daß sie also die Stellen sind, an denen die

¹⁾ Dieses Bild entstammt dem obersten Teile der Schlundrinne, den oben erwähnten Höckerchen, und ist der Deutlichkeit wegen einem schwach gefärbten Präparate entnommen.

Septen, in der Regel sind es die Richtungssepten, in den innigsten Kontakt mit dem Schlundrohre gelangen können, und wenn man weiters in Erwägung zieht, daß die unter dem Drüsenstreifen an den Mesenterialfilamenten vorhandene Nervenfaserschichte speziell an den Septen, die sich an das Schlundrohr ansetzen, mächtiger entwickelt ist (HERTWIG), so wird man nicht irre gehen, wenn man annimmt, daß die beschriebene deutlich ausgeprägte Nervenbahn der Schlundrinnen die vorwiegende Verbindung zwischen dem ekto- und entodermalen Nervensystem herzustellen hat.

Über der Schlundrinne sitzt bei *Bunodes gemmaceus* an der Kreuzungsstelle des nervenreichsten Triviums: Mundscheibe, Schlundrohr und Schlundrinne bekanntlich ein intensiv roter Fleck, zu dessen beiden Seiten die erwähnten parallelen Nervenbahnen in die Schlundrinne einziehen und der, aus dieser seiner Stellung zu urteilen,

Fig. 20.



Ganglienzellen aus der Schlundrinne von *Bunodes gemmaceus*. Leitz. Obj. 7, Ok. 4. auf $\frac{1}{2}$ verkleinert. *g* Ganglienzelle, *vc* Varikosität. Der Pfeil zeigt die Richtung der Schlundrinne an.

vielleicht mit der Lichtperzeption dieser Aktinie im Zusammenhange steht, da ja die Empfindlichkeit für Licht eine in der Aktiniengruppe sehr oft anzutreffende Erscheinung ist.

Von der ektodermalen Bekleidung des Schlundrohres auf das Entoderm übergehend, hätte ich nur zu bemerken, daß ich Sinnesnervenzellen als viel seltenere Erscheinungen antraf, und zwar konnte ich sie in den Tentakeln (Textfig. 3, *abc*), an dem Schlundrohre (Textfig. 3, *d*), den Septen, Akontien und Mesenterialfilamenten zur Darstellung bringen, an welch letzteren ich auch einige bipolare Ganglienzellen beobachtete.

V. Bemerkungen über die Zentralisation des Aktiniennervensystems.

Die Gebrüder HERTWIG bezeichneten die Mundscheibe der Aktinien in bezug auf das Nervensystem als „eine Art Zentralorgan“ und beschrieben auf derselben dicht unter dem Tentakel-

kranze einen Ring von Ganglienzellen, deren Nervenfortsätze sich ganz unregelmäßig durchkreuzen und von dem radiäre Streifen, bestehend aus Ganglienzellen, deren Ausläufer radiär orientiert sind, gegen den Mund hinziehen; eine Ansicht, welche von den späteren Autoren angenommen und des öfteren wiederholt worden ist.

Bevor ich daran gehe, meine eigenen Befunde mit der eben zitierten Ansicht zu vergleichen und zu verbinden, will ich mir die Entwicklung der Zentralisation vor Augen führen.

Wenn wir von einem vollständig diffusen, oder wie es BETHÉ(4) als den phylogenetischen Urzustand annimmt, von einem diffus-netzartigen Nervensystem ausgehen, so ist es klar, daß durch die Symmetrieverhältnisse des Tieres, als auch durch seine Lage im Raume (in unserem Falle sitzt der radiärsymmetrisch gebaute Polyp an dem apikalen Pole fest) den von der Außenwelt kommenden Reizen gewisse Prädilektionsstellen geboten werden, so daß schließlich auf diesen letzteren eine Zunahme, auf gewissen anderen Parteen wiederum eine Abnahme der Nerven-elemente zustande kommt; das Nervensystem kommassiert sich zu einzelnen, anfangs wenig scharf begrenzten Verdichtungspunkten. Mit diesem Vorgange der Kommassierung geht Hand in Hand die Zentralisation des Nervensystems, deren Kennzeichen die Art und Weise der Verbindung und gegenseitigen Abhängigkeit der Nervenzellen und verschiedener Körperparteen ist und die histologisch in deutlich ausgeprägten, aus parallelen Nervenfasern bestehenden Bahnen sich kundgibt. Es ist nämlich offenbar, daß ein kommassiertes, aber in seinem Nervenfaserverlaufe noch unzentralisiertes Nervensystem wohl dazu geeignet ist, ein Maximum von Reizen aufzufangen, daß es aber nur ganz diffuse Reflexe vermitteln kann. Ein gemeinsames, koordiniertes Mitarbeiten entfernter Körperparteen kann erst dann erfolgen, wenn diese letzteren nicht durch diffuse Plexus, sondern durch Nervenbahnen zueinander in eine nähere Beziehung gebracht worden sind (BETHÉ[4]). Es ist nun bei den Aktinien im vorhinein zu erwarten, daß die parallel zu den durch den Körper gelegten Radialflächen verlaufenden Nervenfasern von allem Anfange an stärker in Anspruch genommen und bevorzugt werden, weil ja bei diesen Tieren der gesamte Körper nach dem radiären Plane gebaut ist und weil sie die kürzesten Verbindungslinien zwischen den einem Radius zugehörigen Organen darstellen, so daß also aus den diffus verlaufenden Nervenfasern gewisse Bahnen herausgewählt und gebildet werden. Eine einheitliche Zentralisation beginnt natürlich erst dann, wenn von den vielleicht vielzählig ent-

standenen Verdichtungszentren eines, das gegen die Außenwelt eine besonders bevorzugte Lage und eine zwischen den verschiedenen Körperpartieen vermittelnde Stellung einnimmt, die absolute Oberhand gewinnt. Der prostomale Pol ist bei den Aktinien diese Prädilektionsstelle und auf ihm wiederum ist das Schlundrohr als die der Mitbeteiligung an der äußeren Körperbedeckung entzogene und das Entoderm mit dem Ektoderm verbindende Körperpartie besonders bevorzugt.

Mit den hier dargelegten Gesichtspunkten stimmen nun meine Resultate aufs schönste überein. Am ganzen prostomalen Pole: auf den Tentakeln, teilweise auch auf der Mundscheibe und besonders im Schlundrohre ist eine Kommassierung von Sinnesnervenzellen zu beobachten. Die von den Sinnesnervenzellen ausziehenden Nervenfasern zeigen eine deutlich zutage tretende Anordnung, welche die größte Mehrzahl der Nervenfasern befolgt, nur eine kleine Minderzahl verläuft quer oder schräg zu derselben. Diese Anordnung entspricht in den Tentakeln der Längsachse derselben, im Mauerblatt der Achse des Körpers, auf der Fußscheibe schneiden sich die in ihrem ganzen Umfange radienartig zu und von ihr ziehenden Nervenfasern, auf der Mundscheibe laufen sie den Radien parallel und diese ihre Anordnung bleibt auch im ganz obersten und untersten Teile des Schlundrohres erhalten, während sie in seinen mittleren Partieen verwischt wird. Ein besonders schönes Bild von der Bahnung der sensiblen Nervenfasern geben die Tentakel von *Cerianthus* mit ihren unipolaren, einseitig auslaufenden Sinnesnervenzellen (Textfig. 1, 10, 11).

Alle eben dargestellten topographischen Details beweisen uns, daß wir bei den Aktinien noch ein sehr primitives, aber schon deutlich zentralisiertes Nervensystem vor uns haben; für diese Ansicht spricht auch die Tatsache, daß die meisten älteren Autoren die Seltenheit peripher — d. h. apostomal — anzutreffender Ganglienzellen betonen; mir gelang ihr Nachweis ausgenommen im Entoderm überhaupt nicht. Den Sitz dieser Zentralisation glaube ich nun im Ektoderm des Schlundrohres gefunden zu haben. Die große Mächtigkeit der Nervenfaserschichte in diesem Gebiete, der größte Reichtum an Sinnesnervenzellen, welche hier eine reichere Verzweigung aufweisen und deren Fortsätze sich nach allen Richtungen durchkreuzen, und schließlich der außergewöhnliche Reichtum tri- und multipolarer Ganglienzellen, welche in radiär verlaufenden Streifen gelagert sind und deren Fortsätze sich ordnungslos durchflechten, sprechen deutlich genug für das Schlundrohr als

nervöses Zentralorgan, wie es ja durch seine Lage nach dem Gesagten dazu schon prädestiniert erscheint. Durch die Rinnen dieses Zentralorgans verlaufen deutliche, dichte Bahnen von Nervenfasern, welche die vorwiegende Vermittlung zwischen ekto- und entodermalem Nervensystem übernommen haben; so nimmt das Nervensystem des Schlundrohres an dem zweistrahlig- (bei *Cerianthus* bilateral-) symmetrischen Baue des inneren Aktinienkörpers mit Anteil.

Wenn ich nach dieser Darstellung die Angaben der Gebrüder HERTWIG wieder ins Auge fasse, so wäre vor allem hervorzuheben, daß der größte Teil des von ihnen als nervöses Zentralorgan beschriebenen Mundscheibennervensystems diesen Namen nicht verdient, es besteht ja nach ihren eigenen Angaben aus deutlichen radiären Bahnen, die aus bipolaren Ganglienzellen bestehen und gegen den Mund hin zusammenstrahlen, wie ich ebensolche bipolare Ganglienzellen in der ausgeprägtesten Bahn der Schlundrinnen wiederfand. Anspruch auf ein nervöses Zentralorgan könnte höchstens der unter den Tentakeln verlaufende, aus multipolaren, nicht orientierten Ganglienzellen bestehende Nervenring erheben, dessen Vorhandensein ich durch die Methylenblaumethode wegen ihrer Launenhaftigkeit in bezug auf die Darstellung von Ganglienzellen weder bestätigen, noch absprechen kann. Wir hätten demnach im Schlundrohre ein radiär gebautes Haupt-, unter den Tentakeln ein ringförmiges Unterzentrum, beide durch radiäre Ganglienzellenbahnen miteinander verbunden.

Das wenige, das ich über motorische Fasern oben mitgeteilt habe, reicht natürlich bei weitem nicht aus, uns wenigstens einen beiläufigen Einblick in die Anordnung der motorischen Bahnen zu verschaffen.

Zum Schlusse erwähne ich, daß die physiologischen Befunde mit den oben dargelegten Verhältnissen sich sehr befriedigend in Einklang bringen lassen.

Wenn wir das Nervensystem der Aktinien mit dem der nächstverwandten Formen, des Hydropolypen, der Hydromeduse und Scyphomeduse vergleichen, so taucht vor allem die Frage auf: Bei welchen Formen das Nervensystem höher entwickelt ist? Um dieser Frage gerecht zu werden, müssen wir zunächst nach den Charakteren fragen, auf die sich eine Beurteilung der Organisationsstufe des Nervensystems zu stützen hat. Zwei Charaktere sind in dieser Hinsicht scharf voneinander zu trennen: erstens die Menge und Differenzierung der sensiblen Elemente (sensorischer Bau-

plan). zweitens Zentralisation des Nervensystems (Organisationsstufe). Wir sehen nämlich, daß die jeweilige Differenzierung der sensiblen Bestandteile eine in der Tierreihe höchst variable Größe ist; bei den nächstverwandten Tierformen können sehr verschiedene Sinnesorgane ausgebildet sein oder können auch vollständig fehlen und bei sehr entfernten Tiergruppen kann es in bezug auf die Sinnesorgane zur Bildung von Parallelerscheinungen kommen. Die Art und Weise der Zentralisation hingegen ist ein in der gesamten Tierreihe sehr konstantes Merkmal, welches bei verwandten Tierformen keinen großen Schwankungen unterworfen ist. Wenn wir einen Ausdruck NÄGELIS (17) anwenden wollten, könnten wir die Ausbildung der Sinnesorgane zur jeweiligen „Anpassungsvollkommenheit“ des Tieres, die Höhe der Zentralisation des Nervensystems zu seiner „Organisationsvollkommenheit“ rechnen, ohne damit sagen zu wollen, daß letztere nicht auch ein langsam erreichtes Produkt der Anpassung sei; die Art und Weise der Ausbildung der Zentralisation ist also für uns das maßgebende Kriterium bei der Vergleichung oben erwähnter Tierformen. Denn eine höhere sensorische Ausbildung ist noch nicht gleichwertig mit einer höheren Organisationsstufe, in ersterer kommt nur eine vollkommene Zuordnung der Organismen zur Umgebung zum Ausdruck, eine höhere Organisation aber wird repräsentiert durch eine größere Abhängigkeit der Nerven-elemente und entfernter Körperpartien voneinander, die sich eben in der Zentralisation ausdrückt.

Von diesen Gesichtspunkten aus haben die zu vergleichenden Tiergruppen folgende gemeinsame Merkmale: das Nervensystem weist bei ihnen am prostomalen Pole eine Kommassation und eine mit ihr einhergehende Zentralisation der Nerven-elemente auf, diese Zentralisation entwickelt sich in unmittelbarem Anschlusse an die Ausbildung der sensiblen Elemente; das Nervensystem ist überall noch vollständig epithelial ausgebildet; im übrigen müssen wir jedoch zwischen den Hydrozoen und Scyphozoen eine Trennungslinie ziehen.

Die Ausbildung des Nervensystems bei den ersteren haben wir als eine niedrigere zu betrachten. Wenn wir als Beispiel eines Hydroidpolypen die Hydra, deren Nervensystem uns die Untersuchungen K. C. SCHNEIDERS (22) erschlossen haben, ins Auge fassen, so repräsentiert sich an ihr das Nervensystem als ein über den ganzen Körper zerstreuter, ziemlich diffuser Plexus netzartig verbundener Ganglienzellen, welche eine Kommassierung auf der Mundscheibe aufweisen; im Entoderm verraten uns dieselben noch

einen sehr primitiven Charakter, indem daselbst Übergangsformen von Epithelzellen (Sinneszellen) zu den Ganglienzellen vorhanden sind (SCHNEIDER), ein sehr ursprünglicher Zustand, der auch bei den craspedoten Medusen erhalten bleibt. Sinneszellen finden sich nur im Entoderm und werden im Ektoderm (der oben dargestellten Homologie zwischen Sinnesnerven- und Nesselkapselbildungszellen zufolge) wahrscheinlich durch die Nesselzellen vertreten, eine Ansicht, zu welcher auch SCHNEIDER neigt.¹⁾ Von einer deutlichen Zentralisation oder von distinkten Nervenbahnen ist nichts zu bemerken.

Dem niedrigeren Zustande des Hydroidpolypen-Nervensystems schließt sich jener der craspedoten Medusen an. Das Vorhandensein zweier wenig individualisierter Nervenringe, von denen der höher ausgebildete exumbrellare als das eigentliche Zentralorgan aufzufassen ist, im innigsten Anschlusse an die Ausbildung der Sinnesorgane, spricht von einer sehr primären Kommassation der Nervelemente auf dem zur Aufnahme von Reizen besonders bevorzugten Scheibenrande, und auch der noch epitheliale Charakter der Ganglienzellen [HERTWIG (14)] beweist einen sehr niederen Ausbildungsgrad dieser Nervenzellen. Im Gegensatze zur Ansicht HERTWIGS betrachten wir mit HESSE (15) das Nervensystem der Acraspeden als einer höheren Organisationsstufe angehörend; denn sowohl die Verdichtung des Nervensystems zu meist acht unter den Randkörpern in den inneren Sinnesgruben befindlichen, wohlbegrenzten Zentren im Gegensatze zu dem flachen, nicht deutlich begrenzten Zentralnervenringe der Craspedoten (HESSE vergleicht den Nervenring der Craspedoten mit den inneren Sinnesgruben der Acraspeden), als auch der subepitheliale Charakter der Ganglienzellen zeugen von einer höheren Differenzierung des Nervensystems. überdies ziehen von diesen Zentren radiäre, Nerven vergleichbare, von bipolaren Ganglienzellen ausgehende Nervenfaserverstraßen in die Ringnervenstraße. Zu den eben beschriebenen Zentren gesellt sich bei beiden Formen der Medusen noch ein peripherer Nervenplexus auf der Subumbrella, der wahrscheinlich aus diffus-netzartig verbundenen Ganglienzellen besteht.

Das Nervensystem der Aktinien schließt sich in seiner höheren Ausbildung den Acraspeden an. Die unter dem topogra-

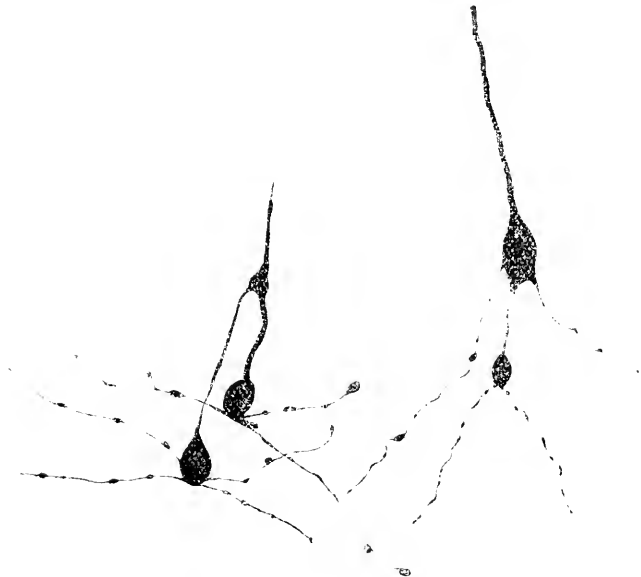
¹⁾ Anmerkung bei der Revision: Die hier über das Nervensystem von Hydra gemachten Angaben erfahren durch die gleichzeitig in diesem Hefte erscheinende Arbeit von HADŽI: Über das Nervensystem von Hydra, die ich aber leider aus äußeren Gründen nicht mehr berücksichtigen konnte, vielfach eine Modifikation.

Fig. 21.



Anastomosierende Ganglienzellen aus der Mitte des Schlundrohres von *Bunodes gemmaceus*.
Leitz, Ölim., Ok. $\frac{1}{12}$ 4. auf $\frac{2}{3}$ verkleinert. g: Ganglienzellen.

Fig. 22.



Anastomosierende Nervenzellen von der Grenze zwischen Mundspeibe und Schlundrohr von
Actinia equina. Leitz, Ölim. $\frac{1}{12}$ Ok. 4. auf $\frac{2}{3}$ verkleinert.

phischen Teile dargestellte Verdichtung des Zentrums in radiären Streifen von Ganglienzellen, die zu diesem Zentralorgan nach den Angaben HERTWIGS verlaufenden radiären Bahnen bipolarer Ganglienzellen, der subepitheliale Charakter der Ganglienzellen, die deutlich ausgeprägte Anordnung der sensiblen Nervenfasern sprechen dafür. Von einer netzartigen Verbindung der Ganglienzellen ist nichts zu bemerken, obwohl man hier und da einige Anastomosen zwischen denselben vorfindet (Textfig. 21 u. 22). Auch bei den Aktinien befindet sich das nervöse Zentrum, obschon nicht so deutlich, im unmittelbaren Anschlusse an den größten Reichtum der Sinnesnervenzellen im Schlundrohre und an den Tentakeln; peripher gelegene Nervenzellen gehören zu den Seltenheiten, ich fand sie nur im Entoderm, welches ja auch bei den höheren Tiergruppen in dem mit ihm im Zusammenhang stehenden Nervensystem einen primären Charakter bewahrt. Die Verlagerung des Aktiniennervensystems in die Tiefe des Schlundrohres und die Orientierung seiner Nervenfasern ergeben, daß die Aktinien organisatorisch höher stehen, als die anderen Formen, von denen dagegen die Medusen sensorisch höher differenziert sind, indem sie als freischwimmende Formen dem sessilen Polypen gegenüber in neue Lebens- und Anpassungsverhältnisse gebracht, ihre sensiblen Nervelemente zu mannigfaltigen Sinnesorganen entwickelten.

Abschließend spreche ich die Vermutung aus, daß die Behandlung zahlreicher dazu geeigneter Aktinienspezies mit der vitalen Methylenblaumethode voraussichtlich manche in meiner Arbeit vorhandene Lücken ausfüllen und die hier vorgebrachten Befunde vervollständigen oder rektifizieren dürfte.

Literaturverzeichnis.

1. 1884. A. ANDRES, *Le Actinie*. Fauna und Flora des Golfes von Neapel. Leipzig.
2. 1892. A. APPELLÖF, Zur Kenntnis der Edwardsien. Bergens Mus. Aarsber. f. 1891.
3. 1894. — *Ptychodactis patula* n. g. n. sp., der Repräsentant einer neuen Hexaktinienfamilie. Bergens Mus. Aarsber. f. 1893.
4. 1903. A. BETHÉ, Allgemeine Anatomie und Physiologie des Nervensystems.
5. 1894. O. CARLGRÉN, Studien über nordische Aktinien; kongliga svenska Vetenskap. Akad. Handl., Bd. 25.
6. 1888. D. C. DANIELSEN, Actinidae of the Norwegian North-Atlantic expedition. Bergens Mus. Aarsber. f. 1887.
7. 1889. — *Cerianthus borealis*, Bergens Mus. Aarsber. f. 1888.
8. 1890. — Actinida. Norske Nordhavs-Exped. 1876—1878.
9. 1895. L. FAUCOT, Études sur l'anatomie, l'histologie et le développement des Actinies. Archives de Zoologie expérimentale et générale. 3. Série, tome III.
10. 1901. J. HAVET, Contribution à l'étude du système nerveux des Actinies. La Cellule, tome 18.

11. 1877. A. v. HEIDER, Sagartia troglodytes Gosse, ein Beitrag zur Anatomie der Aktinien. Sitzungsber. der k. Akad. d. Wissensch., 1. Abt., Bd. 75.
12. 1879. — Cerianthus membranaceus Haime, Ein Beitrag zur Anatomie der Aktinien. Sitzungsber. d. k. Akad. d. Wissensch., 1. Abt., Bd. 79.
13. 1879. O. u. R. HERTWIG, Die Aktinien, anatomisch und histologisch, mit besonderer Berücksichtigung des Nervenmuskelsystems untersucht. Jen. Zeitschr. f. Naturwissenschaft, Bd. 13.
14. 1878. — Das Nervensystem und die Sinnesorgane der Medusen. Leipzig.
15. 1895. R. HESSE, Über das Nervensystem und die Sinnesorgane von Rhizostoma Cuvieri. Zeitschr. f. wissenschaftl. Zoologie, Bd. 60.
16. 1894. W. NAGEL, Experimentelle sinnesphysiologische Untersuchungen an Coelenteraten. Arch. f. d. ges. Physiologie, Bd. 57.
17. 1884. C. v. NÄGELI, Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre. München.
18. 1842. A. de QUATREFAGES, Mémoire sur les Edwardsies, nouveau genre de la famille des Actinies. Annales des Sciences nat., Zool., 2. Série, tome 18.
19. 1892. G. RETZIUS, Über die neuen Prinzipien in der Lehre von der Einrichtung des sensiblen Nervensystems. Biolog. Untersuch., neue Folge, Bd. IV.
20. 1892. — Das sensible Nervensystem der Polychaeten. Ibid.
21. 1898. — Weiteres zur Kenntnis der Sinneszellen der Evertebraten. Biolog. Untersuchungen, Neue Folge, Bd. X.
22. 1890. K. C. SCHNEIDER, Histologie von Hydra fusca mit besonderer Berücksichtigung des Nervensystems der Hydropolypen. Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. 35.
23. 1904. M. WOLFF, Das Nervensystem der polypoiden Hydrozoa und Scyphozoa. Zeitschr. f. allgem. Physiologie, Bd. 3.

Zeichen- und Tafelerklärung.

Tafel.

<p><i>b</i> = Basis der Sinnesnervenzelle, <i>ek</i> = Endkugelnchen, <i>ekn</i> = Endknöpfchen, <i>ep</i> = Grenze des Epithels, <i>es</i> = Endstiftchen, <i>n</i> = Kern,</p>		<p><i>nfg</i> = Neurofibrillengitter, <i>nfr</i> = Neurofibrillen, <i>nk</i> = Nesselkapsel, <i>sh</i> = Sinneshaar, <i>r</i> = Verdickung.</p>
---	--	---

Fig. 1. Endigungen von Sinnesnervenzellen aus dem Schlundrohre von *Bunodes gemmaceus*. Leitz, Ölim. Ok. 4.

Fig. 2. Endigungen von Sinnesnervenzellen aus dem Ektoderm des Tentakels von *Bunodes gemmaceus*. Leitz, Ölim. Ok. 4.

Fig. 3. Neurofibrillengitter in einer Sinnesnervenzelle aus dem Schlundrohre von *Bunodes gemmaceus*. Leitz, Ölim. Komp. Ok. 8 (fixiertes Präparat).

Fig. 4. Neurofibrillen in Sinnesnervenzellen aus dem Schlundrohre von *Bunodes gemmaceus*. Leitz, Ölim. Ok. 4 (fixiertes Präparat).

Fig. 5. Nesselkapselbildungszelle aus dem Schlundrohre von *Bunodes gemmaceus*. Leitz, Ölim. Ok. 4.

Fig. 6. Sinnesnervenzelle von *Hyanthus parthenopeus*, Schlundrohr. Leitz, Obj. 7, Ok. 4.

Untersuchungen über die Morphologie und Entwicklungsgeschichte des Rippensystems der urodelen Amphibien.

Von

Franz Mayerhofer.

(Mit zwei Tafeln und 9 Textfiguren.)

Die Frage nach der morphologischen Bedeutung der Vierfüßerrippen ist in mancher Hinsicht noch ungeklärt: namentlich die in letzter Zeit betonten Beziehungen derselben zu dem Rippensystem der Fische lassen einige Nachuntersuchungen wünschenswert erscheinen. Die Entscheidung in derartigen Fragen ist vor allem von der Entwicklungsgeschichte zu erwarten; leider sind bisher die embryologischen Angaben im Vergleiche zu den mehr oder minder spekulativ gewonnenen Meinungen ziemlich gering. Für die Beurteilung der Vierfüßerrippen müssen natürlich in erster Linie die ursprünglichen Tetrapodentypen, die geschwänzten Amphibien, in Betracht gezogen werden, die auch bisher bereits Gegenstand eingehenderer Untersuchungen gewesen sind. Wir besitzen einige wertvolle Arbeiten über die Entwicklung der Urodelenrippen, von denen vornehmlich die Abhandlungen von FIECK und KNICKMEYER zu nennen sind. Nichtsdestoweniger macht sich das Bedürfnis fühlbar, noch weiteres Tatsachenmaterial zu schaffen und die jetzt bestehenden Lücken auszufüllen. Die Aufgabe der vorliegenden Arbeit besteht nun darin, die genaue Entwicklungsgeschichte des Rippensystems an einer Urodelenform festzustellen und an der Hand der gefundenen Tatsachen die bisherigen Ansichten über die Bedeutung der Tetrapodenrippen zu erörtern. Für die embryologischen Untersuchungen wurde die bisher weniger untersuchte *Salamandra maculosa* gewählt.

A. Historische Übersicht.

Bevor wir in die speziellen, den Gegenstand der vorliegenden Arbeit bildenden Fragen eingehen, wollen wir kurz die Frage nach den allgemeinen Homologieverhältnissen der Vertebratenrippen historisch beleuchten.

Die älteren vergleichenden Anatomen CUVIER (5), OWEN (25—27) etc. betrachten die Rippen sämtlicher Vertebraten als homologe Gebilde. OWEN unterscheidet in seinem ziemlich künstlichen Wirbelschema neben dem bei allen Vertebraten gleichwertigen Rippensysteme (Par- und Pleurapophysen) noch das von letzterem verschiedene System der unteren Bogen (Hämaphyse und Hämaldorn), welche im allgemeinen die Bildung des Kaudalkanals besorgen, im Rumpfe dagegen mit wenigen Ausnahmen wegfallen. — Aber schon frühzeitig erkannte AUGUST MÜLLER (23), daß die Rippen der Vierfüßer von denen der Fische scharf zu unterscheiden wären. Die Veranlassung zu dieser Unterscheidung gaben einerseits die Befunde, daß bei den Vierfüßern neben dem ihnen eigentümlichen Rippensysteme noch Gebilde auftreten, welche mit dem Fischrippensysteme zu homologisieren sind (Rippen der Geckonen neben den Interzentren, welche MÜLLER als Rudimente des Fischrippensystems betrachtet, paralleles Auftreten von unteren Bogen im Schwanze neben Rippenrudimenten). Andererseits war es die genaue Berücksichtigung der Muskulatur, welche den Unterschied beider Rippenbildungen scharf hervortreten ließ (Lage der Fischrippen an der Innenfläche der Seitenrumpfmuskeln, die der Tetrapodenrippen in den Muskeln selbst). — Später hat auch RATHKE (29) auf Grund einiger embryologischer Tatsachen jenen Unterschied betont, indem er auf die verschiedene Genese der Fisch- und Vierfüßerrippen hinwies. Diese beiden Angaben blieben damals ziemlich unbeachtet; ohne auf sie Rücksicht zu nehmen, trug GEGENBAUR in der „Entwicklungsgeschichte des Lepidosteus“ (10) eine ganz entgegengesetzte Ansicht vor. Er betrachtet wiederum die Rippen aller Vertebraten als homolog und genetisch als Abgliederungen der unteren Bogen. Diese zunächst an Ganoiden gewonnenen Anschauungen wurden dann auch auf alle übrigen Vertebraten ausgedehnt; nach der damaligen Ansicht GEGENBAURS entsprächen also die unteren Bogen des Schwanzes bei sämtlichen Vertebraten den vereinigten Rippen des Rumpfes. Die Befunde von dem parallelen Auftreten von unteren Bogen und Rippenrudimenten im Schwanze mancher Vierfüßer (Schildkröten) stellten sich einer derartigen Auf-

fassung als Hindernis entgegen, das aber für GEGENBAUR dadurch wegfällt, daß er die Natur jener beschriebenen Rippenrudimente als tatsächliche Rippen leugnet und sie bloß als Querfortsätze bezeichnet. — Zu wesentlich anderen Grundsätzen gelangte GÖTTE in der „Entwicklungsgeschichte der Unke“ (17); zunächst war es wiederum das Auffinden von Rippen und unteren Bogen im Schwanze von Salamandrinen, welches den Autor in Widerspruch mit GEGENBAUR brachte. Die genauere Berücksichtigung der Entwicklungsgeschichte sowie der Lagebeziehungen der Skeletteile zur Muskulatur veranlaßte GÖTTE zu folgenden Schlüssen: An jedem Wirbel ist neben dem oberen Bogensysteme ein diesem homotypes unteres zu unterscheiden, welches letzteres den Hämälbogen sämtlicher Vertebraten sowie den Fischrippen gleichzusetzen ist. Die Vierfüßerrippen sind keinem von beiden Bogensystemen gleichwertig, sondern eine später auftretende Bildung. Die Selachierrippen entsprechen wegen ihrer Lage im Interstitium den Vierfüßerrippen; der Unterschied, daß sie nicht aus dem oberen, sondern dem unteren Bogen entspringen, veranlaßt uns, sie mit den Vierfüßerrippen nicht als homolog, sondern homotyp zu bezeichnen. — Die GÖTTESchen Angaben wurden kurz darauf von GEGENBAUR (11) einer scharfen Kritik unterzogen, in welcher er auf seinem früheren Standpunkte verharret. Gegen diese Befunde eines parallelen Vorkommens von Rippen und unteren Bogen im Schwanze führt er wieder seine früheren Argumente ins Feld. Außerdem kritisiert er mit Recht die GÖTTESchen Behauptungen über die Selachierrippen, indem er darauf hinweist, daß GÖTTE bei der Homologisierung der letzteren mit den Vierfüßerrippen in der verschiedenen Genese beider auf Schwierigkeiten stößt, aus denen er sich durch die Einführung des Begriffes der Homotypie hilft. — Die nachfolgenden Untersuchungen von CLAUS (4) und HOFFMANN (21) haben aber in einwandfreier Weise den Beweis erbracht, daß wir in der Kaudalregion einiger Tetrapoden (Krokodile, Schildkröten, Amphibien) tatsächlich Rippen neben unteren Bogen vor uns haben. Dadurch wurde endgültig festgestellt, daß die Rippen der Vierfüßer von denen der Fische, die ja mit den unteren Bogen des Schwanzes gleichwertig sind, verschiedene Bildungen darstellen. Später wurde von GÖTTE (17) dieser Unterschied noch schärfer hervorgehoben und betont, daß die Vierfüßerrippe nur mit der Selachierrippe und den sogenannten „Seitengräten“ der Knochenfische zu vergleichen wären, daß sie dagegen den eigentlichen Fischrippen (Pleuralrippen) scharf gegenüberstünden. — Eine eigenartige, von BAUR (2) ausgesprochene,

von ihrem Autor später aber wieder aufgegebene Ansicht besagt, daß die Fischrippe mit der Tetrapodenrippe zu homologisieren sei, die unteren Bogen des Schwanzes der Vierfüßer dagegen nicht die Homologa der unteren Bogen der Fische, sondern die Rudimente von zentralen Flossenstrahlen darstellen. — Die von GÖTTE durchgeführte Unterscheidung der Fisch- und Vierfüßerrippen wurde späterhin mehr weniger vernachlässigt, bis HATSCHKE die GÖTTESchen Anschauungen wieder bestätigte und ihnen allgemeine Anerkennung verschaffte. HATSCHKE (20) geht von den damals wenig verstandenen Verhältnissen des *Polypterus* aus, an dem er in außerordentlich deutlicher Weise die zwei verschiedenen Arten von Vertebratenrippen nebeneinander demonstrierte. Der genaue Vergleich des *Polypterus* mit den übrigen Fischen einerseits, mit den Vierfüßern andererseits, sowie die Beziehungen beider Rippen zur Muskulatur ergaben nämlich, daß wir in den unteren Rippen des *Polypterus* die Homologa der Fischrippen, in den oberen dagegen die Homologa der Vierfüßerrippen vor uns haben. Bezüglich der Selachierrippen, welche in der damaligen Arbeit keine Berücksichtigung fanden, ist HATSCHKE der Meinung, daß sie mit Unrecht als obere Rippen bezeichnet würden. Wenngleich ihre Lage im Interstitium sehr auffallend ist, so zeigen sie doch durch ihre enge Verbindung mit dem unteren Bogenschenkel Charaktere echter Fischrippen, welche nur eine starke Aufbiegung in die Muskulatur erfahren haben, wofür die Aufbiegung des distalen Rippenendes bei *Lepidosteus* als Analogon angeführt werden könnte. — Den Ausführungen von GÖTTE und HATSCHKE schließt sich im allgemeinen auch DOLLO (7) an, indem er einerseits die Hämalbogen, andererseits die (oberen) Rippen sämtlicher Vertebraten für homolog erklärt. — RABL (28) schließt sich bezüglich der Selachierrippen GÖTTE an, sofern er die Selachierrippen als obere Rippen bezeichnet und sie mit den Vierfüßerrippen homologisiert. — In jüngster Zeit kam SCHEEL (31) auf Grund seiner Untersuchungen an *Rhodeus* zu der Ansicht, daß die Vierfüßerrippe nichts anderes als eine dorsal verschobene Fischrippe sei, da wir ja auch bei Fischen (*Rhodeus*) sehen können, daß die Fischrippe eine dorsale Verlagerung bis an den oberen Bogen erfahren kann. Die unteren Bogen der Vierfüßer wären dann ganz neue Bildungen und nicht den ähnlichen Bildungen der Fische gleichzusetzen. — Nach der in den neuesten Auflagen der Lehrbücher von GEGENBAUR (12) und WIEDERSHEIM (34), sowie in den neueren Arbeiten [GÖPPERT (16)] vertretenen Ansicht unterscheidet man bei den Vertebraten zweierlei Rippen-

systeme, von denen das untere (Pleuralrippen der Fische nach GÖTTE) das ursprünglichere, das obere (Vierfüßer, Selachier) dagegen das phylogenetisch jüngere darstellt: es tritt bei manchen Fischen (*Polypterus*, Teleostier) neben dem ursprünglichen auf, gewinnt bei den Vierfüßern und Selachiern das Übergewicht, während das ursprüngliche, das untere nur noch in Resten (untere Schwanzbogen, Interzentren) vorhanden bleibt.

Nach dieser allgemeinen Orientierung wenden wir uns den speziellen Fragen zu, soweit sie später berücksichtigt werden, und wollen uns zunächst mit der Duplizität der Vierfüßerrippen beschäftigen. Zuerst war es AUGUST MÜLLER (23), welcher die Ansicht äußerte, daß die Seitenstrahlen der Wirbeltiere (obere Rippen) Doppelbildungen seien, sofern dieselben aus einem dorsalen und ventralen Strahle bestünden. Doch ist es in der verschiedensten Weise zu einer teilweisen Verschmelzung der beiden Strahlen gekommen, so daß die Duplizität der Rippen ziemlich verdeckt erscheint. In typischer Weise zeigen nach MÜLLER die hinteren Beckenwirbel der Vögel eine Zusammensetzung der Rippen aus zwei gesonderten, parallelen Strahlen. Auch die Amphibien, speziell die Salamandrinen, lassen an ihrer deutlichen Spaltung der Querfortsätze, sowie der proximalen Rippenenden die Duplizität ziemlich deutlich erkennen, wiewohl an ihrem distalen Ende bereits eine Verschmelzung eingetreten ist. MÜLLER weist ferner darauf hin, daß auch die Amnioten größtenteils die Duplizität der Rippen zeigen, so die Schlangen in der distalen Gabelung der Beckenrippen, die Säugetiere in der regelmäßigen Ausbildung eines *Capitulum* und *Tuberculum costae*. So kommt MÜLLER zu der Anschauung, daß die Seitenstrahlen ebenso paarig sind, wie die Rücken- und Bauchstrahlen, letzteren also in gewissem Sinne homodynam erscheinen. Daraus leitet nun der Autor einen vierstrahligen Typus im Aufbau des Wirbeltierkörpers ab. — Die Beobachtungen GÖTTES (17), daß bei *Salamandra* die seitlichen Wirbelfortsätze jederseits doppelt auftreten und darauf in eigentümlicher Weise verschmelzen, schließen sich unmittelbar den Beobachtungen MÜLLERS an. Eine weitere Stütze für die Duplizität der Seitenstrahlen liegt auch in der von GÖTTE zuerst beschriebenen distalen Gabelung der vorderen Salamanderrippen. Aus den in einer späteren Arbeit GÖTTES (18) enthaltenen Abbildungen der Rippen von *Salamandrina perspicillata* und *Menopoma* gewinnt man tatsächlich den Eindruck, daß dieselben Doppelbildungen darstellen, deren beide Strahlen bloß in ihrem mittleren Teile eine kurze Verschmelzung aufweisen. — RABL (28) erklärt

die Zweiköpfigkeit der Vierfüßerrippen aus einer Spaltung des horizontalen Septums in seinem Ansatz an die Wirbelsäule, wodurch sich zwei Durchschnittslinien mit dem transversalen Septum, also die Möglichkeit zur Bildung zweier Strahlen ergeben. — In eigentümlicher Weise wurde die Zweiköpfigkeit der Vierfüßerrippen von WIEDERSHEIM (32) und DOLLO (7) aufgefaßt; beide Autoren schließen ebenfalls auf eine Zusammensetzung der Vierfüßerrippen aus zwei parallelen Strahlen, von denen sie den dorsalen Strahl mit der oberen Rippe des *Polypterus*, der Teleostier und mit der Sela-chierrippe verglichen, den ventralen Strahl dagegen als untere, echte Fischrippe betrachteten, wobei sie annahmen, daß die letzteren ihre typische Lage an der Innenseite der Seitenrumpfmuskeln aufgegeben, sich dorsal verschoben und mit der oberen Rippe vereinigt hätten. — Diese sonderbare Ansicht fand aber wenig Anklang; HATSCHKE (20) widerlegte sie mit dem Hinweise darauf, daß im Schwanze der Urodelen die Amphibienrippe mit ihrer Gabelung und ihren doppelten Querfortsätzen neben den die echte Fischrippe enthaltenden unteren Bogen auftritt. Wenngleich sich HATSCHKE entschieden gegen die Auffassung von WIEDERSHEIM ausspricht, so hält er trotzdem die Zusammensetzung der Vierfüßerrippen aus einer dorsalen und ventralen Rippe nicht für ausgeschlossen. In der neuesten Zeit hat man die Lehre von der Duplizität der Rippe so ziemlich verlassen. GÖPPERT (16) erkennt in dem Spangengstücke nur einen sekundären Auswuchs der Rippe, eine Apophysenbildung, welche eine festere Verbindung mit der Wirbelsäule ermöglichen soll. Diese letztere Ansicht erscheint jetzt am meisten verbreitet.

Aufgabe der vorliegenden Arbeit ist es insbesondere, die Frage nach dem Ursprunge des Vierfüßerrippensystems einer kritischen Erörterung zu unterziehen. Der Ursprung des Vierfüßerrippensystems gehört zu den Problemen der vergleichenden Anatomie, und die Ansichten der Forscher sind heute noch vielfach widersprechend. Von den älteren Autoren halten OWEN (26, 27) und AUGUST MÜLLER (23) die Rippen für selbständige Bildungen. Während OWEN die Querfortsätze als Auswüchse des Wirbels auffaßt, betrachtet sie MÜLLER für abgegliederte Teile des selbständigen Seitenstrahles. — RATHKE (29) hat mit Rücksicht auf die Entwicklung der Amniotenrippen, das Rippensystem als Auswüchse aus jeweilig verschiedenen Wirbelementen angesehen. — Die ersten präzisen Angaben finden wir bei GÖTTE (17). Dieselben beziehen sich ausschließlich auf Amphibien, und zwar zunächst auf die Anuren,

gelten aber mit unwesentlichen Modifikationen auch für die Urodelen. Die GÖTTESchen Befunde lauten kurz folgendermaßen: Das Rippensystem der Amphibien wächst in kontinuierlicher knorpeliger Anlage aus den oberen Bogen hervor und zwischen die segmentalen Muskeln hinein; sobald dasselbe eine gewisse Länge erreicht hat, erkennt man an ihm eine Teilung in ein kurzes Innenglied (Querfortsatz) und ein längeres Außenglied (Rippe). — Gegen die von GÖTTE veröffentlichten Angaben erhob sich bald von mehreren Seiten Widerspruch: die betreffenden Arbeiten vertreten nämlich wieder den Standpunkt, daß das Rippensystem der Vierfüßer eine selbständige Entwicklung nehme. HOFFMANN (21) kommt bei seinen Untersuchungen an Schildkröten und Sängern zur Ansicht, daß die Rippen ursprünglich intervertebrale, aus der die Chorda umgebenden skeletogenen Schichte hervorstwachsende Stücke darstellen, welche selbständig ossifizieren. Bei den meisten Vierfüßern dagegen haben die Rippen ihre intervertebrale Stellung wegen Schwund der intervertebralen Partien aufgeben müssen und sich sekundär vertebral verlagert. Die Querfortsätze gehören nicht dem System der Rippen an, sondern sind akzessorische, vom oberen Bogen ausgehende Bildungen. — Die GÖTTESchen Untersuchungen fanden ferner durch FIECK (9) eine eingehende Revision. Da seine rein embryologische Abhandlung mit dem Thema dieser Arbeit in engster Beziehung steht, so möchte ich dieselbe genauer besprechen. FIECK gibt bezüglich der Entwicklung des Rippensystems von *Triton* folgendes an: Die Rippe legt sich am peripheren Ende des Myokomma selbständig, zunächst in Form einer bindegewebigen Wucherung an, welche alsbald in Knorpelgewebe übergeht. Diese Rippenanlage liegt nach FIECK anfänglich völlig isoliert in dem Bindegewebe des transversalen Muskelseptums, durch eine breite Muskelschicht vom oberen Bogen getrennt. Die später ebenfalls selbständig auftretenden Querfortsatzanlagen repräsentieren sich als Knorpelzapfen, die von der Basis des oberen Bogens nach außen verlaufen und gleich den Rippen aus einer Vorknorpelanlage hervorgehen. Rippe und Querfortsatz entwickeln sich selbständig voneinander weiter, treten aber bald vermittelt einer Brücke von zerstreuten Knorpelkernen miteinander in Fühlung, um endlich vollständig zusammenzuzießen. Der Knorpel des Querfortsatzes ist ursprünglich von dem des oberen Bogens deutlich durch eine Knochenschicht getrennt, nach deren Resorption erst eine Verschmelzung beider Knorpel stattfindet. Als Muttergewebe des Querfortsatzes führt der Autor das Perichondrium des oberen Bogens

sowie die „skeletogene Schichte“ GEGENBAURS an, als Muttergewebe der Rippe das intermuskuläre Bindegewebe. In dem als „Querspange“ beschriebenen Rippenteil erkennt der Verfasser einen nachherigen Auswuchs der Rippe. — In der darauf erschienenen Erwiderung schränkte GÖTTE (18) seine früheren Angaben einigermaßen ein. Er gibt wohl zu, daß entgegen seiner früheren Behauptung Querfortsatz und Rippe nicht in continuo knorpelig aus dem oberen Bogen hervorzunehmen; doch sei von allem Anfange ein von FIECK übersehener vorknorpeliger Zusammenhang zwischen Rippe, Querfortsatz und oberem Bogen vorhanden, welcher den genetischen Zusammenhang aller dieser Teile beweise. Dem Umstande, daß die Knorpelbildung getrennt vor sich gehe, könne nicht das Hauptgewicht zugeschrieben werden. — Gegen die letztere Deutung GÖTTES nehmen HASSE und BORN (19) Stellung, welche die entwicklungsgeschichtlichen Befunde FIECKS bestätigen. HASSE hält es für ungerechtfertigt, wenn GÖTTE einzig und allein auf Grund der bindegewebigen Anlage einen ursprünglichen kontinuierlichen Zusammenhang zwischen Rippe, Querfortsatz und oberem Bogen annimmt; er hält eben das Auftreten des Knorpels für das Wesentliche. Die strenge Berücksichtigung des bindegewebigen Stadiums führe zu Ungeheuerlichkeiten, da man dann schließlich das ganze intermuskuläre Bindegewebe als Rippenanlage bezeichnen müßte, obwohl aus demselben noch andere Gebilde (Gefäße, Nerven) hervorgehen. — Ein genetischer Zusammenhang zwischen Rippe, Querfortsatz und oberem Bogen wurde späterhin wieder von GERSTÄCKER (13) befürwortet, welcher auf Grund von Studien an Säugerskeletten Rippe und Querfortsatz als Differenzierungsprodukte derselben Art von Anhängen der oberen Bogen betrachtet und die Anfügung des Rippensystems an andere Wirbelbestandteile als sekundäre bezeichnet. Er verfällt in einen alten Irrtum, wenn er die Vierfüßerrippen mit den Hämalbögen des Schwanzes vergleicht. — Die zweite eingehendere Arbeit über die Entwicklung des Rippensystems von *Triton* verdanken wir KNICKMEYER (22). Leider konnte ich mir diese Arbeit nicht verschaffen; soviel ich aber aus der Abhandlung von GÖPPERT entnehme, stimmen die Resultate KNICKMEYERS im allgemeinen mit den Befunden von FIECK überein, ergänzen dieselben aber in wesentlichen Punkten. Nach KNICKMEYER hängen Rippe und Querfortsatz im Vorknorpelstadium zusammen, sind dagegen dem oberen Bogen nur angelehnt. Die Knorpelbildung findet später für Rippe und Querfortsatz gesondert statt, woraus der Verfasser auf eine selbständige Entwicklung beider schließt. Für die „Querspange“

der Rippe hat der Autor gefunden, daß dieselbe einen eigenen Verknorpelungspunkt besitze. Ein derartiger Befund gibt natürlich der Lehre von der Duplizität der Rippe einen festen Stützpunkt. — Diesen Angaben von FIECK, HASSE und KNICKMEYER betreffs der selbständigen Entwicklung der Rippe stimmt auch RABL (28) bei, und zwar auf Grund ähnlicher Befunde an den nach seiner Ansicht mit den Vierfüßerrippen homologen Selachierrippen. — In neuerer Zeit wurde die selbständige Entwicklung der echten Rippen (Lateralrippen, obere R.) besonders von EIMER (8) befürwortet, welcher dieselben als gesonderte Bildungen des septalen Bindegewebes betrachtet und ihre Beziehungen zum Wirbel als sekundäre bezeichnet. Er stützt seine Behauptungen vorwiegend darauf, daß es bei den Fischen unmöglich sei, eine scharfe Grenze zwischen echten Rippen und Fleischgräten festzustellen, indem man einen allmählichen Übergang beider beobachten kann, ferner daß bei den Fischen Beziehungen der echten Rippen zu einem bestimmten Wirbelbestandteil nicht vorliegen, sondern vielmehr die verschiedensten Befestigungsarten am Wirbel und nicht minder die gänzliche Unabhängigkeit der Rippen vom Wirbel in den Bauchrippen realisiert seien. Die echten (oberen) Rippen sind somit nichts anderes als Fleischgräten, welche bei den Vierfüßern zu mächtigen Gebilden herangewachsen und sekundär in bestimmte Beziehungen zum Wirbel getreten sind.

Die gegenwärtig am meisten verbreitete Auffassung über den Ursprung der Vierfüßerrippen wurde im wesentlichen durch die Untersuchungen von GÖPPERT (14, 15) begründet, wenngleich schon früher WIEDERSHEIM (32) dieselbe kurz angedeutet hat. Dieser Auffassung zufolge betrachtet man die Vierfüßerrippen als Abkömmlinge der unteren Bogenseiten der Fische, deren Reste noch in den Querfortsätzen der Amphibien mehr oder minder deutlich nachgewiesen werden können. GÖPPERT geht von der Ansicht aus, daß die Selachierrippen mit den Vierfüßerrippen homolog seien und beginnt seine Untersuchungen bei *Menobranchnus lateralis*. Die unteren Querfortsätze von *Menobranchnus* bestehen aus zwei knorpeligen Wurzeln, aus einer ventralen, welche unterhalb der Vertebralgefäße liegt und am Wirbelkörper ihren Ansatzpunkt findet, und einer dorsalen, welche seitlich die Vertebralgefäße flankiert und sich alsbald am oberen Bogen anlagert. Die ventrale Wurzel des unteren Querfortsatzes zeigt nun am Beginne des Schwanzes ein eigentümliches Verhalten: sie verschmilzt daselbst mit der Basis des unteren Bogens. Aus diesem Verhalten erkennt GÖPPERT, daß

die ventrale Wurzel des unteren Rippenträgers von *Menobranchus* eine vollständige Übereinstimmung mit dem unteren Bogenschenkel (Basalstumpf) der Selachier zeigt und somit mit dem letzteren zu homologisieren sei. An der Hand der Ontogenie erläutert GÖPPERT ferner, daß der dorsale Anteil des unteren Rippenträgers, welcher die Verbindung mit dem oberen Bogen eingeht, phylogenetisch jünger sei, einen Auswuchs des ventralen Anteiles (Basalstumpf) darstelle und speziell als eine Neuerwerbung der Amphibien angesehen werden müsse. Da derselbe vom Knorpel des oberen Bogens meistens durch eine Knochenschicht getrennt ist, könnten irgendwelche genetische Beziehungen zu letzterem nicht abgeleitet werden. Bei *Salamandra* hat sich der Basalstumpf zum großen Teil nur mehr in Form einer unscheinbaren Knochenspange erhalten, während vorwiegend der sekundäre dorsale Anteil als Querfortsatz imponiert. Daß im Schwanze eine Verbindung jenes Basalstumpfstes (Knochenspange) mit dem unteren Bogen nicht stattfindet, erscheine bei der starken Rückbildung dieses Gebildes nicht auffällig. Dagegen bezeugen nach GÖPPERT wieder die Gymnophionen in unzweifelhafter Weise die Natur ihrer Querfortsätze als Basalstümpfe. Die Querfortsätze der Gymnophionen (dieselben besitzen nur untere) sind nach ihrer Lage unterhalb der Vertebralgefäße mit den ventralen Wurzeln des *Menobranchus* querfortsatzes vergleichbar; dieselben rücken am Beginne des Schwanzes nach abwärts bis an den Wirbelkörper und gehen an den folgenden Wirbeln vollständig in die unteren Bogen auf, wobei aber in allen Fällen eine Verbindung mit dem oberen Bogen erhalten bleibt. — DAVISON (6) hat an der Wirbelsäule von *Amphiuma* gefunden, daß die Anlage der Rippenträger mit jener der Hämalbogen nicht in Verbindung stehe, sondern aus der Basis der Neuralbogen abzuleiten sei. Die Basalstümpfe, die unter der *Arteria vertebralis* verlaufen und sich distal mit den Rippenträgern verbinden, entstehen als später verknöchernendes Ligament (zitiert nach den Neapler Jahresberichten). — Die konsequente Durchführung der GÖPPERTSchen Ansicht zwingt uns zur Annahme einer Spaltung des ursprünglichen Basalstumpfes der Vierfüßer in zwei Teile, von denen der eine die Bildung des Hämalbogens im Schwanze besorgt, während der andere zum Querfortsatze wird und an seinem distalen Ende die Lateralrippe entwickelt. SCHAUINSLAND (30), der ganz auf dem Boden der GÖPPERTSchen Ansicht steht, will nun bei gewissen Fischen (*Laemargus*, *Amia*) Anhaltspunkte für die Möglichkeit einer Spaltung des unteren Bogenschenkels gefunden haben. Indem er dieses Verhalten mit den

Tetrapoden vergleicht, glaubt er der GÖPPERTSchen Ansicht einen neuen Stützpunkt gebracht zu haben. — Nach der Ansicht von HATSCHKE (mündliche Mitteilung) handelt es sich im Rippensysteme der Vierfüßer um eine ursprünglich einheitliche Bildung, in der es erst sekundär zu einer Abgliederung in einen Querfortsatz und eine bewegliche Rippe gekommen ist. Das Rippensystem als Ganzes nimmt aber eine selbständige Entwicklung und verschmilzt nur sekundär mit dem einen oder anderen Wirbelbestandteil. HATSCHKE stützt sich dabei auf die Tatsache, daß das Rippensystem in der Reihe der Tetrapoden die verschiedensten Verschiebungen erleiden kann, die wahrscheinlich durch eine Verlagerung des Interstitiums zu erklären sind. Eine allmähliche Verschiebung des Rippensystems nach abwärts beobachten wir beispielsweise sehr deutlich in der hinteren Körperregion von *Ichthyosaurus* und in extremer Weise zeigt sich endlich in der Halsregion des Krokodils eine solche Verlagerung bis an das untere Bogensystem (Interzentren). So sei es auch denkbar, daß bei *Menobranchus* in der Schwanzregion eine Verschiebung des Rippensystems nach abwärts und eine Verbindung mit dem unteren Bogen eingetreten sei, ohne daß man dabei an eine Entstehung aus dem letzteren denken müsse.

B. Eigene Beobachtungen.

Als Untersuchungsobjekte verwendete ich vornehmlich die *Salamandra maculosa*, von der mir die verschiedensten Stadien des Embryonal- und Larvenlebens bis zur Metamorphose zur Verfügung standen. Zum Zwecke des Studiums bediente ich mich der Methode der Längs- und Querschnittserien.

Von den knorpelig präformierten Teilen der Wirbelsäule tritt in der Entwicklung zuerst das obere und untere Bogensystem auf. Der Vollständigkeit halber möchte ich zunächst einiges über die erste Anlage der beiden Bogen vorausschicken. Die oberen Bogen, welche die Bildung des Neuralkanals besorgen (Neuralbogen), treten im ganzen Bereiche der Wirbelsäule in typischer Ausbildung auf. Die unteren Bogen dagegen, die wir mit dem Rippensystem der Fische vergleichen, haben sich bei den Vierfüßern nur in geringer Ausdehnung, als die den Kaudalkanal bildenden Hämbogen des Schwanzes erhalten. Als Rudimente von unteren Bogen im Rumpfe (Interzentren) dürften wohl die von GÖPPERT an einer Salamanderlarve gefundenen kleinen Knorpelchen an der Basis des Wirbels anzusprechen sein. Von ihnen konnte ich leider an den

untersuchten zwanzig Individuen keine Spur sehen. Die Bildung beider Bogen und der an ihnen später auftretenden Anhänge geschieht aber nicht an allen Teilen der Wirbelsäule gleichzeitig, sondern wir sehen die Entwicklung an zwei Punkten, am 1. Rumpfwirbel und am Kreuzbeinwirbel einsetzen und von da nach rückwärts weitergreifen. Dieser Umstand gestattet es, an einem und demselben Tiere verschiedene Entwicklungsstadien beobachten zu können. Beide Bogensysteme entwickeln sich aus dem axialen Bindegewebe an der Grenze zweier Muskelsegmente, dort, wo sich bereits die erste Anlage des knöchernen Wirbelkörpers in Form einer dünnen, doppelkegelförmigen, die Chorda umschließenden Knochenhülle befindet. Dasselbst beobachtet man zuerst jederseits eine starke Wucherung des axialen Bindegewebes, welche vom Wirbelkörper ausgehend, sich später nach aufwärts um das Rückenmark, bzw. nach abwärts um die Schwanzgefäße ausdehnt. In der bindegewebigen Anlage des oberen Bogens geht die erste Knorpelabscheidung zunächst in unmittelbarer Anlagerung an den knöchernen Wirbelkörper vor sich, und zwar gesondert auf der rechten und linken Seite. Die beiden knorpeligen Bogenhälften umwachsen sodann allmählich das Rückenmark, bis sie sich dorsal in der Medianlinie zu einem vollständigen Bogen schließen. Die Bildung des unteren Bogensystems geht parallel mit der Entwicklung des korrespondierenden oberen Bogens, so daß man beide Bogensysteme an demselben Wirbel im gleichen Entwicklungsstadium antrifft. Auch die unteren Bogen setzen sich aus einer rechten und linken Hälfte zusammen, deren Knorpel selbständig in unmittelbarem Anschluß an den Wirbelkörper entstehen, die Schwanzgefäße umwachsen und sich in der Mediane schließlich vereinigen; hierauf kommt es noch zur Bildung eines kurzen, unpaaren Dornfortsatzes. Zu bemerken wäre noch, daß die unteren Bogen eine nach hinten geneigte Stellung einnehmen. Bei *Salamandra* treffen wir dieselben vom 3., mitunter auch vom 2. Kandalwirbel bis an das Ende des Schwanzes an, wobei die vorderen mancherlei Vereinfachungen und Rückbildungen erkennen lassen. An diesen erscheinen nämlich die knorpeligen Bogenbasen einander stark genähert, so daß dieselben in der Mitte zur Berührung kommen und nur durch eine Knochenschicht von einander getrennt werden. An den zwei vordersten Schwanzbogen (3. und 4. Kandalwirbel) endlich verschmelzen die Bogenbasen vollständig zu einem unpaaren Stücke, aus dem die beiden Bogenhälften ihren Ausgangspunkt nehmen (Fig. 10 a). Am vordersten kommen überdies die Bogenhälften distal nicht mehr zur Vereinigung. An einem

Exemplar fand ich auch noch am 2. Kaudalwirbel ein Rudiment eines unteren Bogens in Form eines unpaaren Knorpelchens vor, welches also nur mehr den verschmolzenen Bogenbasen entspricht und mit Recht als ein typisches Interzentrum angesprochen werden könnte.

Ich komme jetzt zur Beschreibung der ersten Anlage der an den oberen Bogen auftretenden Rippenanhänge. Vorher habe ich aber auf eine Erscheinung aufmerksam zu machen, welche für die Auffassung des folgenden von Wichtigkeit ist. Die Entwicklung des oberen Bogens, welche am 1. Rumpfwirbel noch während des Embryonallebens beginnt, setzt in ziemlich rascher Folge auch an den übrigen Wirbeln ein, so daß die ausschlüpfenden Larven fast sämtliche oberen Bogen besitzen. Die Entwicklung des Rippensystems geht dagegen nicht parallel mit der des oberen Bogens; dieselbe beginnt wohl auch noch während des Embryonallebens am 2. Rumpfwirbel, pflanzt sich aber langsamer auf die folgenden Wirbel fort, so daß das Rippenpaar des letzten Rumpfwirbels erst in sehr vorgerückten Larvenstadien zur Anlage kommt. Es entspricht also einem bestimmten Entwicklungsstadium des oberen Bogens nicht in allen Regionen der Wirbelsäule der gleiche Entwicklungszustand des Rippensystems; während das letztere an den vorderen Rumpfwirbeln bei sehr unentwickeltem oberen Bogen auftritt, erscheint es an den hintersten Wirbeln bei bereits ziemlich ausgebildetem Bogen. Zur Darstellung der ersten Entwicklungsvorgänge des Rippensystems wähle ich den 6. Wirbel eines ca. 22 mm langen Salamanderembryos. An diesem Wirbel erscheint wohl der obere Bogen dorsal bereits geschlossen, er entbehrt aber noch vollständig eines knöchernen Überzuges. Der Wirbelkörper ist natürlich bereits angelegt, der Intervertebralknorpel noch größtenteils bindegewebig. Das erste Entwicklungsstadium des Rippensystems stellt sich an diesem Wirbel folgendermaßen dar: An der Basis des oberen Bogens tritt in der Höhe des Interstitium laterale eine ziemlich deutlich umgrenzte, rundliche Wucherung von Bindegewebszellen auf (Fig. 1 a). Verfolgt man die Serie nach vorwärts, so sieht man von dieser Bindegewebswucherung eine schmale Straße von Bindegewebszellen nach abwärts ausgehen, welche mit einer leichten Wendung nach vorn schräg gegen den Wirbelkörper zu verläuft, um sich an der halben Höhe des letzteren anzusetzen. Auf diese Weise wird mit dem Wirbelkörper und oberen Bogen eine Lücke angedeutet, durch welche die *Arteria vertebralis collateralis* verläuft. Die beschriebene Anlage ist in ihrem proximalen Teile im

axialen Bindegewebe eingebettet und geht daselbst unmittelbar in das Perichondrium des oberen Bogens über (Fig. 1 *b* u. *c*). Distal erstreckt sie sich in das Interstitium hinein in Form eines Bindegewebsstranges, welcher in der Durchschnitlinie des Interstitiums und transversalen Muskelseptums gelegen ist. Diese Bildung ist daselbst eine Strecke weit peripher zu verfolgen, verliert sich aber später allmählich im septalen Bindegewebe. Vergleicht man mit diesem Stadium die weiter hinten folgenden Wirbel, welche noch viel weniger entwickelt sind, so beobachtet man, daß an den letzteren diese bindegewebige Anlage noch nicht so weit peripher vorgeschritten ist und schließlich überhaupt nur auf einen kleinen medialen Anteil beschränkt ist; daraus ergibt sich, daß diese bindegewebige Wucherung vom Wirbel ausgeht und sich von da peripher weiterentwickelt. Wir wollen das Entwicklungsstadium des Rippensystems, welches wir jetzt kennen gelernt haben, als bindegewebiges oder „vorknorpeliges“ bezeichnen. An Fig. 1 *b* sehen wir dasselbe aus einem schmalen distalen und breiteren medialen Anteil zusammengesetzt. Vorgreifend will ich schon jetzt erwähnen, daß der starke mediale Teil die Anlage des (unteren) Querfortsatzes, der schwächere laterale dagegen die Anlage der Rippe darstellt. Von Bedeutung erscheint nun bis jetzt die Feststellung der Tatsache, daß Rippe und Querfortsatz in ihrem ersten, vorknorpeligen Stadium eine kontinuierliche Anlage darstellen, welche von der Skelettaehse ausgeht und von da gegen die Peripherie auswächst. Manche Autoren erörtern nun die Frage, aus welcher Bindegewebsschichte die besprochenen Anlagen ihren Ursprung nehmen. FIECK leitet den medialen Abschnitt (Querfortsatz) vom Perichondrium des oberen Bogens und vom axialen Bindegewebe (skeletogene Schichte GEGENBAURS), den lateralen (Rippe) vom intermuskulären Bindegewebe (Fasziengewebe) ab. Für diese Angaben konnte ich aber keinen Anhaltspunkt finden; viel begründeter erscheint es mir dagegen, in dem septalen Bindegewebe den Ursprung der Rippe zu suchen; da der Querfortsatz mit der Rippe eine einheitliche Anlage darstellt, so dürfte er auch mit dieser eine gemeinsame Genese haben. Für letzteren käme nur noch das perichordale Bindegewebe in Betracht.

In dieser einheitlichen bindegewebigen Anlage beobachten wir alsbald den Übergang in das nächstfolgende, das knorpelige Stadium. Dabei ergeben sich für die verschiedenen Regionen der Wirbelsäule einige Differenzen, weshalb es notwendig erscheint, die Entwicklungsvorgänge in den einzelnen Abschnitten getrennt darzustellen.

Ich beginne nun die Veränderungen auseinanderzusetzen, welche sich in der vorderen Rumpfhälfte (2.—7. Wirbel) abspielen. Dabei haben wir vor allem den Entwicklungszustand des oberen Bogensystems genau zu berücksichtigen. Wie ich schon früher erläutert habe, tritt die Anlage des Rippensystems im vorderen Rumpfabschnitte zu einer Zeit auf, in welcher die oberen Bogen ziemlich unentwickelt sind; das breite Knorpeldach des oberen Bogens mit den daran befindlichen Gelenkfortsätzen ist noch nicht zur Ausbildung gekommen oder die beiden Bogenhälften sind überhaupt noch nicht zu ihrem dorsalen Schlusse gekommen. Worauf ich aber besonders hinweisen muß, ist der Umstand, daß die Abscheidung einer perichondralen Knorpelschicht noch nicht stattgefunden hat. Die folgenden Angaben beziehen sich auf die vordersten Wirbel eines ca. 18 mm langen Embryos. Die erste Knorpelabscheidung erfolgt in jenem Abschnitte der Vorknorpelanlage des Rippensystems, welchen ich früher als erste Anlage der Rippe bezeichnet habe. In kurzem Abstände vom oberen Bogen sehen wir daselbst eine stärkere Wucherung der Bindegewebszellen, Umwandlung der spindelförmigen Bindegewebelemente in die rundlichen Knorpel-elemente und gleichzeitig die Abscheidung von hyaliner Grundsubstanz eintreten. Verfolgt man die Wirbel nach vorn, so findet man an jedem vorderen Wirbel den Prozeß weiter vorgeschritten, als dessen Resultat man endlich ein kleines, dünnes Knorpelstäbchen erkennt, welches an der Oberfläche noch dicht von Vorknorpel überdeckt ist, auf dessen Kosten es seinen Umfang vergrößert. Dabei ist dieses Gebilde der vorknorpeligen Anlage des Querfortsatzes eng angelagert (Fig. 2 *ez*). Aus demselben geht, wie leicht zu erkennen ist, die Hauptmasse der späteren Rippe hervor. Nachdem sich die Rippe in der geschilderten Weise angelegt hat, beginnt auch der Knorpel des (unteren) Querfortsatzes aufzutreten. Von dem Bindegewebszellenmaterial, welches oben als vorknorpelige Anlage des Querfortsatzes bezeichnet wurde, beginnt in der dem oberen Bogen dicht anliegenden Schichte ein Knorpelbildungsprozeß; dabei lagern sich die jungen Knorpelzellen unmittelbar dem Knorpel des Bogens an und auch die neu auftretende Grundsubstanz fließt derart mit der des oberen Bogens zusammen, daß eine Abgrenzung beider Knorpel nicht möglich ist. Der ganze Prozeß erweckt den Eindruck, als ob es sich hier um einen Auswuchs des oberen Bogens handelte, wie es auch schon von mancher Seite gedeutet wurde (Fig. 2 *a*). Indem später die Knorpelbildung weitergreift, stellt sich an einem älteren Embryo der Querfortsatz als eine starke buckelförmige Erhebung

der oberen Bogenbasis dar, welche mit der gesonderten knorpeligen Rippenanlage nur durch Vorknorpel zusammenhängt.

Zum Studium der entsprechenden Entwicklungsvorgänge in der hinteren Rumpfhälfte müssen wir bereits eine 30 mm lange Larve verwenden, denn ich habe schon früher auseinandergesetzt, daß das Rippensystem an den rückwärtigen Wirbeln ziemlich spät zur Entwicklung kommt. Wenn wir an einem rückwärtigen Wirbel die erste Knorpelanlage im Bereiche des Rippensystems beobachten, befindet sich der obere Bogen bereits in einem ziemlich vorgeschrittenen Entwicklungszustande. Die Veränderungen und Neubildungen, welche an demselben vor sich gegangen sind, will ich an späterer Stelle besprechen, möchte aber vorläufig bloß feststellen, daß an der lateralen Fläche desselben bereits eine perichondrale Knochen-schichte von größerer oder geringerer Dicke aufgetreten ist. In dem Vorknorpelstadium, bezüglich dessen ich gegen früher nichts abweichendes zu konstatieren habe, findet die Bildung von Knorpel-substanz zuerst im medialen Teile im Bereiche des Querfortsatzes statt, welcher hier im Gegensatze zu der vorderen Rumpfhälfte der Entwicklung der Rippe auch fernerhin vorausleitet. Bezüglich der Art und Weise der Knorpelbildung beobachten wir auch hier zunächst in der dem oberen Bogen anliegenden Schichte des Vorknorpels den Prozeß der Knorpelabscheidung eingeleitet, der sich sodann peripher fortsetzt. Trotzdem der erste Knorpel in unmittelbarer Anlagerung an den oberen Bogen auftritt, ist eine Vereinigung der Knorpelgewebe beider Gebilde wegen der sie trennenden Knochen-schichte ausgeschlossen (Fig. 2*b* und *e* β). Somit scheint eine Beteiligung des oberen Bogens an der Bildung des Querfortsatzes in diesem Falle nicht möglich, sondern wir müssen vielmehr zugeben, daß der Querfortsatz eine selbständige Entwicklung genommen hat. Die Knochenlamelle kann nach Anlagerung des Querfortsatzes an dieser Stelle ihre Dicke nicht mehr vergrößern, da die Osteoblasten daselbst zugrunde gegangen sind. Anderseits habe ich aber auch nirgends eine Resorption derselben beobachten können, wie dies von einigen Forschern behauptet wird; die Knochenlamelle ist in allen späteren Entwicklungsstadien bis zur Metamorphose in ihrer ursprünglichen Anlage zu verfolgen. Es kommt nicht selten vor, daß dieselbe beim Auftreten des Querfortsatzes noch nicht kontinuierlich angelegt ist, sondern Lücken enthält, die dann nach Anlagerung des Querfortsatzes als Fenster erscheinen; letztere sind also nicht auf Resorptionserscheinungen, sondern auf unvollkommene Entwicklung zurückzuführen.

Ich habe nun noch in Kürze die entsprechenden Verhältnisse in der Sakral- und Schwanzregion zu skizzieren. Wie schon einleitend bemerkt wurde, beginnt die Entwicklung aller knorpeligen Wirbelteile am 1. Rumpf- und am Sakralwirbel ziemlich gleichzeitig und erstreckt sich von da fortschreitend auch auf die folgenden Wirbel. Wir treffen daher bei Embryonen, welche gerade erst in der vordersten Rumpfreion die oberen Bogen entwickelt haben, dieselben auch am Sakrum und im vordersten Schwanzabschnitte bereits angelegt. Vom 3. Kaudalwirbel angefangen, treten dann parallel mit den oberen Bogen auch die entsprechenden unteren auf. Die Entwicklung beider Bogensysteme geht fernerhin ziemlich rasch auch auf den rückwärtigen Schwanzabschnitt über, so daß die jungen Larven bereits sämtliche Bogen des Schwanzes besitzen. Analog den Verhältnissen des Rumpfes tritt das Rippensystem am Sakrum und an den vordersten Schwanzwirbeln sehr früh auf. Es ist zunächst die Sakralrippe, deren knorpelige Anlage noch während des Embryonallebens zu beobachten ist. Dieselbe wächst bald zu einem mächtigen Gebilde heran, welches frühzeitig mit dem Beckengürtel in Beziehung tritt. Bald nach der Anlage der Rippe tritt auch der dazu gehörige Querfortsatz in der Entwicklung auf. An den folgenden Schwanzwirbeln ist von einer Rippenanlage zunächst nichts zu sehen, wir können an ihnen vorläufig bloß die Anlage von Querfortsätzen konstatieren. Dabei ist zu beachten, daß sich die Bildung der letzteren sehr langsam von den vorderen auf die hinteren Wirbel fortpflanzt. Obwohl die Bildung des Querfortsatzes am 1. Kaudalwirbel im frühesten Larvenstadium stattfindet, besitzt die Larve in Verwandlung erst an vier bis sechs Schwanzwirbeln knorpelige Querfortsätze. Ähnlich wie im Bereiche des vorderen Rumpfes sehen wir auch am Sakrum und den zwei vorderen Kaudalwirbeln, an denen die Anlage der Querfortsätze bei sehr jungen und jeglicher Knochenhülse entbehrenden oberen Bogen auftritt, den Knorpel des Querfortsatzes in unmittelbarer Anlagerung an den Knorpel des oberen Bogens auftreten, aus letzterem also gleichsam herauswachsen. Vom 3. Kaudalwirbel angefangen beginnt die Entwicklung der Querfortsätze erst, nachdem am oberen Bogen bereits eine Knochenlamelle aufgetreten ist, welche von allem Anfang an eine scharfe Grenze zwischen Bogen und Querfortsatz bezeichnet. In diesem Falle werden wir wie in der hinteren Rumpfhälfte eine selbständige Entwicklung des Querfortsatzes zu konstatieren haben. Überblicken wir nun die ganze Wirbelsäule, so sehen wir zwei Modi der Entwicklung des Querfortsatzes: scheinbares Hervor-

wachsen desselben aus dem oberen Bogen im Vorderrumpfe und an der Schwanzwurzel, selbständige Entwicklung desselben an den übrigen Teilen der Wirbelsäule. Dabei ist es aber nicht möglich anzugeben, an welchem Wirbel die selbständige Entwicklung des Querfortsatzes beginnt, da die Grenze sehr großen Schwankungen unterliegt. Ich habe zwei Individuen untersucht, an denen sich die Querfortsätze durchaus selbständig anlegten. In diesem Falle erkannte ich aber, daß die erste Anlage derselben auch an den vordersten Rumpfwirbeln sehr spät erfolgte, zumindest in jenem Stadium, in welchem der obere Bogen bereits Knochen entwickelt hatte. Bezüglich der Befestigungsweise des (unteren) Querfortsatzes am oberen Bogen wäre nachträglich noch zu bemerken, daß ersterer in der hinteren Rumpfhälfte eine geringfügige, aber immerhin wahrnehmbare dorsale Verschiebung an letzterem erkennen läßt. Dieselbe ist mit etwas größerer Deutlichkeit auch an den letzten Querfortsätze tragenden Kaudalwirbeln zu beobachten.

Bevor ich die weitere Entwicklung des Rippensystems bespreche, möchte ich in Kürze auseinandersetzen, welche Veränderungen seither am oberen Bogensysteme vor sich gegangen sind, bzw. sich während der folgenden Entwicklungsstadien abspielen werden. Ich habe erwähnt, daß die beiden knorpeligen Bogenhälften das Rückenmark umwachsen und sich dorsal endlich zu einem vollständigen Bogen schließen; das oberste Stück des nunmehr geschlossenen Bogens beginnt sodann in Form eines dachförmigen Vorsprunges nach hinten auszuwachsen. Gleichzeitig entwickeln sich in entsprechender Weise nach vorn jederseits zwei stabförmige Fortsätze, welche bald dem rasch entgegenwachsenden Bogendache des vorangehenden Wirbels begegnen und die vorderen Gelenkfortsätze darstellen. In diesem Stadium beginnt nun auch an dem nach rückwärts ausladenden Bogendache die Entwicklung zweier Fortsätze, welche sich über die vorderen Gelenkfortsätze des nachfolgenden Wirbels legen und mit ihnen später zur Bildung eines Gelenkes zusammentreten (hintere Gelenkfortsätze). Zur Ausbildung eines veritablen Dornes kommt es nicht; es findet bloß eine leistenförmige Erhebung des Knorpels an der Dorsalseite des Bogendaches statt, welche eventuell als Andeutung eines Dornfortsatzes angesehen werden könnte. Den Ossifikationsprozeß, der schon jetzt einsetzt, will ich im Zusammenhange erst später besprechen.

Wir kehren nun wieder zur Entwicklungsgeschichte des Rippensystems zurück; im Interesse einer möglichst synchronisti-

sehen Darstellung der Entwicklung aller zum Rippensystem gehörigen Teile ist es gelegen, an dieser Stelle die ersten Ansätze zu jenen Gebilden zu beschreiben, welche als Querspange der Rippe (Nebenspange) und als dazugehöriger oberer Querfortsatz bekannt sind. Noch an älteren Embryonen ist dicht oberhalb des jungen Querfortsatzes und des proximalen Teiles der Rippenanlage eine Wucherung von Bindegewebe im Transversalseptum zu beobachten; da dieselbe in unmittelbarem Anschlusse an die genannten Teile auftritt und von ihnen aus in dorsaler Richtung weiterwächst, ist zu schließen, daß diese Bindegewebswucherung genetisch nichts anderes als eine Verbreiterung der vorknorpeligen Anlage des Rippensystems an seinem proximalen Ende darstellt. Diese Anlage ist dem Perichondrium des oberen Bogens mit breiter Basis angelagert, verschmälert sich aber peripheriwärts rasch und verliert sich bald im Perichondrium der Rippe. So erhalten wir eine flächenhafte, dreiseitig begrenzte Vorknorpelanlage, welche uns die Grundlage zur Entwicklung des oberen Querfortsatzes und dorsalen Rippenkopfes darstellt. — Zum Studium der weiteren Entwicklungsvorgänge am unteren Querfortsatze wählen wir einen vorderen Rumpfwirbel einer jungen Larve. Wir haben den Querfortsatz in jenem Zustande verlassen, in welchem er sich im Vorderrumpf als eine starke buckelförmige Vorwölbung der Bogenbasis repräsentiert; der übrige noch vorknorpelige Anteil setzt sich nach rückwärts in eine die Vertebralarterie umgreifende Bindegewebsstraße fort und steht distal in kontinuierlichem Zusammenhange mit der knorpeligen Rippenanlage. Der Knorpel des Querfortsatzes wächst nun rasch, bis der ganze Vorknorpel desselben in hyalinen Knorpel umgewandelt erscheint, bleibt aber von der Rippe immer noch durch eine Knorpelschicht getrennt. Im Verlaufe der Weiterentwicklung erkennt man nun, daß der Querfortsatz in der Richtung der obenerwähnten Bindegewebsstraße nach abwärts zu wachsen und dabei die Vertebralgefäße bogenförmig zu umgreifen beginnt (Fig. 4). Ein Vordringen der Knorpelbildung bis an den Wirbelkörper findet in der Regel nicht statt; das Stück, welches noch fehlt, um den Bogen um die Vertebralarterie zu schließen, wird nicht knorpelig angelegt, sondern erscheint sofort knöchern. Die Zellen der genannten Bindegewebsstraße scheiden eine Substanz aus, die sich an der braunen Färbung mit Orange als Knochensubstanz verrät; die einzelnen Knochenpartikelchen fließen dann zusammen und bilden eine knöcherne Spange, welche die Verbindung des Querfortsatzes mit dem Wirbelkörper herstellt (Fig. 6).

Eine an der Oberfläche liegende Periostschichte ermöglicht noch ein späteres Wachstum in die Länge wie in die Dicke. Die Knochenspange hat eine variable Ausdehnung, welche davon abhängt, wie weit die Knorpelanlage des Querfortsatzes heruntergewachsen ist. Ich habe einen Fall beobachtet, in welchem der Knorpel des Querfortsatzes die Vertebralarterie vollständig umwachsen hat und sich nur mit Hilfe eines ganz minimalen Knochenstückchens am Wirbelkörper befestigte. Solche Fälle sind bei *Salamandra* selten, erscheinen dagegen bei anderen Formen (*Menobranchus*) als Regel. Die Höhe, in welcher sich die Knochenspange am Wirbelkörper ansetzt, ist nicht konstant; während in der Mehrzahl der Fälle die Knochenspange in halber Höhe am Wirbelkörper inseriert, beobachten wir auch manchmal ein Hinabrücken derselben bis an die Basis des Wirbelkörpers (Fig. 6). In dem jetzt beschriebenen Stadium tritt der Querfortsatz an den vorderen Wirbeln bereits in Beziehungen zur knorpeligen Rippe, deren Weiterentwicklung den Gegenstand des folgenden Abschnittes bilden wird.

Als erste knorpelige Anlage der Rippe haben wir ein kleines, im Interstitium gelegenes Knorpelstäbchen kennen gelernt, welches an den vorderen Wirbeln der Entwicklung des Querfortsatzes vorausgeeilt war. Da sich aber die Entwicklung der Rippe auf die hinteren Wirbel viel langsamer fortpflanzt als die der Querfortsätze, so folgt, daß sich rückwärts das umgekehrte Verhältnis einstellen wird. Der Querfortsatz wird bereits eine ansehnliche Größe erreicht haben, wenn das Auftreten der knorpeligen Rippe einsetzt. Ferner müssen wir noch folgendes beachten: in der vorderen Region des Rumpfes entsteht die erste Anlage der knorpeligen Rippe in enger Nähe des Querfortsatzes, und die sie trennende Vorknorpelschichte ist sehr schmal, so daß man an der Kontinuität und Zusammengehörigkeit beider Bildungen nicht zweifeln kann. Je weiter wir nach rückwärts gehen, um so mehr sehen wir die knorpelige Rippenanlage distal rücken, wobei aber der Zusammenhang mit dem Querfortsatz überall durch eine Vorknorpelpartie hergestellt bleibt. Zur Demonstration der ersten Knorpelanlage von Querfortsatz und Rippe leistet uns also ein mittlerer Rumpfwirbel die besten Dienste: er zeigt uns beide Gebilde nebeneinander im selben Entwicklungsstadium, außerdem läßt er sehr deutlich das völlig getrennte Knorpelaufreten für Querfortsatz und Rippe erkennen, die aber durch eine schmale Vorknorpelstraße im Zusammenhang stehen (Fig. 2 c. d). Die Rippe wächst nun an beiden Enden weiter und nimmt dabei auch entsprechend an

Dicke zu, so daß sich dieselbe immer mehr dem Querfortsatz nähert. Infolge der engen Anlagerung beider Teile im Vorderrumpfe und der starken Entwicklung der Rippe kommt es hier frühzeitig zu einem Zusammentreffen beider Knorpel, die schließlich ganz ineinanderfließen. Dabei sind beide Gebilde noch relativ sehr jung. Weiter rückwärts kommt es aus den angeführten Gründen nicht so früh zu einer Verschmelzung, und wir sehen Rippe und Querfortsatz sich längere Zeit nebeneinander entwickeln, bis ihre Vereinigung erfolgt. Neben der geschilderten proximalen Rippenanlage habe ich in einem einzigen Falle auch einen distalen gesonderten Knorpelherd konstatieren können. Dieser Fall betrifft den 5. Wirbel einer ca. 30 mm langen Larve. An demselben hatte sich in der oben geschilderten Weise in der medialen Hälfte des Interstitiums ein kurzes Knorpelstäbchen als Rippenanlage gebildet; in dem lateralen Abschnitte der vorknorpeligen Rippenanlage hatte sich aber noch ein zweiter gesonderter Knorpelherd, vermutlich später, entwickelt. Derselbe lag ziemlich weit an der Peripherie, ungefähr dort, wo das Interstitium sich nach abwärts zu senken beginnt. Dieser distale Knorpelherd stand natürlich durch eine Straße von Vorknorpel in Verbindung mit dem medialen. Aus der Vereinzeltheit dieses Falles muß ich schließen, daß es sich hier um eine Variationserscheinung handelt. Ob derselben eine Bedeutung zukommt, kann ich nicht näher erörtern.

Wir kommen jetzt zur Beschreibung jenes Rippenstückes, welches in der Literatur gewöhnlich als Rippenspange oder Querspange bezeichnet wird. Gleichzeitig mit ihr entwickelt sich auch der zu ihr gehörige obere Querfortsatz, der uns später beschäftigen wird. Die Vorknorpelanlage beider Teile wurde schon an früherer Stelle besprochen; ich knüpfe an die dortige Darstellung an und führe aus, daß am oberen Rande der genannten, dreiseitigen Vorknorpelanlage eine Verdichtung der Bindegewebelemente stattfindet, welche von der Rippe ausgeht und sich gegen den oberen Bogen fortsetzt. In diesem stark wuchernden Rande beobachtet man auch das erste Auftreten von Knorpel in direktem Anschlusse an die Rippe, indem sich der neu auftretende Knorpel unmittelbar an den Knorpel der Rippe apponiert, welche zu dieser Zeit noch keinerlei Knochen an ihrer Oberfläche gebildet hat, sondern bloß von Periost bedeckt ist. Dieser Vorgang macht nun den Schluß sehr naheliegend, daß es sich hier um einen Auswuchs der Rippe handelt (Fig. 3 a). Späterhin sieht man dieses Gebilde sich weiter gegen den oberen Bogen erstrecken und sodann mit dem inzwischen gebildeten oberen

Querfortsatz in Beziehung treten. Wenngleich der Knorpel der Nebenspange mit dem Rippenhauptstücke immer in deutlicher Kontinuität verbunden ist, so sieht man doch bisweilen, besonders an rückwärtigen Wirbeln, eine kleine Abweichung in der feineren Struktur beider Knorpel (Fig. 5 d). An die Entwicklung der Rippennebenspange anschließend, möchte ich gleich jetzt der Bildung der sogenannten „distalen Rippengabelung“ Erwähnung tun, obgleich dieselbe erst später auftritt. Diese zuerst von GÖTTE beschriebene distale Rippengabel kommt dadurch zustande, daß sich in ähnlicher Weise, wie die jetzt beschriebene Querspange nach innen, eine Knorpelspange auch nach außen von der Rippe aus entwickelt. Diese Knorpelspange entspringt ebenfalls der dorsalen Seite der Rippe, ragt ein Stück in die Muskulatur und endigt daselbst frei. Hervorgehoben muß werden, daß dieses Gebilde keine allgemeine Verbreitung an der Wirbelsäule besitzt, sondern nur auf einige vordere Wirbel (2.—4.) und den Sakralwirbel beschränkt bleibt. Die Entwicklung dieser distalen Knorpelspange zeigt große Ähnlichkeit mit derjenigen der medialen Querspange. Nachdem die letztere bereits vollständig ausgebildet ist, tritt nicht weit von ihrem Ursprunge an der dorsalen Seite der Rippe eine Bindegewebswucherung auf. Auch hier tritt die Knorpelbildung am oberen Rande dieser Vorknorpelanlage auf, und zwar zuerst in direktem Anschlusse an die Rippe; wir sind also berechtigt, auch hier von einem Auswuchse der Rippe zu sprechen (Fig. 9 c). Diese Anlage wächst ein Stück distal im Myoseptum weiter und endigt schließlich frei in der Muskulatur. Bei der periostalen Ossifikation treten nicht selten knöcherne Verbindungsbrücken mit der Rippe auf. Der Rest der zwischen dieser so entstandenen Gabel befindlichen Vorknorpelanlage geht später zugrunde.

Nachdem wir so die Elemente, aus denen sich die Rippe zusammensetzt, kennen gelernt haben, wollen wir wieder die Entwicklung des Querfortsatzes weiterverfolgen. Ich habe die Entwicklung desselben bis zu jenem Stadium beschrieben, in welchem er einen geschlossenen Bogen um die *Arteria vertebralis* darstellt. Nunmehr beginnen jene Bildungsprozesse, welche die Entwicklung des oberen Querfortsatzes einleiten. Das Bildungsmaterial für den letzteren entstammt jener dreiseitig begrenzten Vorknorpelanlage, an deren oberen (dorsalen) Rande wir die Entwicklung der Rippenquerspange beobachtet haben. Ziemlich gleichzeitig mit der Bildung dieser beginnt auch in der dem oberen Bogen unmittelbar anliegenden Schichte jener Vorknorpelanlage ein Knorpelbildungs-

prozeß, und zwar zunächst in direktem Anschlusse an den Knorpel des unteren Querfortsatzes. So entsteht an der Wurzel des letzteren ein knorpeliger Auswuchs, welcher sich dem oberen Bogen anlagert und an ihm emporwächst (Fig. 5 *a, b*). Diese Knorpelleiste, welche mit dem oberen Bogen fest verwächst, vom Knorpel desselben aber durch eine bereits aufgetretene Knochenschichte deutlich getrennt ist, dringt, mit einer leichten Neigung nach rückwärts, bis an den dorsalen Rand der besprochenen Vorknorpelanlage vor. Von da an beginnt sich das dorsale Ende gegen das Myoseptum hin zu verbreitern und der von außen kommenden Rippenspange zu nähern (Fig. 9 *b*). Der so entstehende obere Querfortsatz verschmilzt nun im vorderen Rumpfabschnitte sehr bald mit der bereits frühzeitig angelegten, weit vorgerückten Rippennebenspange; in der hinteren Rumpfhälfte dagegen sehen wir wieder den oberen Querfortsatz eine anscheinliche Größe erreichen, ehe die Verbindung mit der später auftretenden Rippennebenspange stattfinden kann. Die frühzeitige Verschmelzung der knorpeligen Querfortsätze und der entsprechenden Rippenteile, zwischen denen weiterhin jede Grenze verschwindet, macht eine getrennte Weiterverfolgung beider Teile unmöglich. Es könnte hier der Zweifel berechtigt sein, ob jene relativ kleinen Knorpel, die wir bis jetzt als unteren, resp. oberen Querfortsatz kennen gelernt haben, tatsächlich zu den im ausgebildeten Zustande so mächtigen Querfortsätzen werden, kurz, ob die Stelle, wo die Verschmelzung eintritt, jener Stelle entspricht, an welcher später die Gelenkhöhle erscheint. Wenngleich die Knorpel beider Teile ohne Grenze ineinander übergehen, so ergeben sich doch gewisse Anhaltspunkte. Rippe und Querfortsätze auch späterhin auseinanderhalten zu können; wie man an Längsschnitten sieht, besteht an der Grenze beider von allem Anfang an eine mehr oder minder starke Knickung, welche durch die verschiedene Lage der Rippe und Querfortsätze zur Querachse herbeigeführt wird. Die Rippe liegt eingebettet im Myoseptum und schließt daher, dem Verlauf desselben folgend, mit der Querachse einen Winkel von zirka 60° ein. Die Querfortsätze dagegen, welche außerhalb des Myoseptums in dem axialen Bindegewebe liegen, schließen mit der Querachse nur einen sehr kleinen Winkel ein oder liegen überhaupt ganz quer (Fig. 2 *c* und Fig. 9 *a*). Über die durch diese Knickung hervorgerufene Grenze können nun unmöglich Elemente der Rippe an die Querfortsätze oder umgekehrt kommen, sondern beide Teile können nur auf eigene Kosten ihre weitere Entwicklung nehmen. Das Wachstum der Querfortsätze in die Länge wird, wie es scheint, veranlaßt durch die

mächtige Entfaltung des axialen Bindegewebes. Dasselbe besitzt anfänglich eine sehr geringe Ausdehnung, so daß die Muskulatur und die darin eingebettete Rippe sehr nahe an den oberen Bogen zu liegen kommen. Späterhin nimmt aber das axiale Bindegewebe sehr rasch an Dicke zu, wodurch die Muskulatur einigermaßen vom oberen Bogen weggedrängt wird. Parallel mit der Ausbildung des Bindegewebes geht auch das Wachstum der Querfortsätze in die Länge, die demnach die Aufgabe hätten, eine Verbindungsbrücke zwischen der in der Muskulatur befindlichen Rippe und dem oberen Bogen durch das reich entwickelte axiale Bindegewebe herzustellen. Ganz unzweifelhaft liegen aber die Verhältnisse im hinteren Teile des Rumpfes. Ich habe schon früher darauf hingewiesen, daß hier Rippe und Querfortsätze lange ihre Selbständigkeit bewahren. Besonders an den letzteren Wirbeln sehen wir den Querfortsatz ungemein weit der Rippe in der Entwicklung vorausseilen und eine ziemliche Größe erreichen, bis erst die Rippe als kleines Knorpelchen auftritt (Fig. 7). In diesem Falle können wir uns also überzeugen, daß der Querfortsatz aus jenem kleinen Knorpelchen in Fig. 2 *c* hervorgeht und auf eigene Kosten zu jener mächtigen Ausdehnung kommt wie in Fig. 7. Ganz ähnliche Verhältnisse lassen sich auch bezüglich des oberen Querfortsatzes beobachten (Fig. 8 *a* und *b*).

Ich möchte noch mit wenigen Worten die Rippenanhänge der Kaudalwirbel erledigen; an die schon früher gegebene Darstellung der ersten knorpeligen Anlagen füge ich nun an, was ich an den späteren Entwicklungsstadien bis zur Verwandlung beobachten konnte. Wie das Skelett des ausgewachsenen Tieres zeigt, tritt das Rippensystem bloß an den 10 vorderen Kaudalwirbeln in mehr oder minder guter Ausbildung auf; die letzten Rippenanhänge treten aber spät auf, denn die in Verwandlung begriffene Larve besitzt erst an 6—7 Kaudalwirbeln die Anlage von Rippenanhängen, die sich wohl zum größten Teil als bloße Querfortsätze erweisen. Wie uns die Betrachtung einer solchen Larve lehrt, durchlaufen auch im Schwanzabschnitte die Querfortsätze alle jene Stadien, wie wir sie am Rumpfe beobachtet haben. An den vordersten Kaudalwirbeln dieser Larve war auch bereits die Bildung eines oberen Querfortsatzes in der beschriebenen Weise vor sich gegangen. Beide Querfortsätze sind jedoch daselbst so nahe aneinander gerückt, daß sie in ihrem distalen Abschnitte vollständig miteinander verschmolzen erscheinen, nur proximal sind sie durch eine kleine Knochenschicht oder durch eine kleine Lücke voneinander gesondert. Ein solches

Verhalten zeigt Fig. 10 *a* vom 3. Kaudalwirbel. An den folgenden Wirbeln ist eine Unterscheidung beider Querfortsätze überhaupt nicht mehr möglich, indem dieselben zu einer einheitlichen, soliden Knorpelmasse an der Basis des oberen Bogens vereinigt sind. Zu bemerken wäre noch, daß der untere Querfortsatz an den rückwärtigen Rippenanhänge tragenden Schwanzwirbeln eine leichte, dorsale Verschiebung längs des oberen Bogens erkennen läßt. Auch im Schwanz erscheint der Querfortsatz durch eine knöcherne Spange mit dem Wirbelkörper verbunden, wodurch ebenso wie im Rumpfe ein Bogen um die Vertebralarterie gebildet wird (Fig. 10 *b*). Infolge einer starken ventralen Verschiebung dieser Knochen- spange bis an die Basis des Wirbels kann es eintreten, daß dieselbe in unmittelbare Nähe des unteren Bogensystems rückt, ohne jedoch mit dem letzteren in innigere Beziehungen zu treten. Von diskreten Rippenanlagen konnte ich im Schwanze wenig sehen. An der besprochenen Larve war bloß am distalen Ende der verschmolzenen Querfortsätze des ersten Kaudalwirbels ein kleines Knorpelchen als erste Anlage einer Rippe zu finden; an den übrigen war aber die Spur einer solchen auch nicht in der Vorknorpelanlage zu sehen. Wie CLAUS anführt, findet sich auch bei der ausgewachsenen *Salamandra* bloß ein einziges, ausnahmsweise noch ein zweites Schwanzrippenpaar vor. Alle übrigen Rippenanhänge stellen also nur die mehr minder kräftig entwickelten Querfortsätze dar (Fig. 10 *c*).

Ich habe nun die völlige knorpelige Entwicklung der beiden Bogen und des Rippensystems dargestellt; es erübrigt mir noch, den Ossifikationsprozeß, soweit ich denselben an dem mir zur Verfügung gestandenen Material verfolgen konnte, mit einigen Worten zu schildern. Die Ossifikation beginnt an den zuerst knorpelig angelegten Skeletteilen, den beiden Bogensystemen. Wir haben das erste Auftreten des Knochens schon kennen gelernt, und zwar in Form einer dünnen, oberflächlichen, anfangs homogenen Knochen- schichte, welche zuerst an der Basis der Bogen, später aber auch an dem übrigen Abschnitte derselben auftrat, so daß schließlich der ganze Bogen von einer kontinuierlichen Knochenröhre eingeschlossen wurde. Die Bildung des Knochens ist natürlich dort unmöglich, wo sich frühzeitig der Knorpel des unteren Querfortsatzes an den oberen Bogen angelegt hat, woselbst eben eine Kontinuität beider Knorpel bestehen bleibt (vordere Rumpf- und Schwanzwirbel). Später nimmt diese perichondral entstandene Knochenhülle zusehends an Dicke zu und die späteren Schichten zeigen auch schon die Einlagerung von Knochenkörperchen. Jene Partie der äußeren

Knochenschicht, an welche sich frühzeitig der obere Querfortsatz bzw. die ihn tragende Knorpelleiste angelagert hat, wird selbstverständlich von einer späteren Dickenzunahme ausgeschlossen bleiben und in ihrer ursprünglichen Dicke weiterbestehen. Das Wachstum der Knochenhülle schreitet besonders an der Vorder- und Hinterseite des oberen Bogens in exorbitanter Weise vor sich, so daß der bisher siegelringförmige obere Bogen bald die Form einer kurzen Röhre annimmt, welche also zum größten Teil aus solidem Knochen besteht, nur in der Mitte den ursprünglichen Knorpelring enthält und dorsal von dem breiten knorpeligen Bogendache gedeckt wird. Während so die Knochenbildung immer mehr überhand nimmt, findet allmählich eine Rückbildung des Knorpels statt, welche zuerst im mittleren Teile des oberen Bogens auftritt, später aber auch den basalen Teil desselben ergreift. An der Stelle, wo oberer Bogen und Querfortsatz kontinuierlich zusammenhängen, wird nach Schwund des Bogenknorpels an der bloßen Stelle des Querfortsatzes nachträglich eine Knochenschicht gebildet. Der Dorsalabschnitt des Bogens (Bogendach) erhält sich lange knorpelig. Gleichzeitig mit dem Zerfalle des Knorpels bricht auch die Knochenhülle an der Innenseite des Bogens ein und fällt ihrer Auflösung anheim. Es bleibt somit an dieser Stelle nur die äußere Knochenschicht erhalten, die nun durch Apposition von neuen Knochen an der Innenfläche der Dicke des übrigen Knochens bald gleichkommt (Fig. 9 *d*). Die Ossifikation des oberen Bogens, soweit ich sie jetzt beschrieben habe, fällt noch zum größten Teil in die Zeit des Larvenlebens. Die Verknöcherung des Rippensystems, deren erste Spuren wohl auch schon während des Larvenlebens zu bemerken sind, geht erst nach der Metamorphose vor sich.

Da mir die entsprechenden Entwicklungsstadien leider nicht zur Verfügung standen, konnte ich den Ossifikationsprozeß daselbst nur in seinen Anfängen verfolgen. Die Ossifikation beginnt auch am Rippensystem, so wie überall, mit der Bildung einer homogenen Knochenschicht an der Oberfläche des Knorpels; dieselbe tritt zuerst an der Stelle der ersten Knorpelabscheidung auf, d. i. am proximalen Teile der Rippe und an der Basis des unteren Querfortsatzes. Die Knochenbildung greift dann weiter um sich, so daß schließlich alle Teile des Rippensystems von einer knöchernen Hülle umgeben sind. Ausgenommen davon bleibt bloß jene Stelle, an welcher Rippe und Querfortsatz zusammenhängen und wo später die Gelenkbildung erfolgt. Bis zu diesem Stadium, welches ungefähr durch einen vier Monate alten jungen Salamander repräsentiert wird, reichen

meine eigenen Beobachtungen. Aus den zitierten Werken entnehme ich nun, daß neben dieser perichondralen später noch eine enchondrale Ossifikation stattfindet, indem an verschiedenen Stellen eine Degeneration des Knorpels und die Bildung von Markräumen statthat, an deren Wänden sodann die Abscheidung von Knochen erfolgt. An der Verbindungsstelle zwischen Querfortsätzen und Rippe kommt es später zu einer vollständigen Auflösung des Knorpelgewebes und zur Bildung einer Gelenkhöhle. Später treten noch akzessorische Knochenverbindungen zwischen den einzelnen Teilen des Rippen-systems auf, welche morphologisch bedeutungslos sind. Dazu gehört eine dünne Knochenlamelle, welche die beiden Querfortsätze ihrer ganzen Länge nach verbindet, sowie nicht selten auftretende knöcherne Verbindungsstücke zwischen den Gabelstücken der medialen und distalen Rippengabel.

Zusammenfassung der gewonnenen Resultate:

1. Rippe und Querfortsatz stellen in ihrem vorknorpeligen Entwicklungsstadium eine kontinuierliche Anlage dar, welche von der Skelettachse aus gegen die Peripherie wächst.

2. Die erste Abscheidung von Hyalinknorpel findet für Rippe und Querfortsatz gesondert statt.

3. Der untere Querfortsatz entsteht entweder in unmittelbarer Anlagerung an den Knorpel des oberen Bogens (vordere Rumpfhälfte, Sakrum und vordere Schwanzwirbel) oder selbständig, vom oberen Bogen durch eine Knochenlamelle getrennt (die übrigen Abschnitte der Wirbelsäule). Der Entwicklungsmodus hängt jeweilig von der früheren oder späteren Anlage des Querfortsatzes im Verhältnis zur Ossifikation des oberen Bogens ab.

4. Der untere Querfortsatz stellt im bindegewebigen Stadium einen die Vertebralarterie umgreifenden Bogen dar, welcher aber nur in seinem dorsalen Teile in Hyalinknorpel übergeht, im ventralen in der Regel sofort verknöchert (Knochenspange). Die Entwicklung geht vom oberen Bogen aus nach abwärts.

5. Die Nebenspange der Rippe repräsentiert sich als ein dorsaler Auswuchs des proximalen Rippenendes und dementsprechend der obere Querfortsatz als Auswuchs des unteren. Beide Gebilde differenzieren sich aus einer flächenhaften, dreiseitig begrenzten Vorknorpelanlage, welche genetisch eine Verbreiterung der vorknorpeligen Anlage des Rippen-systems an seinem proximalen Ende darstellt.

6. Direkte Beziehungen des Rippen-systems zu den unteren Bogen lassen sich bei *Salamaudra* nicht nachweisen.

C. Schlußfolgerungen.

Im folgenden wollen wir nun erwägen, welche Konsequenzen sich aus einer genauen Betrachtung der im vorhergehenden festgestellten entwicklungsgeschichtlichen Tatsachen ergeben. Dem Gange der Entwicklung entsprechend ist zunächst die Frage zu erörtern, ob Querfortsatz und Rippe als entwicklungsgeschichtlich selbständige Stücke oder aber als ein einheitliches Gebilde aufzufassen sind; der letzteren Möglichkeit entsprechend wäre dann der Querfortsatz als eine Abgliederung der Rippe zu betrachten. Für jede dieser Möglichkeiten lassen sich gewisse Anhaltspunkte finden, die, wie wir im ersten Abschnitte gesehen haben, von den Autoren zugunsten der einen oder anderen Ansicht ins Feld geführt wurden. Die Tatsache, daß die Knorpelbildung für Rippe und Querfortsatz gesondert auftritt, bildet das Argument für jene Ansichten, welche für eine vollkommen selbständige Anlage beider eintreten. Dabei wurde das Vorknorpelstadium entweder ganz vernachlässigt oder sehr geringgeschätzt, indem die Autoren, wie HASSE, nur das Auftreten von Knorpel für das Wesentliche halten (vgl. pag. 316). Fassen wir nun die Vorknorpelanlage nochmals ins Auge. Dieselbe repräsentiert sich als eine im septalen und axialen Bindegewebe gelegene Anhäufung von Bindegewebszellen, welche gegen die Umgebung ziemlich deutlich abgegrenzt erscheint. Zudem ist zu bemerken, daß aus den Elementen derselben später keine anderen Gebilde als Querfortsatz und Rippe hervorgehen, indem die Bindegewebszellen direkt in Knorpelzellen übergehen. Somit erscheint HASSES Einwurf nicht ganz begründet, und ein Blick auf Fig. 1 b wird lehren, daß wir berechtigt sind, dieses Stadium tatsächlich als „Anlage“ des Rippensystems zu betrachten. Berücksichtigen wir ferner das progressive Vorwachsen der kontinuierlichen Vorknorpelanlage von der Achse gegen die Peripherie, so werden wir außerdem noch in Übereinstimmung mit GÖTTE einen genetischen Zusammenhang zwischen Rippe und Querfortsatz annehmen müssen. Beide verraten ihre Zusammengehörigkeit als Glieder eines Systems auch dadurch, daß sie immer unzertrennlich miteinander verbunden sind; bei Verschiebungen des Rippensystems, welche ja bei den Vierfüßern nicht selten sind, sehen wir niemals die Rippe sich vom Querfortsatz abtrennen, sondern es findet immer eine gleichzeitige Verlagerung beider statt. Es ist somit eine gewisse genetische und morphologische Zusammengehörigkeit von Querfortsatz und Rippe nicht zu leugnen. Ob nun beide

Gebilde in ihrer knorpeligen Ausbildung jemals ein einheitliches Ganze bildeten, ist auf Grund der Tatsachen nicht zu entscheiden. Es ist möglich, daß die Knorpelabscheidung für beide Teile schon von allem Anfang an getrennt in dem Vorknorpel stattgefunden hat. Das nachherige Zusammenwachsen der Knorpel, worauf GÖTTE besonders hinweist, kann meiner Ansicht nach nicht viel beweisen. Es ist eine bei den Amphibien verbreitete Erscheinung, daß überall dort, wo echte Gelenke auftreten, zunächst eine Verschmelzung der Knorpelstücke stattfindet und erst sekundär wieder die Diskontinuität im Gelenke erscheint (GEGENBAUR). Wir wollen daher unsere Ergebnisse wie folgt zusammenfassen: Es ist nicht zu entscheiden, ob knorpelige Rippe und knorpeliger Querfortsatz durch Gliederung eines ursprünglich einheitlichen Knorpelstabes entstanden sind; da aber beide Gebilde eine deutliche genetische und morphologische Zusammengehörigkeit verraten, so können wir sie wohl als selbständige Glieder eines einheitlichen Strahles bezeichnen. — Die selbständige Entwicklung der Rippe gegenüber dem Querfortsatz, der bloß als eine Bildung desjenigen Wirbelelements aufzufassen ist, an welches sich die Rippe anlegt, wurde neuerdings von EIMER hervorgehoben. Die Gründe, auf welche sich diese Ansicht stützt, sind vergleichend-anatomische Spekulationen, welche vom Skelettsystem der Knochenfische ausgehen. Es ist aber unrichtig, die Knochenfische als Ausgangspunkt für die Beurteilung des Seitenrippensystems zu wählen, da doch die Seitenrippen der Teleostier allgemein als rückgebildete Organe betrachtet werden. Wir finden in den meisten Fällen wohl nur einen schwachen, sofort knöchern angelegten Seitenstrahl, in welchem eine Gliederung in Rippe und Querfortsatz nicht zu beobachten ist und der in der verschiedensten Weise am Wirbel befestigt sein kann. Wenn wir nun sehen, daß diese rückgebildeten Seitenrippen äußerlich den Fleischgräten (Sehnenverknöcherungen) sehr ähnlich sind, so folgt nicht, daß sie auch dieselbe Genese wie jene besitzen. Die Verschiebungen der Seitengräten finden auch bei dem Seitenrippensystem der Vierfüßer ihre Parallele. Diese Erscheinung wäre eine Stütze der Ansicht, daß das Seitenrippensystem als Ganzes (Rippe + Querfortsatz) eine vom Wirbel unabhängige Entwicklung nimmt und erst nachträglich gewisse Verbindungen mit dem Wirbel einget. — Anknüpfend an die obigen phylogenetischen Erörterungen möchte ich kurz die Frage anfügen, ob wir die Urodelenrippen, id est Salamandrienerippen, als Glieder einer aufsteigenden Entwicklungsreihe oder aber als in Rückbildung begriffene Gebilde aufzufassen haben. Die meisten

Autoren neigen der letzteren Ansicht zu im Hinblick auf den allgemeinen Rückgang des Amphibienstammes. Wir haben in der Entwicklung keinerlei Anzeichen einer Rückbildung beobachten können. Vergleichen wir damit die fossilen Formen, so sehen wir nirgends umfänglichere Rippen auftreten, von denen wir annehmen könnten, sie reichten über die epaxonale Muskulatur hinaus. Auch im übrigen ist die Rippe der Salamandrinen den Rippen der Stegocephalen sehr ähnlich gebaut; von derartigen Rippenbildungen sind wohl die Rippen der übrigen Amphibien als vereinfachte und rückgebildete Formen abzuleiten. Die Salamandrinen stellen also unter den heute lebenden Vierfüßern den ursprünglichsten Zustand der Tetrapodenrippen dar; ihre Rippe besteht an sich nur aus einem Stücke und ist nur auf den Bereich der epaxonalen Muskulatur beschränkt. Erst bei den Amnioten nimmt sie vielleicht im Anschlusse an die mächtige Entfaltung der ventralen Rumpfmuskulatur an Ausdehnung zu, und indem sich an sie noch ein oder zwei Rippenstücke angliedern, kommt es zum vollständigen Umschließen der Leibeshöhle.

Wir haben ferner auf Grund der Entwicklungsgeschichte die Frage nach der Duplizität der Rippe zu beantworten. Gerade die Salamandrinen verlocken, wie wir gesehen haben, zur Annahme einer Duplizität des Rippensystems, indem ihre vorderen Rippen an beiden Enden deutlich ausgebildete Gabelungen besitzen, wodurch eine Zusammensetzung derselben aus zwei parallelen Strahlen vorgetäuscht wird, welche nur im mittleren Abschnitte eine ganz kurze Strecke verschmolzen sind und denen proximal der untere und obere Querfortsatz entsprechen. Wir werden aber sehen, daß sich eine derartige Auffassung mit den entwicklungsgeschichtlichen Tatsachen keineswegs vereinigen läßt. Wir konnten in der Entwicklungsgeschichte nirgends Anhaltspunkte für die Selbständigkeit eines dorsalen Rippenstrahles finden, vielmehr beobachteten wir, daß alle jene einem dorsalen Rippenstrahl entsprechenden Teile als sekundäre Auswüchse bereits vorhandener Skelettstücke aufzufassen sind, und zwar der obere Querfortsatz als eigentümlicher Auswuchs des unteren, die Rippennebenspange als Auswuchs der eigentlichen Rippe. Auch bezüglich des distalen oberen Gabelastes läßt sich erweisen, daß derselbe aus dem Hauptstücke der Rippe nachher auswächst. Die Angabe KNICKMEYERS, daß die Nebenspange der Rippe eine selbständige Knorpelanlage besitze, trifft auf Grund der Nachuntersuchungen von GÖPPERT nur für einige Wirbel von *Triton* zu. Wegen der Vereinzeltheit dieses Falles kann man, glaube ich, darauf kein besonderes Gewicht legen. Auf Grund dieser Befunde

läßt sich schwer die Ansicht von der Existenz eines selbständigen dorsalen Rippenstrahles aufrecht erhalten. Die Entstehung der eigentümlichen Gabelungen am Ende der Rippe dürfte wohl eine ganz andere Erklärung finden. GEGENBAUR vermutet, daß sich diese Bildungen phylogenetisch aus einer ursprünglich einfachen Verbreiterung des Rippensystems an seinen Enden differenziert haben, von denen die mediale jedenfalls eine festere Anheftung an dem oberen Bogen ermöglichen soll. Diese Ansicht findet nun in der Entwicklungsgeschichte ihre trefflichste Stütze. Es hat sich herausgestellt, daß die eigentümliche flächenhafte, dreiseitig begrenzte Vorknorpelanlage, aus welcher der obere Querfortsatz und die Rippennebenspange hervorgehen, genetisch nichts anderes als eine dorsal sich ausdehnende Verbreiterung der vorknorpeligen Anlage des unteren Querfortsatzes und der Rippe ist und dementsprechend auch die Knorpelbildung im direkten Anschluß an die letzteren Gebilde vor sich geht. Wenn wir nun sehen, daß jene Vorknorpelanlage sich nicht in ihrer ganzen Ausdehnung in Hyalinknorpel umwandelt, sondern nur an ihren Rändern, so werden wir diese Erscheinung ganz begreiflich finden; einerseits leistet diese ringförmige Vorknorpelung mechanisch bessere Dienste als eine solide Vorknorpelung, andererseits wird nur durch sie die in ihrem Bereiche später auftretende Gelenkbildung und Beweglichkeit gewährleistet. An den vereinfachten Kandalwirbeln sehen wir eine Fusion aller dieser knorpeligen Teile eintreten und eine solide Knorpelmasse an der Basis des oberen Bogens auftreten; in diesem sekundär vereinfachten Zustande könnte vielleicht die Rückkehr zu einem phylogenetisch ursprünglicheren Verhältnisse erblickt werden, aus dem sich dann die am Rumpfe ausgebildete Gabelung der Rippe und Spaltung des Querfortsatzes differenziert hat. Die Entwicklung der proximalen Rippengabel und die damit verbundene Entwicklung zweier Querfortsätze, welche in der Reihe der Vierfüßer fast ohne Ausnahme beobachtet wird, hat jedenfalls den Zweck, eine größere Verfestigung des Rippensystems an dem oberen Bogen zu bewerkstelligen, weil das Rippensystem der Vierfüßer einem bedeutend stärkeren Muskelzuge ausgesetzt sein dürfte, als das der Fische. Da dieselbe schon bei den Stegocephalen in guter Ausbildung vorkommt und auch ontogenetisch frühzeitig auftritt, werden wir wohl auf ein hohes Alter derselben schließen können. Die distale Rippengabel ist viel weniger konstant; wir beobachten sie bei den urodelen Amphibien bloß im Bereiche des Schulter- und Beckengürtels, woraus eine Beziehung derselben zu den letzteren sehr naheliegend

erscheint. In ähulicher Weise dürfte sie auch im Sakrum der Vögel und Schlangen erklärt werden können.

Im folgenden werden wir uns mit der überaus wichtigen Frage nach dem Ursprunge bzw. den Beziehungen des Rippensystems zu den übrigen Teilen des Wirbels zu beschäftigen haben. Wir finden dasselbe bei den Vierfüßern in der Regel mit dem oberen Bogen sehr innig verbunden; zu entscheiden, welcher Art diese Verbindung ist, wird zunächst unsere Aufgabe sein. Nach dem, was wir über die Entwicklung des unteren Querfortsatzes in der vorderen Rumpfregion gehört haben, wäre es naheliegend anzunehmen, daß das Rippensystem mit dem oberen Bogen genetisch zusammenhängt; die unmittelbare Anlagerung des knorpeligen Querfortsatzes an den Knorpel des oberen Bogens erweckte unwillkürlich den Eindruck, daß es sich hier um einen Auswuchs des ersteren aus dem Bogen handelt. In diesem Sinne wurde die Frage von GÖTTE beantwortet. Seither hat sich aber eine große Anzahl von Forschern im entgegengesetzten Sinne ausgesprochen. Zunächst hat FIECK an Tritonen beobachtet, daß sich das Rippensystem auch selbständig, vom oberen Bogen durch eine Knochenschichte getrennt, entwickeln könne. Wir haben diese Beobachtungen durch unsere Befunde an den hinteren Wirbeln von *Salamandra* bestätigen können. Die tatsächlich selbständige Entwicklung des Rippensystems in der hinteren Rumpfhälfte macht nun die Voraussetzung einer solchen auch in der vorderen Rumpfhälfte naheliegend; dieselbe muß aber hier deshalb verdeckt erscheinen, weil der Knorpel des Querfortsatzes zu einer Zeit auftritt, wo am oberen Bogen noch keine Knochenhülse aufgetreten ist, so daß also schon von allem Anfang an wegen der engen Nachbarschaft beider Knorpel ein Zusammenfließen derselben eintritt und so ein Hervorwachsen des Querfortsatzes aus dem oberen Bogen vorgetäuscht wird. Die Richtigkeit dieser Auffassung ergibt sich aus der Entwicklungsgeschichte, welche lehrt, daß es nur von dem früheren oder späteren Auftreten des Querfortsatzes abhängt, ob und wie weit derselbe mit dem oberen Bogen verschmilzt. Damit erklärt sich auch die außerordentliche Variabilität jener Verhältnisse bei verschiedenen Individuen. Eine Auflösung der Knochenlamelle und nachträgliche Verschmelzung der Knorpel im Sinne GÖTTES erscheint ausgeschlossen und würde auch nichts beweisen, da die ursprünglichen Anlagen doch selbständig waren.

Wir wenden nun unsere Aufmerksamkeit auf die Beziehungen des Rippensystems zu den unteren Bogen, welche vor nicht langer

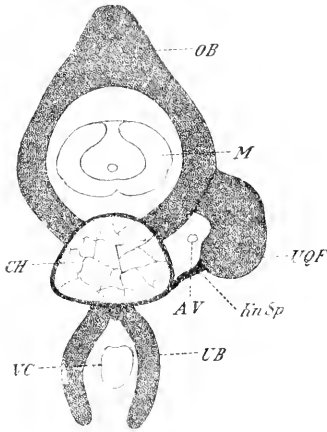
Zeit von ERNST GÖPPERT gefunden wurden und der Ausgangspunkt von weitgehenden vergleichend-anatomischen Erörterungen geworden sind. Wir wollen untersuchen, inwieweit unsere entwicklungsgeschichtlichen Tatsachen mit der GÖPPERTSchen Ansicht im Einklange stehen. Dem Gange der GÖPPERTSchen Abhandlung folgend, muß zunächst die Bedeutung der GÖTTESchen Knochenspange näher erörtert werden. Dieselbe wurde von ihrem Entdecker bekanntlich für ein akzessorisches Gebilde gehalten; die Untersuchungen von GÖPPERT haben aber erwiesen, daß derselben eine morphologische Bedeutung zukommt. *Menobranchnus* zeigt uns nämlich jene Knochenspange in knorpeliger Ausbildung und gegen den Schwanz zu immer mehr die Funktion des Rippenträgers übernehmen, während gleichzeitig der dorsale Anteil rudimentär wird und bald verschwindet. Das letztere Verhalten findet man bei den Gymnophionen und Anuren im ganzen Bereiche der Wirbelsäule durchgeführt. Vergleichen wir nun damit, was wir über die Entwicklung der Knochenspange beim Salamander gehört haben. Das vorknorpelige Stadium des unteren Querfortsatzes in Form einer kontinuierlichen bogenförmigen Bindegewebsanlage um die Vertebralarterie lehrt uns, daß jene Knochenspange mit dem knorpeligen Teile des unteren Querfortsatzes vollständig gleichwertig zu bezeichnen ist, die in seltenen Fällen auch tatsächlich eine knorpelige Anlage erhalten kann. In der Regel aber macht jener Teil eine abgekürzte Entwicklung durch, indem mit Überspringung des knorpeligen Stadiums gleich die Abscheidung von Knochen beginnt. GÖPPERT führt nun ferner aus, daß die ventrale Wurzel des Querfortsatzes die ursprünglichere ist, von der aus sich sekundär die dorsale gegen den oberen Bogen entwickelt hat, und beruft sich dabei auf die Entwicklungsgeschichte, welche bei *Menobranchnus* lehrt, daß die ventrale Wurzel des Querfortsatzes auch in der Ontogenie früher auftritt. Die Entwicklung der mit der ventralen Wurzel des *Menobranchnus*-Querfortsatzes homologen Knochenspange von *Salamandra* zeigt aber gerade umgekehrt eine viel spätere Entwicklung als der dazugehörige dorsale Knorpelanteil. Die bei den Salamandrinen rudimentäre Beschaffenheit der unteren Querfortsatzwurzel (Knochenspange), welche diese Verhältnisse als stark abgeleitete kennzeichnet, gestattet uns nicht, daraus irgendwelche sicheren Schlüsse zu ziehen; die Entscheidung in dieser Frage können wir eben nur von jenen Formen erwarten, welche die ursprünglichen Verhältnisse einigermaßen gewahrt haben. Auf Grund der bei *Menobranchnus* von GÖPPERT gefundenen embryologischen Befunde werden wir uns nun entschieden der Ansicht an-

schließen müssen, daß die Knochenspange der Salamandrinen den primären Vierfüßerquerfortsatz in rudimentärer Form darstellt. Soweit müssen wir den GÖPPERTSchen Auseinandersetzungen ohne weiteres folgen; dagegen muß es uns nicht ganz verständlich erscheinen, wieso GÖPPERT berechtigt ist, den primären Querfortsatz der Vierfüßer mit dem unteren Bogenschenkel (Basalstumpf) der Fische zu vergleichen. Vorerst noch einige Worte über die unteren Bogen der Tetrapoden. Es ist eine ziemlich allgemein verbreitete Ansicht, daß die unteren Bogen im Schwanze der Vierfüßer (im Rumpfe als Interzentren erhalten) den unteren Kaudalbogen der Fische homolog sind. Die nahe Verwandtschaft der Dipnoer mit den Vierfüßern läßt GÖPPERT vermuten, daß die unteren Bogen der letzteren sowohl aus einem dem unteren Bogenschenkel entsprechenden Stücke als auch einer der Fischrippe homologen Komponente bestehen; die Gliederung der Kaudalbogen bei den Krokodilen unterstützt eine derartige Auffassung. Die Entwicklungsgeschichte lehrt uns nun, daß die unteren Bogen bei *Salamandra* gleichzeitig mit den oberen auftreten, womit einerseits die Gleichwertigkeit beider Bogensysteme, andererseits die Übereinstimmung der Hämalbogen der Vierfüßer mit dem unteren Bogensysteme der Fische bekräftigt wird. Die diskrete Anlage eines unteren Dornes gelingt jedoch nicht nachzuweisen. Doch abgesehen davon: es ist ohne weiteres klar, daß sich die unteren Bogen der Vierfüßer wenigstens in ihrem basalen Teile aus einem dem unteren Bogenschenkel der Fische entsprechenden Stücke aufbauen. Der ganze Komplex des unteren Querfortsatzes entwickelt sich jedoch viel später, zu einer Zeit, wo der untere Bogen schon völlig geschlossen ist. Kehren wir nun wieder zur Arbeit von GÖPPERT zurück. Aus dem Umstande, daß bei *Menobranchus* die ventrale Wurzel des unteren Querfortsatzes (= primären Tetrapodenquerfortsatzes) am Beginn des Schwanzes nach abwärts verlagert und mit dem unteren Bogen verschmolzen erscheint, leitet GÖPPERT eine Homologie des erstgenannten Gebildes mit dem unteren Bogenschenkel der Selachier ab, welche aber bei einer genauen Betrachtung der Verhältnisse unverständlich bleibt. Bei den Selachiern sehen wir die am Rumpfe die Rippen tragenden Querfortsätze (Textfig. IV) sich im Schwanze stark verlängern und deutlich in die unteren Bogen übergehen, wodurch jene Querfortsätze ihre Natur als untere Bogenschenkel bezeugen. Es bleibt nur manchmal ein kleines Knorpelhöckerchen an der Außenseite des unteren Bogens bestehen, an welchem sich ein Rudiment einer Rippe ansetzt (Textfig. III). Und nun die Vierfüßer: es wird wohl heute niemand

bezweifeln, daß die Hämalbögen im Schwanze der Vierfüßer (im Rumpfe als Interzentren rudimentär) dem unteren Bogensystem (Hämalbogen) der Fische homolog sind, daß somit die Gebilde, welche bei den Vierfüßern den Kaudalkanal bilden, wenigstens in ihrem basalen Abschnitte den unteren Bogenschenkeln (Basalstümpfen) der Fische, also auch denen der Selachier entsprechen. Diese den Kaudalkanal begrenzenden Teile sind nun bei den Salamandrinen vollständig getrennt von der dem primären Querfortsatz entsprechenden Knochenspange (Textfig. I). Bei *Menobranchus* sehen wir ebenfalls Querfortsatz und unteren Bogen nebeneinander auftreten, wemgleich beide an der Basis miteinander zusammenhängen. Aus dem parallelen Auftreten von primärem Querfortsatz und unterem Bogenschenkel in Form der Hämalbögen ergibt sich, daß beide nicht dieselben Gebilde sein können; man müßte denn eine Spaltung des ursprünglichen Basalstumpfes annehmen. Für eine derartige Auffassung ergeben sich aber aus dem Tatsächlichen keine Anhaltspunkte. Wir sehen bloß, daß der primäre Querfortsatz tief nach abwärts rückt und mit der Basis des unteren Bogens verschmilzt (Textfig. II).

Auf Grund dessen lassen sich vielmehr nur folgende zwei Auffassungen verteidigen. Entweder man betrachtet das ganze Rippensystem überhaupt als selbständige Bildung, welche nur sekundär an der Schwanzwurzel von *Menobranchus* mit dem unteren Bogen verschmolzen ist, oder man faßt diese letztere Verbindung als ursprüngliche auf, indem man das Rippensystem als einen seitlichen Auswuchs der unteren Bogen betrachtet, der sich in der Reihe der Vierfüßer frühzeitig vom unteren Bogen losgelöst und gleichzeitig dorsal verlagert hat. In diesem Falle wäre der primäre Querfortsatz nicht als der Basalstumpf selbst, sondern bloß als ein seitlicher Fortsatz des unteren Bogenschenkels anzusehen. Ziehen wir nun auch die Crossopterygier in den Kreis unserer Betrachtungen und vergleichen wir die besprochenen Verhältnisse mit einem vorderen Schwanzwirbel von *Calamoichthys* (Textfig. V). Wir sehen hier den unteren Bogen zusammengesetzt aus den unteren Bogenschenkeln und den an ihnen angefügten unteren Rippen. Dagegen erscheint der die obere Rippe tragende, mächtig entwickelte Querfortsatz als ein vom unteren Bogenschenkel vollständig verschiedenes Skelettstück, welches mit der Basis des letzteren nur durch eine Knorpelleiste verbunden ist. Ob auch hier diese Verbindung eine ursprüngliche ist, d. h. ob der Querfortsatz der oberen Rippe einen seitlichen Auswuchs des unteren Bogenschenkels darstellt oder nur sekundär mit

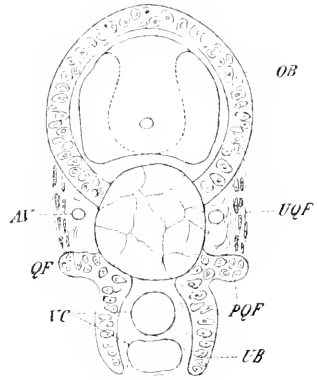
Fig. I.



Natunandora mac.

3. Schwanzwirbel einer in Verwandlung begriffenen Larve. (Original.)

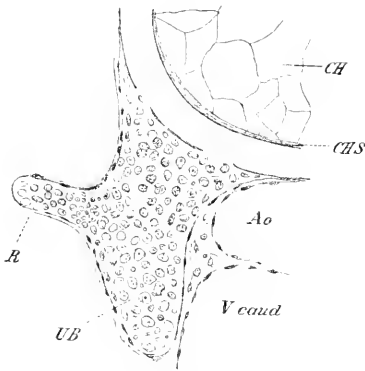
Fig. II.



Monobronchus lat.

2. Schwanzwirbel einer 22 mm langen Larve. (Nach GÖPPERT.)

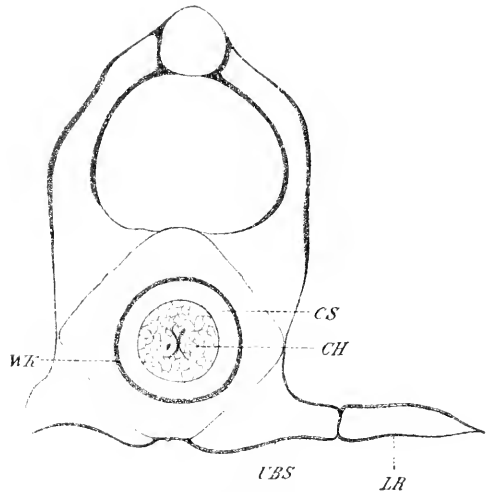
Fig. III.



Pristurus.

Vorderer Schwanzwirbel eines 34 mm langen Exemplares. (Nach GÖPPERT.)

Fig. IV.



Scyllium can.

Vorderer Schwanzwirbel eines reifen Embryo. (Nach GÖPPE.)

Erklärung für die Textfiguren I—VII:

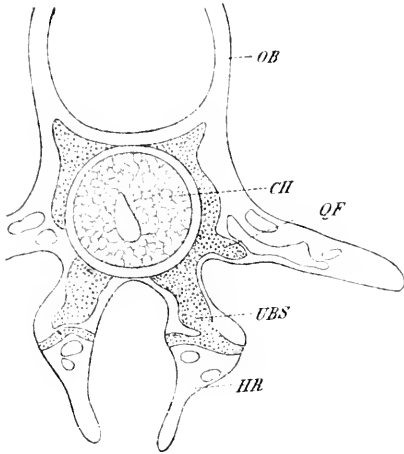
AO Aorta
 AI Arteria vertebr.
 CH Chorda
 CHS Chordalscheide
 HR Hamalrippe
 KnSp Knochenspange

LR Lateralrippe
 M Medulla spin.
 OB Oberer Bogen
 OBS Oberer Bogenschenkel
 QF Querfortsatz

R Rippe
 UB Unterer Bogen
 UBS Unterer Bogenschenkel
 UQF Unterer Querfortsatz
 VC Vasa caudalia
 WK Wirbelkörper

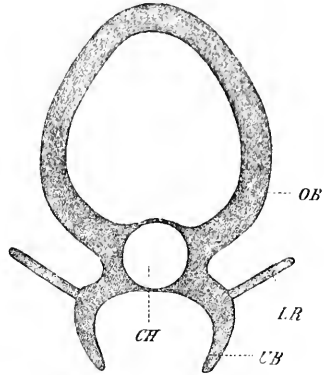
dem letzteren verschmolzen ist, muß vorläufig dahingestellt bleiben. Wir sehen somit, daß weder der primäre Querfortsatz der Tetrapoden noch der Querfortsatz der oberen Rippe von *Calamoichthys*

Fig. V.



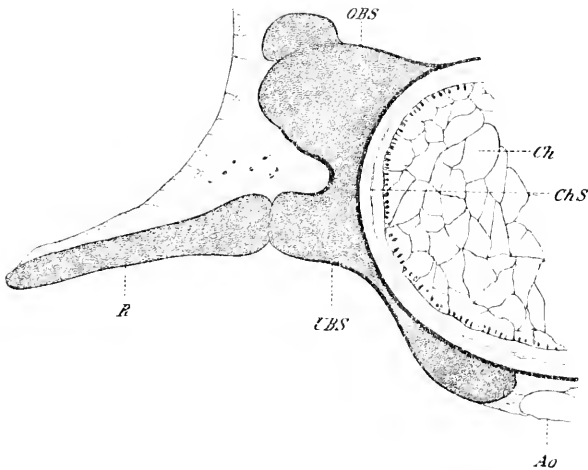
Calamoichthys cat.
2. Schwanzwirbel. (Nach GÖPPERT.)

Fig. VI.



Ichthyophis gl.
Vorderer Schwanzwirbel.
(Nach GÖPPERT.)

Fig. VII.



Amia calva.
Querschnitt durch einen vorderen Rumpfwirbel. (Nach SCHAUINSLAND.)

ohne weiteres mit dem Basalstumpf der Selachier zu vergleichen ist. Fassen wir im Sinne der GÖPPERTSchen Annahme die Selachierrippe als eine obere Rippe auf, so ergibt sich für die Selachier

folgendes: Bei den Selachiern erweisen sich die Rippen unzweifelhaft als Auswüchse der unteren Bogenschenkel. Diese Tatsache wäre wiederum ein sicherer Anhaltspunkt für die Ansicht, daß das obere Rippensystem von dem unteren Bogen abzuleiten ist. Die Rippen der Selachier sind aber direkt an den Basalstümpfen befestigt ohne Vermittlung eines besonderen Querfortsatzes, wie bei *Menobranchus* und *Calamoichthys*. Wo wären nun bei den Selachiern jene den Querfortsätzen der genannten Formen entsprechenden Stücke zu suchen? Offenbar in den unteren Bogenschenkeln selbst, welche in potentia auch die Querfortsätze darstellen, sofern es eben noch nicht zur Bildung der letzteren in Form von seitlichen Auswüchsen aus den Bogenschenkeln gekommen ist wie bei den Polypteriden und Tetrapoden. Es erübrigt nun noch, die Verhältnisse der Gymnophionen auseinanderzusetzen. Bei *Ichthyophis* sehen wir die primären Querfortsätze in ähnlicher Weise wie bei *Menobranchus* an der Schwanzwurzel nach abwärts rücken, ohne dagegen die Verbindung mit dem oberen Bogen vermittelt einer Knorpelleiste aufzugeben, und später vollständig mit dem unteren Bogenschenkel verschmelzen, so daß die Rippen unmittelbar am unteren Bogenschenkel seitlich angelagert erscheinen (Textfig. VI). In diesem Verhalten sehen wir eine auffallende Annäherung an die Rippenverhältnisse der Selachier. Wir haben auch hier einen unteren Bogenschenkel vor uns, welcher gleichzeitig die Funktion eines Rippenträgers besitzt, an dem es eben nicht zur Ausbildung eines Querfortsatzes in Form eines besonderen Auswuchses aus dem Bogenschenkel gekommen ist. Überblicken wir nun alle gefundenen Tatsachen, so ergibt sich folgendes: Die bei den Fischen durchgehends beobachteten engen Lagebeziehungen des oberen Rippensystems zu den unteren Bogenschenkeln lassen auch einen genetischen Zusammenhang des ersteren mit dem unteren Bogen mit Berechtigung vermuten in dem Sinne, daß das Rippensystem als ein seitlicher Fortsatz des letzteren entstanden ist. Die auch bei einigen Vierfüßern, und zwar bei Formen, welche im allgemeinen ursprüngliche Verhältnisse bewahrt haben, gefundenen engen Lagebeziehungen ihres Rippensystems zu dem unteren Bogen machen auch hier einen genetischen Zusammenhang wenigstens sehr wahrscheinlich. Dieses so durch sukzessives Auswachsen aus dem unteren Bogenschenkel entstandene obere Rippensystem hat sich dann bei den Vierfüßern vollständig von seinem Mutterboden losgelöst, gleichzeitig unter Bildung

sekundärer Skelettstücke eine komplizierte dorsale Verlagerung erfahren und ist so sekundär mit dem oberen Bogen in Beziehung getreten.

Schließlich käme ich noch auf die Möglichkeit einer Spaltung des unteren Bogenschenkels im Sinne von SCHAUINSLAND zu sprechen; durch diesen Prozeß würde sich der Bogenschenkel in einen ventralen und dorsalen Teil gliedern, von denen sich der erstere zum Träger der Hämarippe, der letztere dagegen zum Träger der Seitenrippe entwickelte. Wir haben erkannt, daß sich bei den Vierfüßern absolut keine Anhaltspunkte für eine derartige Ansicht finden lassen; es gibt aber Fische, nach den Beobachtungen HATSCHERKS vor allem *Conger* unter den Teleostiern, *Polypterus* unter den Ganoiden, welche einer derartigen Auffassung günstig sind. Dagegen kann die von SCHAUINSLAND angeführte *Amia*, wie später gezeigt werden soll, hierfür gar nicht in Betracht kommen. Die an den obengenannten Fischen beobachteten Erscheinungen lassen nun eine zweifache Deutung zu, und zwar die Möglichkeit einer Spaltung im strengen Sinne (Längsteilung) oder eine Gabelbildung, d. i. die Entwicklung eines seitlichen Auswuchses. Eine Längsteilung des Basalstumpfes, welche schon aus theoretischen Gründen problematisch erscheinen muß, ließe sich auch aus folgenden Gründen nicht recht verstehen; wie in der vorliegenden Arbeit die Wahrscheinlichkeit der Zusammengehörigkeit von Rippe und Querfortsatz zu einem einheitlichen Strahle betont wurde, so wird auf Grund derselben Befunde bezüglich Fischrippe und Bogenschenkel auch die Zugehörigkeit der letzteren Gebilde zu einem einheitlichen Strahle höchst wahrscheinlich. Es wäre nun nicht recht denkbar, daß in einem solchen einheitlichen Strahle bloß die Spaltung eines einzigen Gliedes einträte, ohne auch das andere zu ergreifen. Es ließe sich demnach bloß die Ansicht verteidigen, daß der Träger der Seitenrippe und auch die letztere mitinbegriffen durch seitliches Auswachsen mit dem unteren Bogenstücke entstanden sind. In einem solchen Falle kann es nicht angehen, den Seitenrippenträger direkt „Basalstumpf“ mit GÖPPERTE zu nennen; wir könnten ihn nur als einen „Seitenfortsatz“ des letzteren im Gegensatze zu dem an seiner Innenseite auftretenden, mit den Blutgefäßen im Zusammenhange stehenden „Innenfortsatze“ bezeichnen.

Die Verhältnisse der Amiaden (Textfig. VII), auf welche SCHAUINSLAND verweist, lassen sich erstens absolut nicht mit jenen der Vierfüßer vergleichen und berechtigten uns zweitens auch gar nicht zur Annahme einer Spaltung des unteren Bogenschenkels. Nach

SCHAUMSLAND ist es durch letztgenannten Prozeß bei den Amiaden zur Bildung eines dorsalen und ventralen Basalstumpfabschnittes gekommen, von denen der ventrale, sich medial erstreckend, die Blutgefäße zu umgreifen sucht, während der dorsale Abschnitt an seinem distalen Ende eine Rippe trägt, welche sich unzweifelhaft als eine echte Fisch-(Hämal-)rippe erweist. Überdies läßt sich feststellen, daß der dorsale Basalstumpfabschnitt im Schwanze zur Bildung des Kaudalkanals verwendet wird. Die Möglichkeit einer Spaltung des Basalstumpfes hier und bei den Tetrapoden zugegeben, könnte dennoch auf Grund der genannten Tatsachen ein Vergleich des dorsalen Basalstumpfabschnittes mit dem Vierfüßerquerfortsatz nicht gezogen werden, da der letztere immer nur eine Lateralrippe trägt und niemals zur Bildung des Kaudalkanals herangezogen wird. Die morphologische Bedeutung dieses ventral mit dem Bogenschenkel zusammenhängenden Knorpelstückes der Amiaden ist wohl leicht zu erkennen. Man sieht sowohl in der Schwanzregion der Selachier als auch in der ganzen Rumpfreion der Störe von der Innenseite der Bogenschenkel kleine Knorpelstücke ausgehen, welche mit den vor der Wirbelsäule gelegenen Blutgefäßen in Beziehung stehen und gewöhnlich als *Processus aortici* bezeichnet werden. Sowie nun diese Fortsätze unzweifelhaft als innere Auswüchse der Bogenschenkel aufzufassen sind, könnte das Seitenrippensystem als äußerer Auswuchs der Bogenschenkel betrachtet werden, wofern man nicht eine selbständige Entwicklung desselben annimmt. Wir haben übrigens auch oben gesehen, daß die Gabelung des distalen und proximalen Rippenendes und des Querfortsatzes, welche früher durch Spaltung der betreffenden Skelettstücke erklärt wurde, in Wirklichkeit durch Bildung von seitlichen Auswüchsen zustande gekommen ist.

Bis zur Stunde ist es also nicht möglich, unzweifelhafte Beweise für die Entwicklung des Seitenrippensystems aus den unteren Bogen anzuführen. Die Klärung dieser Frage ist einzig von der genauen Untersuchung der Entwicklungsgeschichte von *Crossopterygiern*, *Menobranchnus* etc. zu erwarten. Heute bleibt eben noch die Möglichkeit einer selbständigen Entwicklung des Seitenrippensystems im Sinne von HATSCHKEK zu erwägen; die Hauptargumente für diese Ansicht wären die selbständige ontogenetische Entwicklung bei den meisten Vierfüßerformen und die verschiedenen Anheftungsarten, welche die Rippen daselbst erfahren können; das letztere Argument wird freilich durch die Annahme entkräftet, daß sich das Seitenrippensystem schon frühzeitig von

seinem Mutterboden, dem unteren Bogenschenkel, losgelöst hat und sodann zu den verschiedensten Verschiebungen befähigt ist.

Zuletzt noch einige Worte über das Verhältnis der Vierfüßerrippen zu den Lateralrippen der Fische. Die Rippen der Selachier sind noch immer Gegenstand von Auseinandersetzungen; gewöhnlich werden sie auf Grund ihrer Lage im *Interstitium laterale* als Lateralrippen bezeichnet und mit den Vierfüßerrippen homologisiert (WIEDERSHEIM, GÖPPERT, GEGENBAUR). Andererseits ist aber der Einwurf gemacht worden (HATSCHEK), daß die Selachierrippe bloß eine dorsal verschobene Fisch-(Hämal-)rippe sei, wie wir in ähnlicher Weise bei *Lepidosteus* eine Aufbiegung des distalen Rippenendes in die Muskulatur beobachten. Durch diese Annahme würde jedoch der sonst so scharfe Gegensatz zwischen Lateral- und Hämalrippen zum großen Teile verschwinden. Die deutliche Lagerung im *Interstitium laterale* ist jedenfalls das schwerwiegendste Argument für die Homologisierung der Selachierrippe mit der Lateralrippe aller übrigen Vertebraten. *Pristiurus*, der an den vordersten Schwanzwirbeln noch Rippen besitzt, zeigt uns, daß die unteren Bogen des Schwanzes ohne Vermittlung der Rumpfrippen gebildet werden, indem letztere seitlich an den Hämalbögen ansitzen. GÖTTE gelang es endlich bei *Carcharias*, eine Gliederung des Schwanzbogens in ein proximales und ein davon abgesetztes distales Stück zu finden. Ein genaues Verfolgen der Wirbel ergibt, daß dieses distale Knorpelstück nicht einer Rumpfrippe entsprechen kann, sondern als Rudiment einer Hämalrippe angesehen zu werden verdient. Alle diese Tatsachen machen es wohl im höchsten Grade wahrscheinlich, daß wir in den Rippen der Selachier Lateralrippen vor uns haben. Eine direkte Ableitung der Vierfüßerrippen von den Selachierrippen ist natürlich unmöglich. Die mit den Vierfüßern am nächsten verwandten Fische sind die Dipnoer; sowohl die rezenten wie die fossilen Formen zeigen echte ursprüngliche Fischrippen, welche im Schwanze in die Y-förmigen Stücke (untere Dornen) übergehen. Nirgends ist dagegen eine Andeutung von oberen Rippen zu finden. Die ursprünglichen Verhältnisse der Wirbelsäule im allgemeinen lassen vermuten, daß sich diese alte Fischgruppe sehr frühzeitig von ursprünglichen Fischformen spezialisiert habe und so mit den Selachiern, die sich nach einer ganz anderen Richtung in aberranter Weise entwickelten, nichts zu tun habe. Daraus ergibt sich, daß die obere Rippe der Vierfüßer als eine Neuerwerbung der letzteren anzusehen ist, welche von ihnen festgehalten wurde, während die ursprünglichen Fischrippen nur mehr als Reste

in den Hämalbogen des Schwanzes zu finden sind. In gleicher Weise kann man auch bezüglich der oberen Rippen der Polypteriden und Teleostier erkennen, daß sie weder untereinander noch mit jenen der Selachier und Vierfüßer Beziehungen aufweisen. Die fossilen Crossopterygier besaßen keine Spur von oberen Rippen, da solche sich erst bei den rezenten Polypteriden entwickeln, und ebenso sehen wir bei den Vorfahren der Teleostier, den Amiaden und *Heterocerci*, nur echte Fischrippen, während die oberen Rippen erst bei den Knochenfischen auftreten, wo sie aber bereits wieder in Reduktion begriffen sind. Aus dem Gesagten geht nun hervor, daß die oberen Rippen im Stamme der Vertebraten heterophyletisch entstanden sind. Faßt man den Begriff der Homologie im engen Sinne, indem man daraus heterophyletisch entstandene Gebilde ausscheidet, so könnte also von einer Homologie der Vierfüßerrippen weder mit der oberen Rippe der Selachier, noch der Ganoiden, noch der Teleostier gesprochen werden, sondern wir werden vorsichtiger die genannten Gebilde als bloße Parallelerscheinungen zu bezeichnen haben.

Zusammenfassung. Die speziell an den urodelen Amphibien gewonnenen Resultate, die in weiterer Ausdehnung auch auf die übrigen Vierfüßer Geltung haben, lassen sich in folgenden Sätzen zusammenfassen:

1. Rippe und Querfortsatz verraten eine deutliche genetische und morphologische Zusammengehörigkeit und können daher als selbständige Glieder eines einheitlichen Strahles aufgefaßt werden.

2. Es ist kein doppelter, sondern ein einfacher Strahl, welcher an seinem proximalen Ende und auch bisweilen distal eine aus einer ursprünglichen Verbreiterung hervorgegangene Spaltung besitzt.

3. Das Rippensystem entwickelt sich unabhängig vom oberen Bogen; das scheinbare Hervorwachsen des Rippensystems aus dem oberen Bogen im vorderen Rumpf- und Schwanzabschnitte ist wohl durch eine frühzeitige Verschmelzung der Knorpel beider zu erklären, welche hier wegen des zu dieser Zeit bestehenden Mangels einer trennenden Knochenschichte am oberen Bogen möglich ist.

4. Die bei einigen Vierfüßern aufgedeckten engen Beziehungen des Rippensystems zu den unteren Bogen und der Vergleich mit den oberen Rippen der Fische lassen die Vermutung rechtfertigen, daß das Rippensystem als ein seitlicher Auswuchs des unteren Bogenschenkels entstanden ist, wobei der Querfortsatz nicht mit dem Bogenschenkel selbst, sondern eben bloß mit einem seitlichen Fortsatz desselben verglichen werden könnte. Immerhin müßte auch die Mög-

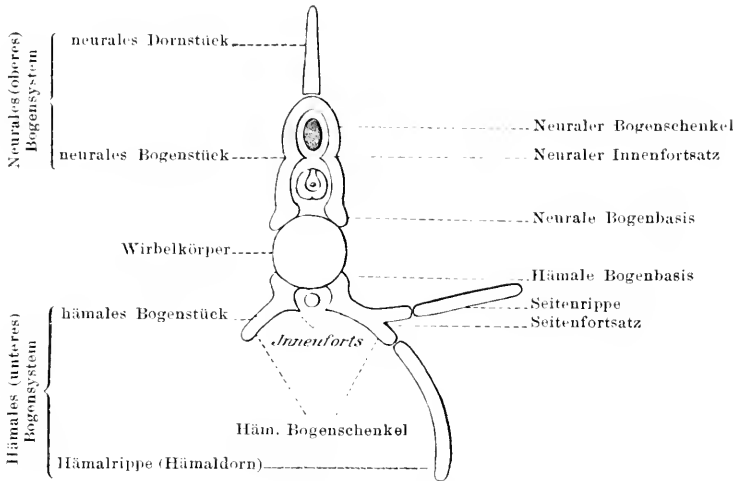
lichkeit einer selbständigen Entwicklung des Rippensystems berücksichtigt werden, der zufolge die Verbindung mit den unteren Bogen als sekundäre zu bezeichnen wäre.

Bemerkungen über die Nomenklatur (Textfig. VIII u. IX). Die Verschiedenartigkeit in der Auffassung und Deutung der einzelnen Wirbelbestandteile hat naturgemäß eine ganz verschiedene Bezeichnungsweise mit sich gebracht, welche eine ziemliche Verwirrung anrichtet, weshalb sich das Bedürfnis nach einer endgültigen Nomenklatur recht fühlbar macht. Bisher ist immer noch teilweise die alte OWENSEHE Nomenklatur in Gebrauch, welche recht kompliziert und mit den Ergebnissen der neueren Forschung gar nicht mehr vereinbar ist. Im folgenden soll die nunmehr von HATSCHEK vorgeschlagene Nomenklatur auseinandergesetzt werden, die den neueren Forschungen Rechnung trägt und trotz ihrer Einfachheit recht präzise ist. An dem Wirbelkörper (*Corpus vertebrae*) setzt sich dorsal das obere Bogensystem (*Arcus superior*) an, welches das Nervensystem umgreift und daher auch als Neuralbogen (*Arcus neuralis*) bezeichnet werden kann. Dasselbe besteht bei den Fischen aus drei getrennten Stücken: den paarigen Bogenstücken (*Neurarcualia*) und dem unpaaren Dornstücke (*Neurospinale*). Aus theoretischen Gründen ist es zweckmäßig, den basalen Teil der Bogenstücke speziell als neurale Bogenbasis von dem übrigen Teile, dem neuralen Bogenschenkel, abzugrenzen. Die beiden Bogenstücke umschließen einen Kanal, welcher bei den Fischen meistens durch zwei an der Innenseite der Bogenschenkel hervortretende quere Fortsätze (neurale Innenfortsätze) in zwei Hälften, in den Medullar- und Ligamentalkanal, geteilt wird. An der Vorder- und Hinterseite der Bogenschenkel entwickeln sich endlich die vorderen und hinteren Gelenkfortsätze (*Processus articulares anteriores et posteriores*). Die einfachen Neuralbogen der Vierfüßer zeichnen sich durch den Mangel der Innenfortsätze und selbständigen Dornstücke aus, welche letztere vielleicht durch Verlängerungen der Bogenschenkel (Dornfortsätze) ersetzt worden sind. Die älteren Nomenklaturen sind weitaus nicht so präzise und unterscheiden nur zwei Teile, *Neurapophyse* und *Neurépine* (OWEN), bzw. *Lames vertebrales* und *Apophyse épineuse* (CUVIER), bzw. Bogenschlußstücke und Dornen (JOH. MÜLLER). Eine gewisse Homodynamie des unteren Bogensystems mit dem oberen voraussetzend, wendet die HATSCHEKSCHE Nomenklatur alle besprochenen Bezeichnungen auch auf die entsprechenden Teile des unteren Bogensystems an. Das untere Bogensystem (*Arcus inferior*), welches wegen seiner besonders im Schwanze

unverkennbaren Beziehungen zu den großen Blutgefäßen als Hämalbogen (*Arcus haemalis*) bezeichnet werden kann, besteht bei den Fischen wieder aus drei Stücken, aus den paarigen hämalen Bogenstücken (*Haemarcualia*) und dem unpaaren Dornstücke (*Haemospinale*), welches im Rumpfe deutlich in die paarigen, zwischen Peritoneum und Muskulatur eingelagerten Rippen übergeht. Wegen ihrer Homologie mit den hämalen Dornen verdienen diese Rippen am besten den Namen Hämalrippen, welchen auch HERTWIG anwendet. Eine Abgrenzung des Bogenstückes in eine hämale Bogenbasis und einen hämalen Bogenschenkel erscheint auch hier notwendig. Ebenso finden wir auch an der Innenseite der Bogenschenkel bei manchen Fischen quere Fortsätze entspringen (hämale Innenfortsätze), welche den Gefäßkanal in zwei Etagen teilen. Die OWENSche Bezeichnung Parapophyse für den hämalen Bogenschenkel ist entschieden fallen zu lassen, da derselbe Autor auch die unteren Querfortsätze der Tetrapoden mit den letzteren homologisiert und ebenso bezeichnet. Die in neuerer Zeit so viel gebrauchte Bezeichnung Basalstumpf (GÖTTE) ist wenig prägnant. Die Hämalrippe ist wegen ihrer Lage an der Pleura nicht unpassend als Pleurapophyse (OWEN), beziehungsweise Pleuralrippe nach GÖTTE genannt worden; da sie speziell den Fischen eigentümlich ist, kam auch der Name Fischrippe oder wegen ihrer tiefen Lage „untere Rippe“ (GÖPPERT) in Schwung. EIMER unterscheidet diese Rippen als „echte“ Rippen von allen übrigen rippenähnlichen Gebilden („falsche“ Rippen). Es erübrigt nun noch das seitliche Rippensystem, welches von HATSCHKE direkt als Lateralbogensystem bezeichnet wird. Gemäß den in der vorliegenden Arbeit durchgeführten Erörterungen läßt sich die Ansicht verteidigen, daß das Lateralrippensystem als ein seitlicher Auswuchs des hämalen Bogenschenkels aufzufassen sei. Aus dieser Auffassung entspringt die Bezeichnung „Seitenfortsatz“ für den Träger der freien Rippen, welche dementsprechend mit HERTWIG als Lateralrippe bezeichnet werden muß. Da OWEN alle Vertebratenrippen als homolog betrachtet, belegt er auch die letzteren Rippen mit dem Namen Pleurapophysen. Im Gegensatz zu den Hämalrippen werden sie auch „obere Rippen“ (GÖPPERT) genannt. Bei den Vierfüßern hat sich die Bezeichnung Querfortsatz für den Träger der Rippe so eingebürgert, daß sie schwer abgeändert werden könnte. Wir haben erkannt, daß nicht bei allen Tetrapoden die Querfortsätze entwicklungsgeschichtlich ganz gleichwertig sind. Wir unterscheiden am besten primäre Querfortsätze (Seitenfortsätze) bei den *Gymnophionen*, *Anuren*, *Menobranchnus*, welchen bei den Salaman-

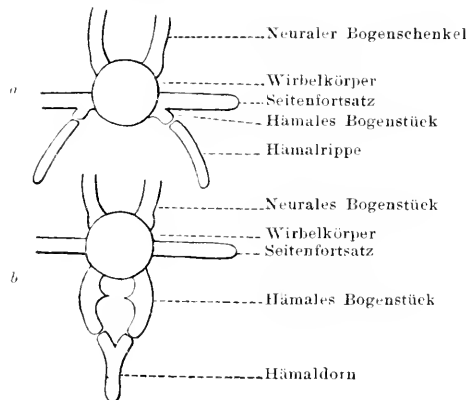
drinen als Rudiment die ventralen Knochenspangen entsprechen, während hier sowie bei allen übrigen Tetrapoden die Entwicklung von sekundären Querfortsätzen überwiegt. Die letzteren zeigen in der Regel eine Gliederung in einem ventralen und dorsalen Teil,

Fig. VIII.



Schema eines Fischwirbels.

Fig. IX.



Wirbelschemen gewisser Fische, welche das Überwiegen der Seitenfortsätze über die Bogenstücke, bzw. ihre Lostrennung von letzteren zeigen; a vom Rumpf; b vom Schwanz.

die wir einfach als *Processus transversus inferior et superior* bezeichnen können. Dieser Gliederung des Querfortsatzes entspricht auch eine Gabelung des proximalen Rippenendes in eine Haupt- und Nebenspange. Für den bisweilen distal auftretenden Seitenast der Rippe möchte ich den Namen Seitenspange in Anwendung bringen.

Synonymen-Tabelle.

HATSCHEK	Neuere Forscher	OWEN	JOH. MÜLLER	CUVIER
Wirbelkörper	--	Zentrum	Wirbelkörper	Corps de vertèbre
Neurales Bogenstück (Basis + Schenkel)	--	Neurapophyse	oberes Schlußstück des Wirbelbogens	Lames vertébrales
Neurales Dornstück	—	Neurépine	oberer Dorn	Apophyse épineuse
Gelenkfortsätze	—	Zygapophysen	Gelenkfortsätze	Apophyse articulaire
Hämales Bogenstück (Basis + Schenkel)	Basalstümpfe (GÖTTE)	Parapophyse	unterer Wirbelbogen	Côtes sternales ou abd. Os ployé en chevron
Hämalrippe	Pleuralrippe (GÖTTE)	Pleurapophyse	Rippe	Côtes vertébrales
Hämales Dornstück	untere Rippe (GÖPPER)	Haemépine	unterer Dorn	Apophyse épineuse inférieure
Lateralrippe	—	obere Rippe (GÖPPER)	Pleurapophyse	Côtes vertébrales
Hauptspange (capitulum costae)	—	—	—	—
Nebenspange (tuberculum costae)	Querspange (FIECK, KNICKMEYER)	—	—	—
Seitenspange	—	—	—	—
Primärer Querfortsatz	Basalstumpf (GÖPPER)	—	—	—
sekun- / oberer därer / unterer Querfortsatz	—	Parapophyse Diapophyse	unterer / Quer- oberer / fortsatz	Apophyse transverse

Am Schlusse angelangt, drängt es mich, meinem hochverehrten Lehrer Herrn Prof. HATSCHEK, der die Anregung zu dieser Arbeit gab, dieselbe mit großem Interesse verfolgte und mich dabei freundlichst unterstützte, sowie den Herren Prof. K. C. SCHNEIDER und Dr. H. JOSEPH für ihre liebenswürdige Anleitung meinen innigsten Dank abzustatten.

Wien, am 14. Juni 1907.

Literaturverzeichnis.

1. G. BAER, On the Morphology of Ribs. Americ. Naturalist, 1887.
2. —, On the Morphology of Ribs. Journal of Morphology, 1889.
3. —, Über Rippen und ähnliche Gebilde und deren Nomenklatur. Anatom. Anzeiger, 1894.
4. C. CLAUS, Beiträge zur vergleichenden Osteologie der Vertebraten. Sitz.-Ber. d. k. Akad. d. Wissensch. Wien, Bd. XXIV, 1876.
5. CUVIER, Leçons d'Anatomie comparée, 2. édition, 1835—1846.
6. A. A. DAVISON, Preliminary Contribution to the Development of the Vertebral Column. Anatom. Anzeiger, XIV. Bd., 1897.
7. DOLLO, Sur la Morphologie des Côtes. Bulletin scientifique de la France et Belgique, T. XXIV, 1892.
8. Th. EIMER, Die Entstehung der Arten III. Vergleich. anatom. u. physiol. Untersuchungen über das Skelettsystem der Wirbeltiere, 1901.
9. E. FIECK, Zur Entwicklung der Rippen und Querfortsätze. Arch. f. Anatomie und Physiologie, 1879.
10. C. GEGENBAUR, Über die Entwicklung der Wirbelsäule des Lepidosteus etc. Jenaische Zeitschr., III. Bd., 1867.
11. —, Einige Bemerkungen zu GÖTTES Entwicklungsgeschichte der Unke. Morphol. Jahrb., I. Bd., 1876.
12. —, Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere, I. Bd., Leipzig 1898.
13. GERSTÄCKER, Das Skelet des Döglings. Ein Beitrag zur Osteologie der Cetaceen und zur vergleichenden Morphologie der Wirbelsäule. Leipzig 1887.
14. E. GÖPPERT, Zur Kenntnis der Amphibienrippen. Morpholog. Jahrb., XXII. Bd., 1895.
15. —, Die Morphologie der Amphibienrippen. Festschr. f. GEGENBAUR, I, 1896.
16. —, Untersuchungen zur Morphologie der Fischrippen. Morpholog. Jahrb., XXIII. Bd., 1895.
17. A. GÖTTE, Die Entwicklungsgeschichte der Unke, 1875.
18. —, Beiträge zur vergleichenden Morphologie des Skelettsystems der Wirbeltiere, I. u. II. Arch. f. mikrosk. Anatomie, 15. u. 16. Bd., 1878 u. 1879.
19. HASSE und BORN, Bemerkungen über die Morphologie der Rippen. Zoologischer Anz., 1879.
20. B. HATSCHKE, Die Rippen der Wirbeltiere. Anatom. Anz., IV. Bd., 1889.
21. C. K. HOFFMANN, Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere. Leyden 1878.
22. C. KNICKMEYER, Über die Entwicklung der Rippen bei Triton taeniatus. Dissertation, München 1891.
23. AUGUST MÜLLER, Beobachtungen zur vergleichenden Anatomie der Wirbelsäule. MÜLLERS Archiv, 1853.

24. J. A. MURRAY, The vertebral Column of certain primitif Urodela. *Anatom.Anz.*, XIII, 1897.
 25. R. OWEN, Description of the Plesiosaurus macroceph. *Geol. Transact.*, 2. Serie. Vol. V, 1838.
 26. —, Principes d'Ostéologie comparée, 1855.
 27. —, On the Anatomy of Vertebrates, Vol. I, 1866.
 28. C. RABL, Theorie des Mesoderms. *Morpholog. Jahrb.*, Bd. XIX, 1892.
 29. RATHKE, Entwicklungsgeschichte der Wirbeltiere, 1861.
 30. H. SCHAUINSLAND, Die Entwicklung der Wirbelsäule nebst Rippen und Brustbein. In „Handbuch der vergleichenden und der experimentellen Entwicklungslehre der Wirbeltiere“ von OSKAR HERTWIG, 1906.
 31. C. SCHEEL, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Teleostierwirbelsäule. *Morpholog. Jahrb.*, XX. Bd., 1893.
 32. WIEDERSHEIM, Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere. 2. Aufl. 1886.
 33. —, Das Gliedmaßenskelett der Wirbeltiere. Jena 1892.
 34. —, Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere. 5. Aufl., Jena 1902.
-

Tafelerklärung.

<p><i>A c</i>, Arteria vertebralis collateralis. <i>Ch</i>, Chorda dorsalis. <i>G sp</i>, Ganglion spinale. <i>H Sp</i>, Hauptspange der Rippe (Capitulum costae). <i>Il</i>, Interstitium laterale. <i>I r</i>, ventrales Interstitium. <i>IK</i>, Intervertebralknorpel. <i>Kn Sp</i>, Knochenspange. <i>M</i>, Medulla spinalis. <i>N</i>, Niere. <i>Nl</i>, Nervus lateralis. <i>N sp</i>, Nervus spinalis.</p>	<p><i>N Sp</i>, Nebenspange der Rippe (Tuberculum costae). <i>OB</i>, oberer Bogen. <i>OQ</i>, oberer Querfortsatz. <i>P</i>, Peritoneum. <i>p B</i>, perichordales Bindegewebe. <i>R</i>, Rippe. <i>S Sp</i>, Seitenspange. <i>Str</i>, Septum transversale. <i>UB</i>, unterer Bogen. <i>UQ</i>, unterer Querfortsatz. <i>WK</i>, Wirbelkörper.</p>
--	---

Sämtliche Figuren beziehen sich auf *Salamandra maculosa*. Lineare Vergrößerungen: ca. 74 mal. Die Horizontalprojektionen Fig. 2 e, 3 b, 5 b und d, 9 d, 10 c bloß 45 mal.

Tafel I.

- Fig. 1. Vorknorpelstadium des Rippensystems.
a) Querschnitt durch den 6. Wirbel eines 22 mm langen Embryos.
b) Längsschnitt durch den 10. Wirbel einer 26 mm langen Larve.
c) Ein höher geführter Längsschnitt durch denselben Wirbel, um die Anlage-
 rung der Querfortsatsanlage an den oberen Bogen zu demonstrieren.
- Fig. 2. Erste Knorpelanlage des Rippensystems.
a) Querschnitt durch den 5. Wirbel eines 22 mm langen Embryos.
b) Querschnitt durch den 7. Wirbel einer 30 mm langen Larve.
c) Längsschnitt durch den 7. Wirbel einer 26 mm langen Larve.
d) Ein etwas höher geführter Längsschnitt, um die enge Anfügung des Quer-
 fortsatzes an den oberen Bogen zu zeigen.
e) Links: Horizontalprojektion des 2. Wirbels eines 19 mm langen Embryos.
 Rechts: Horizontalprojektion des 6. Wirbels einer 30 mm langen Larve.
- Fig. 3. Entwicklung der Nebenspange der Rippe.
a) Querschnitt durch den 4. Wirbel einer 26 mm langen Larve.
b) Horizontalprojektion des 3. Wirbels einer 26 mm langen Larve.
- Fig. 4. Querschnitt durch den 3. Wirbel einer 26 mm langen Larve (Weiterentwicklung
 des unteren Querfortsatzes).

Fig. 5. Entwicklung des oberen Querfortsatzes.

- a)* Querschnitt durch den 3. Wirbel einer zirka 30 *mm* langen Larve.
- b)* Horizontalprojektion desselben Wirbels.
- c)* Querschnitt durch den 3. Wirbel einer 30 *mm* langen Larve.
- d)* Horizontalprojektion des 4. Wirbels derselben Larve.

Fig. 6. Querschnitt durch den 2. Wirbel einer 35 *mm* langen Larve (Knochenspange).

Tafel II.

Fig. 7. Längsschnitt durch den letzten Rumpfwirbel einer 40 *mm* langen Larve (unterer Querfortsatz und Rippe).

Fig. 8. Ausbildung des oberen Querfortsatzes.

- a)* Längsschnitt durch den 8. Wirbel einer 40 *mm* langen Larve.
- b)* Längsschnitt durch den 5. Wirbel eines jungen Salamanders.

Fig. 9. Ausbildung der beiden Querfortsätze und der Rippe.

- a)* Längsschnitt durch den 2. Wirbel einer 40 *mm* langen Larve.
- b)* Querschnitt durch den 4. Wirbel einer in Verwandlung begriffenen Larve.
- c)* Querschnitt durch den 3. Wirbel einer in Verwandlung begriffenen Larve.
- d)* Horizontalprojektion des 2. Wirbels einer in Verwandlung begriffenen Larve.

Fig. 10. Das Rippensystem in der Schwanzregion.

- a)* Querschnitt durch den 3. Kaudalwirbel einer in Verwandlung begriffenen Larve.
- b)* Ein mehr vorne geführter Schnitt durch denselben Wirbel.
- c)* Horizontalprojektion des 4. Kaudalwirbels derselben Larve.

NB. In Fig. 5 *d)* steht der Knorpel der Rippennebenspange mit dem Rippenhauptstück in kontinuierlicher Verbindung. Die daselbst gezeichnete Linie soll bloß die etwas verschiedene Knorpelbeschaffenheit beider Stücke zum Ausdruck bringen.

Die Anatomie und Histologie von *Sterrhurus fusiformis* (Lühe) 1901.

Von

Karl Miestinger.

(Mit 2 Tafeln.)

Einleitung.

Schon durch längere Zeit beschäftigte ich mich in dem I. zoologischen Institute der Universität Wien mit Anatomie und Histologie der Trematoden, als ich auf einer Reise des „Naturwissenschaftlichen Vereines der Universität Wien“ nach den dalmatinischen Inseln zufällig in dem Duodenum eines bei Lesina gefangenen *Conger conger* reichliches Material von *Sterrhurus fusiformis* (Lühe) und einige Exemplare von *Lecithochirium rufoviride* (Rud.) fand. Da ich die Tiere sofort auf dem Schiffe konservieren mußte, war eine Vitaluntersuchung leider ausgeschlossen.

An dieser Stelle sage ich Herrn Privatdozenten Dr. FR. WERNER für die tätige Hilfe bei der Gewinnung des Materials meinen besten Dank.

Als Konservierungsmittel verwendete ich 4% Formol. Perényische Flüssigkeit und Liqueur Pfeifferi. Daß das Material recht gut erhalten war, führe ich auf den Umstand zurück, daß es vor der Konservierung in keine Zwischenflüssigkeit (Salzwasser oder physiologische Kochsalzlösung) gekommen war; ich machte nämlich die Erfahrung, daß bei vielen Trematoden, die, wenn auch nur kurze Zeit, in physiologischer Kochsalzlösung gelegen waren, zum mindesten die äußeren Schichten der Kutikula mehr oder minder stark mazeriert waren.

Nach Formolexemplaren konnte ich wegen ihrer Durchsichtigkeit direkt Totozeichnungen herstellen. Zapfpräparate, die ich vom Genitalendapparate und Ovarium mit Receptaculum und Schalen-

drüsenkomplex anfertigte, ließen sich infolge der Großmaschigkeit des Parenchyms mit einiger Sorgfalt ziemlich leicht herstellen und lieferten recht gute Resultate; am besten eigneten sich hierzu Formolexemplare, die ich, um sie aufzuweichen, kurze Zeit in Wasser legte.

Schnittfärbungen mit Delafield-Hämatoxylin und Eosin, ferner HEIDENHAIN'schem Eisenhämatoxylin lieferten die besten Resultate. Angewendet wurden noch die modifizierte VAN GIESON'sche Färbung, Toluidinblau, ferner die von ROEWER (36) angegebene Methode (Stückfärbung mit Boraxkarmin, Schnittfärbung mit Bleu de Lyon und Ammoniumpikrat).

Die vorliegende Arbeit bezieht sich hauptsächlich auf *Sterrhurus fusiformis*, nur wo sich Verschiedenheiten zeigten, habe ich *Lecithochirium rufoviride* vergleichsweise erwähnt.

Eine Zeit nach Abschluß dieser Arbeit erschien die LOOSS'sche Abhandlung „Zur Systematik der Distomen“ (23); ich unterzog daher die vorliegende Arbeit nachträglich einer Revision und strich diejenigen Stellen, welche sich mit solchen der LOOSS'schen Arbeit deckten.

Form und Gestalt.

Bei fast allen mir vorliegenden Exemplaren war das Abdomen vollständig eingezogen, bei nur wenigen teilweise ausgestreckt. Die Länge von Exemplaren mit vollständig gestrecktem Soma schwankt zwischen 4 und 5 mm; die größten erreichen eine Länge von 4.9 mm, ihre Breite beträgt 1—1.4 mm.

Die Form des Somas erscheint den verschiedenen Kontraktionszuständen entsprechend bald walzenförmig, bald spindelförmig. Das Abdomen zeigte auch bei den mir vorliegenden Exemplaren die verschiedensten Grade der Einstülpung, wie es LOOSS in seiner Arbeit (23) schildert.

Mund- und Bauchsaugnapf, die einander stark genähert ungefähr im ersten Viertel des Somas liegen, zeigen fast kugelförmige Gestalt, doch kann die Rückwand des Bauchsaugnapfes gelegentlich flachgedrückt sein. Der Bauchsaugnapf (Querdurchmesser 0.64 bis 0.7 mm) ist ein wenig über doppelt so groß als der von einer kleinen, wenig muskulösen Lippe überragte Mundsaugnapf (0.28 bis 0.33). Auch die von LOOSS (22, 23) beschriebene „Abflachung resp. Anshöhlung“ der Bauchfläche ist bei den mir vorliegenden Exemplaren deutlich ausgebildet.

Trotz der Unterschiede zwischen den Maßen, die Looss (23) angibt, und den vorstehenden, unterliegt es keinem Zweifel, daß die hier vorliegende Form als *Sterrhurus fusiformis* (Lhe) anzusprechen ist.

Männlicher Genitalapparat.

Die beiden meist kugeligen, seltener etwas unregelmäßig gestalteten Hoden sind symmetrisch zur Medianebene gelagert, bald knapp, bald ein wenig weiter hinter dem Bauchsaugnapf der Ventralseite stark genähert (Tf. I, Fig. 1 *b*). Gelegentlich kann einer der beiden Hoden infolge Kontraktion aus dieser symmetralen Lage verschoben sein. Ihr Querdurchmesser beträgt ungefähr ein Drittel der Körperbreite und mißt durchschnittlich 0·25 *mm*.

Die Tunica der Testes erscheint strukturlos und läßt weder Kerne noch eine ihr aufliegende Muskulatur erkennen. Von der Ventralseite der Hoden, ungefähr in der Medianebene derselben, gehen die Vasa efferentia aus, die dorsal vom Bauchsaugnapf nach vorne verlaufen und sich knapp vor der Vesicula seminalis zu einem kurzen Vas deferens vereinigen.

Die Wand der Samenleiter ist sehr zart, färbt sich ebenso wie die der Hoden mit Hämatoxylin dunkel und zeigt wenige, fast spindelförmige Kerne mit einem deutlichen Nukleolus, die in das Lumen der Samenleiter vorgewölbt sind. Die Muskulatur des Vas efferens besteht aus einer sehr zarten Ringmuskellage, welche von einer etwas stärkeren Längsmuskulatur überlagert wird. Der Durchmesser der Samenleiter, die an ihrer Abgangsstelle von den Hoden etwas breiter sind, beträgt 0·005 *mm*; doch kann stellenweise eine Erweiterung eintreten.

Die mächtig ausgebildete Samenblase (Taf. I, Fig. 2 *vs*) liegt dorsal zwischen den beiden Darmschenkeln größtenteils vor dem Bauchsaugnapf, nur ihr hinterster Abschnitt über dem vorderen Drittel des Bauchsaugnapfes. Die Vesicula seminalis erscheint bei *Sterrhurus fusiformis* meist stark erweitert und ungeteilt; sie verjüngt sich nach vorne, macht eine S-förmige Krümmung und geht, sich ventralwärts wendend, in den Genitalendapparat über. Bei *Leithochirium rufoviride* hingegen erscheint die Vesicula seminalis durch eine an der Ventralseite besonders tief gehende Einschnürung in zwei Abschnitte geteilt, von welchen der hintere weitaus umfangreicher ist.

Das Vas deferens mündet etwas ventral nahe dem Hinterende der Vesicula seminalis ein. Besondere Vorrichtungen, die als Ver-

schlußapparat fungieren könnten, wie einen solchen Looss (18) von *Distomum folium* zeichnet und beschreibt, sind an der Einmündungsstelle nicht ausgebildet. Die Wand der Vesicula seminalis enthält wenig flachgedrückte Kerne. Die Muskulatur, die anscheinend nur aus Ringmuskelfasern besteht, ist an dem verschmälerten Vorderende bedeutend stärker ausgebildet und nimmt gegen das Hinterende zu an Stärke ab. Stärker ist die Muskulatur der Vesicula seminalis bei *Lecithochirium rufoviride* ausgebildet, indem besonders am vorderen Ende zahlreiche starke Ringmuskeln vorhanden sind, die an der Ventralseite der Einschnürungsstelle am mächtigsten ausgebildet erscheinen.

Bei der von PRATT (35) untersuchten Form bilden die Vasa efferentia ein Vas deferens, während bei *Hemivurus crenatus* nach LANDER (12) jedes Vas efferens für sich in die Vesicula seminalis einmündet. Die von LANDER (12, Taf. III, Fig. 28) beschriebenen und auch gezeichneten „numerous small flattened nuclei“ dürften, wie aus seiner Zeichnung zu ersehen ist, die Querschnitte der oben erwähnten Ringmuskelfasern sein.

Weibliche Genitalorgane.

Die weiblichen Genitalorgane sind in bedeutend höherem Grade Lageveränderungen infolge Kontraktion ausgesetzt als die männlichen. Sie liegen bald vor, bald hinter der Grenze der vorderen und hinteren Körperhälfte, bald rechts oder links, seltener in der Medianebene. Die Dotterstöcke können bisweilen so stark gedreht sein, daß man von der Ventralseite aus nicht ein Flächenbild, sondern eine Seitenansicht derselben bekommt. Das Ovarium ist kugelig oder schwach oval, etwas größer als die Hoden und mißt im Durchmesser 0·29—0·33 mm. Der Bau der Ovarialwand ist ganz gleich dem der Hodenwand. An der dem Hinterende zugekehrten Seite befindet sich eine „buckelförmige Erhebung“, von welcher der Ovidukt ausgeht (Taf. I, Fig. 6).

Es lassen sich im Ovarium zweierlei Zellen unterscheiden. 1. Finden sich kleine Zellen, die überall im Ovarium meist zu mehreren nebeneinander vorkommen; sie zeigen um den Kern nur eine geringe Plasmamenge, die oft von der benachbarten Zelle nicht deutlich abgegrenzt ist. Die ruhenden Kerne dieser Zellen sind nach vorgenommener Tingierung infolge zahlreicher Chromatinkörnchen dunkel gefärbt und zeigen eine dunkel tingierte Kernmembran; auch ein Nukleolus ist deutlich wahrnehmbar. Der

Durchmesser dieser Kerne beträgt 0.003 *mm*. Diese Zellen dürften meiner Ansicht nach als Oogonien anzusprechen sein, da ihr Aussehen im großen und ganzen den von SCHUBMANN (41) und SCHLEIP (39) geschilderten Verhältnissen entspricht. Gelegentlich lassen sich auch eine schleifenförmige Anordnung der Chromatinsubstanz dieser Oogonien und darauf folgende mitotische Teilungsstadien ihrer Kerne erkennen. Die Teilungsstadien waren entsprechend der verschiedenen Lagerung der Oogonien an verschiedenen Stellen auch im Innern des Ovariums zu finden; denn es ist bei dieser Form in den mir vorliegenden Altersstadien ein eigentliches kontinuierliches Keimlager nicht mehr zu erkennen.

2. Finden sich Zellen, die als Oozyten I. Ordnung anzusprechen sind und alle Entwicklungsstadien bis zur Bildung der Richtungs spindle erkennen lassen. Die jungen Oozyten unterscheiden sich von den Oogonien durch ihre verhältnismäßig größere Plasmamenge. Weitaus die meisten Oozyten scheinen in dem Stadium zu stehen, in welchem der Kern das „scheinbar postsynaptische Kerngerüst“ (SCHLEIP, 39) zeigt, der Nukleolus läßt sich deutlich erkennen, das Chromatin hingegen erscheint reduziert und „unregelmäßig in Körnchen oder kürzere Stränge verteilt“ (SCHLEIP). Die Keimbläschen messen in diesem Stadium 0.0068 *mm*, die Eizellen 0.009 *mm*.

Ein besonders auffälliges Verhalten zeigen die in der „buckelförmigen Erhebung“ des Ovariums zusammengedrängten Keimzellen; sie nehmen Eosin stark an und werden auch von Eisenhämatoxylin dunkel tingiert. Das Chromatin erscheint bedeutend vermehrt und ist in unregelmäßige, größere und kleinere Chromatinstücke zerlegt; in vielen Fällen erscheinen Kernmembran und Nukleolus aufgelöst, ein Verhalten, aus dem sich schließen läßt, daß sich diese Zellen in dem Stadium vor Bildung des ersten Richtungskörperchens befinden. Auffallend in dem Plasma dieser Eizellen ist das Auftreten mehrerer großer, meist halbmondförmig gestalteter Gebilde, die von Eisenhämatoxylin gleichmäßig dunkel gefärbt werden.

Verhältnismäßig selten sind im Ovarium degenerierte Eizellen, die das von SCHUBMANN (41) und SCHLEIP (39) geschilderte Verhalten zeigen. Follikelzellen, wie sie SCHLEIP bei *Planaria gonoccephala* erwähnt, konnte ich nicht auffinden. Auch SCHUBMANN erwähnt bei *Fasciola hepatica* keine Follikelzellen. Gelegentlich finden sich in der zwischen den einzelnen Eizellen gelegenen faserigen Masse einzelne dunkle Granula, die wahrscheinlich von zerfallenen Oozyten herrühren.

Die reifenden Eizellen, die in der „buckelförmigen Erhebung“ und in der Nähe derselben zu einer von den übrigen Eizellen gesonderten, deutlich unterscheidbaren Masse zusammengedrängt sind, werden durch Fortsätze, die von der Wand des Ovariums ausgehen und sich im Innern des Ovariums zwischen den Keimzellen verlieren, von den übrigen Keimzellen abge sondert. Diese Einrichtung hat bereits JUEL (11) gesehen und als „eine Art Gerüstsubstanz“ gedeutet, während LOOSS (18, pag. 201) sie für „Bahnen, auf denen die reifenden Eizellen gleichmäßig und sicher der Mündung des Keimganges zugeführt werden sollen“, hält.

An der dem Hinterende zugekehrten Wand des Ovariums liegen knapp angelagert Receptaculum seminis und der Schalen drüsenkomplex.

Das Receptaculum seminis ist länglich oval und liegt mit seiner längeren Seite dem Ovarium an; je nach dem Füllungs zustande variiert es in seinen Größendimensionen; durchschnittlich betragen die Maße $0\cdot072\text{ mm}$ und $0\cdot117\text{ mm}$, die größten $0\cdot12$ und $0\cdot2\text{ mm}$. Der Bau des Receptaculums entspricht dem von JUEL (11) und LANDER (12) beschriebenen. So befindet sich in dem eigentlichen Receptaculum seminis, dem „äußeren Reservoir“ JUELS, ein kleinerer birnförmiger Abschnitt, das „innere Reservoir“, dessen breiteste Stelle (auf die größten obenerwähnten Maße bezugnehmend) $0\cdot05\text{ mm}$ mißt (Taf. I, Fig. 5, *rsi*). An der der Mündung des Ausführungsganges des Receptaculums gegenüberliegenden Wand, die dem Ovarium zugekehrt ist, befindet sich eine Öffnung (Taf. I, Fig. 5, *o*), durch welche das „innere Reservoir“ mit dem übrigen Hohlraum des Receptaculums in Verbindung steht. Die Länge des „inneren Reservoirs“ beträgt $0\cdot092\text{ mm}$. Die Wand des Receptaculums läßt keine besondere Struktur, aber gelegentlich wenige, flachgedrückte Kerne erkennen. Die Wand des „inneren Reservoirs“ kommt der Wand des „äußeren Reservoirs“ an Stärke gleich und wird ebenso wie diese dunkel tingiert; die Wand nimmt von der Stelle der Verschmälerung des „inneren Reservoirs“ an allmählich an Dicke zu und erreicht an der Durchtrittsstelle durch die Wand des Receptaculums die Dicke der Wand des Ausführungsganges (Taf. I, Fig. 5). Auch die Wand des „inneren Reservoirs“ läßt Kerne erkennen, die in ihrem Habitus den Wandkernen des Receptaculums vollständig gleichen. Eine Muskellage ist weder an der Wand des „äußeren“ noch des „inneren Reservoirs“ ausgebildet.

Der Inhalt des „äußeren Reservoirs“ besteht aus einer bald kompakteren, bald lockereren Plasmamasse, die von mehr oder

weniger scharf begrenzten Hohlräumen durchsetzt ist. Den Hauptbestandteil dieser „protoplasmatischen Gerüstsubstanz“ — wie JUEL (11) diese Plasmamasse bezeichnet — bilden, wie LOOSS (18) vermutet und ODHNER (32) durch seine Untersuchungen nachgewiesen hat, zerfallene Spermafäden und Keimzellen, die allmählich einer Resorption unterliegen. Es zeigen sich auch in meinem Falle in dieser Plasmamasse, ebenso in den Hohlräumen kleine Granula, Dotterkügelchen, Keimzellen und Spermatozoen; sowohl Spermafäden wie Keimzellen befinden sich in einem mehr oder weniger weit vorgeschrittenen Stadium der Auflösung.

Dieses sogenannte „innere Reservoir“ dürfte meiner Ansicht nach die Aufgabe haben, wie aus seinem Bau hervorgeht, gleich einem Ventil zu wirken und den Austritt des Inhalts des Receptaculum in den Ausführungsgang zu verhindern. Es zeigt sich nämlich, daß in dem „inneren Reservoir“ nie jene Plasmamasse sich vorfindet, sondern nur intakte Spermatozoen resp. Keimzellen. Der besondere Bau des Receptaculum dürfte ein Beweis für die jetzt allgemein anerkannte LOOSSsche Ansicht sein, daß „die bei der Befruchtung nicht verwendeten Samenfäden gemeinsam mit anderen, nicht mehr verwendbaren Produkten, so unreifen Eizellen und Dotterkügelchen, wenn ein LAURERSEHER Kanal fehlt“ — was ja für unseren Fall tatsächlich zutrifft — „in dem Receptaculum aufbewahrt werden, wo sie dann resorbiert werden“.

ODHNER betrachtete zuerst „das innere Reservoir“ als einen Hohlraum in der zerfallenen Spermamasse (32), welche Auffassung er aber in seiner Arbeit über Didymozoon (33) berichtigte; er faßt das „innere Reservoir“ als das eigentliche Receptaculum auf, sagt jedoch, daß das „äußere Reservoir“ keine eigenen Wandungen besitze, sondern durch die in das umgebende Parenchym ausgetretene Spermamasse, durch deren Zerfall die protoplasmatische lakunenhaltige Gerüstsubstanz entstanden sei, vorgetäuscht werde.

Was das sogen. „äußere Reservoir“ betrifft, so muß ich bemerken, daß bei den mir vorliegenden Exemplaren eine eigene Wand des „äußeren Reservoirs“ deutlich ausgebildet ist (zumal es mir gelang, das Receptaculum durch Zupfen herauszupräparieren), welche die zerfallene Spermamasse umschließt. Daß diese Wand durch umliegende Parenchymzellen gebildet werde, ist wohl nicht anzunehmen, da die einzelnen Parenchymwände im Laufe des Wachstums in einem gewissen Grade der Auflösung anheimgegeben sind. Ich betrachte somit das „äußere Reservoir“ als das eigentliche Receptaculum.

Das „innere Reservoir“ könnte man sich durch einen Einstülpungsprozeß des Ausführungsganges des Receptaculum entstanden denken, eine Auffassung, die auch von LANDER vertreten wird.

Der Ausführungsgang des Receptaculum, der, wie erwähnt, die direkte Fortsetzung der Wand des „inneren Reservoirs“ bildet, mündet nach kurzem und geradem Verlaufe in den Ovidukt ein; sein rundlicher Querschnitt mißt $0\cdot014\text{ mm}$; die Wand zeigt eine anscheinend fibrilläre Struktur und ist $0\cdot005\text{ mm}$ dick; sie enthält $0\cdot0045\text{ mm}$ große, länglich ovale Kerne.

Die Schalendrüsen, die zu einem länglich-ovalen, $0\cdot11$ bis $0\cdot071\text{ mm}$ messenden Komplex vereint sind, sind birnförmig und liegen dicht um den Ootyp herum (Taf. I, Fig. 6, *sa dr*). Das verschmälerte Ende der Drüsen, der Ausführungsgang, tritt durch die Wand hindurch in das Lumen des Ootyps. Der Durchmesser des breiten Endes einer solchen Schalendrüsenzelle beträgt durchschnittlich $0\cdot018\text{ mm}$, die Länge variiert. Die Kerne sind kugelig oder oval, bläschenförmig und zeigen einen deutlichen Nukleolus; die Größe eines solchen Kernes beträgt $0\cdot0055\text{ mm}$. Das Plasma dieser Zellen, das eine faserige Struktur zeigt, umgibt den Kern und entsendet einzelne Stränge zu einem Wandbelag, so daß auf diese Art auf Schnitten sternförmige Figuren des Plasmas entstehen, in deren Zentrum der Kern liegt (Taf. I, Fig. 6, *sa dr*). Das Plasma hebt sich deutlich von der in den Zwischenräumen gelegenen Substanz ab, die als Sekret des Plasmas anzusehen ist.

Die paarigen Dotterstöcke (Taf. I, Fig. 1, *dst*) liegen dem Ovarium knapp an, gewöhnlich ventral von demselben, gelegentlich aber stark verschoben. Sie bestehen aus 7 Schläuchen, die sich gegen ihre Vereinigungsstelle zu verschmälern, an ihrem freien Ende aber verdickt und gelegentlich gegabelt sind; die einzelnen Schläuche sind ziemlich stark gewunden und erreichen eine beträchtliche Länge; ihre durchschnittliche Dicke, die auch bei dem einzelnen Individuum ziemlich stark variiert, beträgt $0\cdot09\text{ mm}$.

Von den Dotterstöcken geht je ein kurzer Dottergang aus, die sich zu einem unpaaren Abschnitt vereinigen, der nach kurzem Verlaufe in den Ovidukt einmündet (Taf. I, Fig. 6, *dst g*). Die Wand der Dotterstöcke ist zart, strukturlos und läßt weder Kerne noch eine ihr aufliegende Muskulatur erkennen.

Der weitaus größte Teil der Dotterstöcke ist von kugeligen, gelegentlich durch gegenseitigen Druck polygonal gewordenen reifen Dotterzellen ausgefüllt; diese besitzen eine zarte Membran und einen meist deformierten Kern, der dann weder Chromatin-

stücke noch einen Nukleolus deutlich erkennen läßt. Zahlreiche Dotterkügelchen, die ungefähr um ein Drittel kleiner sind als die Kerne, erfüllen den restlichen Teil der Zelle und verdrängen das Zellplasma fast vollständig, so daß dieses auf ein feines Netzwerk zwischen den Dotterkügelchen beschränkt ist. Der Durchmesser der Dotterzellen beträgt $0\cdot01\text{ mm}$, jener der Kerne $0\cdot003\text{ mm}$. Das Plasma der reifen Dotterzellen scheint infolge Verbrauch auf ein Minimum reduziert und auch der Kern zeigt ein Aussehen, welches schließen läßt, daß er in Auflösung begriffen ist. In den Dottergängen und kurz vorher löst sich die Zellmembran der Dotterzellen auf, so daß die Dotterkügelchen daselbst frei werden; seltener hingegen trifft man freie Kerne der Dotterzellen an. Außerdem finden sich in den Dotterstöcken noch junge, unreife Dotterzellen, die kleiner und plasmareicher sind als die reifen und sich deshalb dunkler färben; ihr Kern ist etwas größer, bläschenförmig und zeigt deutlich Chromatinbestandteile und Nukleolus. Die Dotterkügelchen der unreifen Dotterzellen sind kleiner als die der reifen und nicht in so großer Anzahl vorhanden. Reife und unreife Dotterzellen sind anscheinend nicht an bestimmten Stellen lokalisiert, sondern treten allerorts auf. Als dritte Art kommen im Dotterstocke noch Zellmassen vor, die bald in größerer Menge angehäuft, bald mehr vereinzelt sind; diese besitzen ein ziemlich dunkel tingierbares Plasma und Kerne, die den Kernen der unreifen Dotterzellen gleichen. Diese Zellmassen sind als Keimlager der Dotterzellen aufzufassen, das hier, entsprechend den Verhältnissen im Ovarium, nicht einheitlich auftritt, sondern an verschiedenen Stellen ausgebildet erscheint. Vielleicht kann man eine Erklärung für dieses eigentümliche Verhalten finden, wenn man annimmt, daß das Keimlager ursprünglich in kontinuierlicher Lage vorhanden war, aber im Laufe der Entwicklung in einzelne Abschnitte zerfiel. Die Dotterkügelchen zeigen eine bräunliche Färbung, nehmen weder Eosin noch Hämatoxylin an, erscheinen aber mit Toluidinblau grünlich, mit Eisenhämatoxylin schwarz gefärbt. Ein Dotterreservoir ist nicht ausgebildet.

Der Ovidukt geht von der buckelförmigen Erhebung des Ovariums aus; er verläuft in seinem Anfangsteil gerade, nimmt hier den Gang des Receptaculums auf und bildet dann eine halbkreisförmige Biegung, an deren Höhepunkt der unpaare Dottergang einmündet (Taf. I, Fig. 6). Der Ovidukt geht sodann ohne scharfe Grenze in den Ootyp über, welcher ungefähr parallel zum Anfangsteil des Oiduktes verlaufend durch den Schalendrüsenkomplex hindurchtritt. Es bilden somit Ovidukt und Ootyp eine ungefähr hufeisen-

förmige Schlinge, die in den Uterus übergeht (Taf. I, Fig. 6). Im Ovidukt fehlt eine besondere Verschlussvorrichtung gegen das Ovarium hin; auch ein besonderer Befruchtungsraum ist nicht ausgebildet. Der Ootyp unterscheidet sich von dem Oividukte nur durch seine geringere Wanddicke und ein etwas erweitertes Lumen. Der Durchmesser des Ganges des Receptaculum und jener des Oividuktes sind ungefähr gleich groß, der des Ootyp ist etwas größer ($0\cdot017\text{ mm}$). Die Wand dieser Genitalgänge zeigt eine längsfibrilläre Struktur und verhältnismäßig zahlreiche Kerne. Eine Bewimperung des Oividukts, wie sie Looss beschreibt, konnte ich nicht auffinden. Die Ringmuskulatur, die an allen diesen Gängen ausgebildet ist, konnte ich wegen ihrer Zartheit nur stellenweise erkennen; sie scheint nicht besonders dicht und erstreckt sich auch auf die Ausbuchtung des Ovariums.

Der Ootyp geht ebenfalls ohne scharfe Grenze in den Uterus über; der Uterusanfangsteil ist dünn ($0\cdot03\text{ mm}$), enthält nur ein bis zwei Lagen von Eiern, nimmt aber in seinem weiteren Verlaufe an Dicke immer mehr zu, so daß gelegentlich eine 8—10fache Lage von Eiern auftritt. Sein durchschnittlicher Durchmesser beträgt an solchen Stellen $0\cdot012\text{ mm}$. Mit der Masse der Eier hängt auch die Färbung des Uterus zusammen, der in seinem Anfangsteil farblos, dann gelblich und bei großer Anhäufung von Eiern bräunlich erscheint.

Im Anfangsteil des Uterus finden sich zahlreiche Spermatozoen, die durch eine lange Strecke hindurch das Lumen vollständig erfüllen; dieser Abschnitt, von Looss als Receptaculum seminis uterinum bezeichnet, wurde auch von JUEL (11) und LANDER (12) konstatiert und es scheint, daß er bei allen *Malacocotylea* in diesem Sinne differenziert ist.

Die Wand des Uterus ist dünn und zeigt an der Innenseite einen dünnen Plasmabelag, der gelegentlich etwas stärker ist, stellenweise aber ganz rückgebildet erscheint. Dieser Belag zeigt eine körnigfaserige Struktur und führt keine Kerne. An der Außenseite befindet sich eine sehr zarte, wenig dichte und nur stellenweise erkennbare Ringmuskulatur. Das Metraterm (Taf. I, Fig. 3, *m*) unterscheidet sich histologisch von den anderen Partien des Uterus; es zeigt an der Innenseite einen Plasmabelag, der in den zwei ersten Dritteln eine glatte Oberfläche besitzt, im Endabschnitt, dem letzten Drittel, aber in zahlreiche Papillen zerteilt ist. Die Muskulatur ist in diesem Abschnitt sehr kräftig ausgebildet und besteht aus einer Ringmuskellage, die von einer etwas schwächeren Längsmuskellage bedeckt wird.

Receptaculum seminis und Vagina sind von einer der Subkultika ähnlichen Schichte, die zahlreiche Kerne enthält und eine ziemlich dicke, kontinuierliche Lage bildet, umgeben; auch an anderen Teilen des Uterus ist diese Schichte zu erkennen.

Die Eier von *Sterrhurus fusiformis* sind gelblich gefärbt und oval geformt; ihre Dimensionen betragen 0.023 *mm* und 0.018 *mm*. Die Eier von *Lectiochirium rufoviride* sind etwas schmaler, sie messen 0.02 *mm* und 0.012 *mm*. Ein Deckel ist bei beiden Formen nicht ausgebildet.

Genitalendapparat. (Taf. I. Fig. 2, 3, 4.)

Der Ausführungsgang der Vesicula seminalis geht in eine 0.09 *mm* lange Pars prostatica (*p pr*) über; der Verschluss der Vesicula seminalis gegen die Pars prostatica wird durch konische Papillen (Taf. I, Fig. 3, *sp*), die an der Grenze der Vesicula seminalis stehen und in das Lumen der Pars prostatica hineinragen, gebildet. Die Pars prostatica wird von einem dichten Mantel zahlreicher, einzelliger Prostatadrüsen (*pr dr*) umschlossen, deren Ausführungsgänge durch die Wand hindurchtreten und das Lumen der Pars prostatica mit dem zu konischen Papillen erhärteten Sekrete dieser Drüsen erfüllen (Taf. I, Fig. 3, *drs*). In vielen Fällen ragen diese Sekretpapillen, die an der Grenze der Pars prostatica stehen, in das Lumen des darauf folgenden blasigen Hohlraumes hinein (*de*), der kugelförmig aufgetrieben ist und in einen kurzen Gang übergeht, welcher nach Looss (23) als Äquivalent des Ductus ejaculatorius zu betrachten ist. Es scheint mir zweifelhaft, ob man diesen „blasigen Hohlraum“ mit Recht als einen eigenen Abschnitt des Genitalendapparates auffassen kann, ob er nicht doch als ein Teil des Ductus ejaculatorius anzusprechen ist, da die Länge des „als Äquivalent des Ductus ejaculatorius zu betrachtenden Ganges“, nach den mir vorliegenden Fällen zu schließen, nicht konstant zu sein scheint, sondern abhängig von dem Grade der Auftreibung des „blasigen Hohlraumes“ ist, indem bei stärkerer Ausdehnung sich die Länge des Ganges verringert; so stellt zum Beispiel Fig. 3, Taf. I einen Fall vor, in welchem der Gang fast gänzlich in den „blasigen Hohlraum“ einbezogen ist. Auch ist bei beiden Abschnitten die Ausbildung der Muskulatur und der histologische Aufbau der gleiche (siehe unten). Von der Ventralseite her tritt nun das Metraterm hinzu, das mit dem Endabschnitte des Ductus ejaculatorius vereint den Sinus genitalis (*sg*) bildet. Letzterer

ist 0·07 mm lang und mündet direkt durch die Genitalöffnung (*go*) nach außen.

Ein Cirrussack fehlt, wie LOOSS (23) angibt, wird aber durch einen Muskelschlauch von birnförmiger Gestalt ersetzt (*ci*). Ein Genitalvorraum und eine Papille, an deren Spitze der Sinus genitalis ausmündet, wie es ODBNER (32) bei *Deroogenes variicus* schildert, fehlt hier.

Zu beiden Seiten der Prostata liegt je ein großer Komplex von Drüsenzellen (Taf. I, Fig. 2, 4, *sdr*), die sich von den Prostata-drüsen durch bedeutendere Größe und längere Ausführungsgänge unterscheiden, welche durch den Cirrussack hindurchtreten, die Wand des Sinus genitalis durchbohren und in denselben einmünden. Ich bezeichne diese Drüsen, die meines Wissens noch nicht beschrieben wurden, als Sinusdrüsen (*sd*). Bei *Lecithochirium* fehlen diese Drüsen. Auch LOOSS (23) wurde auf das eigentümliche Verhalten dieser Drüsen aufmerksam, indem er mehrere distinkte Drüsengruppen erkannte; auch das verschiedene Verhalten der Ausführungsgänge schilderte er; er beschrieb Ausführungsgänge, die über die Blase hinweglaufen und solche, die an den hintersten Teil der Blase herantreten. Die ersteren sind die Ausführungsgänge der Sinusdrüsen, die letzteren die der eigentlichen Prostatazellen.

Der histologische Bau der männlichen Leitungswege stimmt mit dem bei den übrigen Trematoden überein. Es findet sich an der Innenseite einer dunkel sich färbenden Membran ein plasmatischer Belag, der ebenso wie jener des Metratems in feine Zäpfchen zerteilt ist (Taf. I, Fig. 3, *plb*). In der Pars prostatica ist dieser Belag verhältnismäßig zart, nimmt aber in seinem weiteren Verlauf an Dicke zu und setzt sich im Sinus genitalis bis knapp zur Genitalöffnung hin fort: diese Auskleidung ist von der Körperkutikula, die ein ganz kurzes Stück in den Sinus genitalis übergreift, ziemlich scharf geschieden. Die Muskulatur ist kräftig und besteht aus einer der Eigenmembran aufliegenden Ringmuskellage (Taf. I, Fig. 3, *rm*), über welcher sich eine wohlausgebildete Längsmuskelschicht (*lm*) befindet. Diese beiden Muskelschichten sind auch in dem „blasigen Hohlraume“, für welchen LOOSS (23) ein Fehlen der Muskulatur angibt, ausgebildet. Besondere Muskelschichten sind noch um den Endabschnitt der Vesicula seminalis entwickelt; es finden sich nämlich hier durch eine kurze Strecke hindurch über beiden erstgenannten Muskellagen kräftige und zahlreich entwickelte, radiär angeordnete Muskeln (Taf. I, Fig. 3, *ram*), die eine ziemlich dicke Lage um diesen Endabschnitt bilden: über diesen

findet sich außerdem noch eine Lage von Längsmuskeln (lm_1), die an Stärke den anderen Längsmuskeln des Genitalendapparates gleichkommt. Eine solche radiäre Muskulatur um den Endabschnitt der Vesicula seminalis wurde auch von LANDER bei *Hemirurus crenatus* beschrieben.

Der Cirrussack wird durch einen Muskelschlauch (ci) ersetzt, dessen Muskelzüge sich am Beginne des Sinus genitalis knapp bei der Genitalöffnung inserieren und über den Ductus ejaculatorius hinweg verlaufend am Beginne der Pars prostatica anheften; außerdem sind noch Muskelbündel vorhanden, die pinselförmig an der Körperwand mehr oder weniger in der Nähe der Genitalöffnung beginnen und dann an den Muskelschlauch herantreten, ein Verhalten, das ganz mit dem von LOOSS (23) geschilderten übereinstimmt. Um die Genitalöffnung herum ist eine kräftige Lage von Ringmuskeln angeordnet (rm_1), die besonders an der dem Bauchsaugnapfe zugekehrten Seite kräftig entwickelt sind.

Der Hohlraum des Cirrussackes ist von einem der Subkutikularschichte gleichenden Parenchym erfüllt, das zahlreiche den Subkutikularernen gleichende Kerne enthält. Auch der Genitalendapparat ist von einer solchen Subkutikularschichte umkleidet, wie sie auch andere Organe umgibt.

Die Prostatadrüsen (Taf. I, Fig. 2, 3, 4, $pr dr$) sind birnförmig und haben kurze Ausführungsgänge, die in die Pars prostatica einmünden. Der verbreiterte Abschnitt einer solchen Drüse mißt durchschnittlich 0.02 mm in der Breite und 0.029 mm in der Länge. Der Kern liegt meistens median in der Nähe des hinteren Endes des verbreiterten Abschnittes. Der histologische Bau dieser Drüsen ist ganz gleich jener der Schalendrüsen. Die obenerwähnten Sekretpapillen (drs) sind als erhärtetes Sekret dieser Drüsen aufzufassen.

Die Sinusdrüsen (Taf. I, Fig. 2, 4, sdr) sind über doppelt so groß als die Prostatadrüsen und haben viel längere Ausführungsgänge, die oft das 3—5fache der Länge des Zellkörpers erreichen können. Ihr Kern ist ebenfalls größer (0.068 mm) und zeigt einen deutlichen Nukleolus; auch sind diese Drüsen bedeutend plasmareicher, zeigen aber in der Anordnung des Plasmas ein den Schalen- und Prostatadrüsen ganz ähnliches Verhalten. Das Sekret der Sinusdrüsen ist bedeutend grobkörniger und tingiert sich deutlich mit Eosin. Bei manchen Individuen war der Sinus genitalis, in welchen, wie oben erwähnt, die Drüsen einmünden, vollständig von deren Sekret erfüllt.

In der Plasmaschichte des Ductus ejaculatorius fand ich bei mehreren Exemplaren an der gleichen Stelle einen deutlichen, bläschenförmigen Kern (Taf. I, Fig. 3, *k*), der einen dunkelgefärbten Nukleolus aufwies und verhältnismäßig groß war. In seinem ganzen Habitus glich er am ehesten einem Parenchymkern. Über seine Bedeutung bin ich vollständig im unklaren.

Verdauungssystem.

Das Verdauungssystem zeigt den für die *Hemivridae* charakteristischen Bau. Die Darmschenkel sind stellenweise infolge Anhäufung des Inhaltes blasenförmig aufgetrieben und erreichen an solchen Stellen das 4—5fache des normalen Durchmessers.

Auch die Anordnung der Muskulatur stimmt mit den von JUEL bei *Apoblemma excisum* und von LANDER bei *Hemivurus crenatus* beschriebenen Verhältnissen überein. Zu erwähnen wäre, daß die Muskulatur des Ösophagus stärker ausgebildet ist, als die der beiden Darmschenkel. Die Kutikula, die Mundsaugnapf, Pharynx und Ösophagus auskleidet, setzt sich auch auf den Anfangsteil der beiden Darmschenkel fort.

Die Darmwand wird von hohen Zellen ausgekleidet, deren Grenzen nur in den seltensten Fällen zu erkennen sind. Das Plasma dieser Zellen, das gegen das Lumen zu in zahlreiche feine Fäden ausgezogen erscheint (Taf. I, Fig. 7), färbt sich an der Basis intensiver und nimmt gegen das Lumen zu an Intensität der Färbung ab; seine Struktur ist deutlich faserig. Jede Darmzelle zeigt einen 0·003 *mm* großen, meist rundlichen Kern, der gelegentlich aber etwas deformiert erscheinen kann. Die Kerne liegen gewöhnlich an der Basis der Zellen, können aber bisweilen etwas mehr gegen das Lumen zu verlagert sein; sie tingieren sich in den meisten Fällen dunkel. Die Höhe der Darmzellen ist ziemlich variabel (0·007—0·015 *mm* und darüber hinaus). So erscheint an den blasenförmig aufgetriebenen Stellen das Epithel bedeutend niedriger, oft kaum höher als der Durchmesser der Kerne beträgt; diese selbst sind infolge Dehnung der Wand weit voneinander entfernt. Histologisch verschieden von dem übrigen Teil der Darmschenkel ist eine kurze, auf den noch mit Kutikula versehenen Abschnitt folgende Partie der beiden Darmschenkel, indem hier die Zellen bis an ihre Basis in zahlreiche feine Plasmafäden zerteilt sind, die infolge ihrer beträchtlichen Länge das ganze Darmlumen erfüllen.

LANDER fand in dem Darmepithel keine Kerne, wohl aber kernähnliche, dunkelgefärbte Körperchen, welche in mehreren Fällen

zwischen den Zellen gelegen waren. Sie waren in Kontakt mit der Basalmembran oder mittelst eines Stieles mit derselben verbunden. Er hält sie nicht für Kerne der Darmzellen, sondern für Kerne von Zellen des Wirtstieres, die in den Darmtrakt hineingekommen sind. Es ist höchst wahrscheinlich, daß diese Deutung irrtümlich ist und LANDERS „nucleus-like bodies“ nichts anderes sind, als die Kerne des Darmepithels.

Auch der Anfangsteil des Darmtraktes ist von einer der Subkutikularschichte gleichenden Schichte umgeben.

Exkretionssystem.

Das Exkretionssystem besteht, wie bekannt, aus dem am Hinterende ausmündenden und in zahlreichen Windungen bis zu den beiden Hoden verlaufenden Hauptstamm und zwei Ästen, die sich dorsal vom Mundsaugnapf zu einer Schlinge vereinigen (Fig. 1, Taf. I. *exb*).

Die Wand des unpaaren Abschnittes ist zum großen Teil vielfach in unregelmäßige Falten gelegt, während der paarige Teil glatte Wände zeigt. Der Durchmesser des ersteren beträgt 0.054 mm , der der letzteren ungefähr die Hälfte. Der hinterste Teil des unpaaren Abschnittes erscheint glatt und unterscheidet sich auch histologisch.

Die Wand der Exkretionsgefäße wird von einer zarten, anscheinend hyalinen und dunkel tingierbaren Membran gebildet, an deren Innenseite sich ein schwach gefärbter Belag, der nicht in kontinuierlicher Schichte ausgebildet ist, befindet; er erscheint bald dicker, bald dünner, mehr oder weniger stark zerfasert und macht so den Eindruck eingetretener, ziemlich starker Mazeration (Taf. II, Fig. 8. *plb*). In dieser Plasmaschichte befinden sich zahlreiche, kugelige, der Wand meist anliegende Kerne, die sich wenig färben; sie sind 0.003 mm groß und besonders im unpaaren Abschnitt zahlreich.

Die Muskulatur des Exkretionssystems, die ich nur am unpaaren Abschnitt deutlich verfolgen konnte, ist ebenso wie im Abdomen in umgekehrter Reihenfolge angeordnet. Es ist eine aus verhältnismäßig wenigen Längsmuskeln (*lm*) bestehende Schichte, die der Wand direkt anliegt, und eine darüberliegende, aus etwas zahlreicheren Ringmuskeln (*rm*) bestehende Lage, ausgebildet. Diese Anordnung der Muskulatur wurde bereits von JUEL und LANDER beschrieben.

Verschieden, wie erwähnt, ist der histologische Bau des oben-erwähnten hintersten Abschnittes, der an dem Abdomen ausmündet. Die Membran, welche einerseits in die Basalmembran des Abdomens direkt übergeht, andererseits mit der Wand des Exkretionsgefäßhauptstammes zusammenhängt, ist ebenfalls dunkel tingiert und anscheinend strukturlos. Die innere Auskleidung, die stärker ausgebildet erscheint, bietet mehr ein der Körperkutikula ähnliches Aussehen und ist ebenso wie diese ohne Kerne. Die Muskulatur ist in derselben Weise angeordnet wie die des Exkretionssystems, doch etwas kräftiger. Während der vordere Abschnitt des Exkretionssystems von dem großmaschigen Körperparenchym umgeben wird, findet sich hier eine mächtig entwickelte Schichte, die in ihrem Verhalten vollständig der Subkutikularschichte des Abdomens gleicht, zahlreiche Kerne enthält und ohne Grenze in die Subkutikularschichte des Abdomens übergeht. An den beiden Übergangsstellen (Taf. II, Fig. 8, *A, B*) ist die Ringmuskulatur verstärkt, so daß sie wie eine Art Sphinkter den Verschluß dieser beiden Stellen bewerkstelligen kann.

Wie aus der Histologie des ganzen vorderen Abschnittes, sowohl des paarigen als auch des unpaaren hervorgeht, ist dieser vordere Abschnitt nach LOOSS als Exkretionsblase zu bezeichnen, während der hinterste Abschnitt (Taf. II, Fig. 8, *re*) nur als ein sekundär eingestülptes Reservoir aufzufassen sein dürfte. Dieses Reservoir ist also nicht dem Exkretionsgefäß zuzurechnen, sondern wäre das eingestülpte Ende des Abdomens. PRATT faßt die Schlinge als „collecting tubules“, den unpaaren Abschnitt als Exkretionsblase auf, während LANDER den letzten Abschnitt als Exkretionsblase, den ganzen vorderen, sowohl den schlingenförmigen als auch den unpaaren, welchen er sich durch Vereinigung des paarigen entstanden denkt, als „collecting tubes“ bezeichnet.

Von den übrigen Teilen des Exkretionsgefäßes konnte ich wegen Mangel an lebendem Material wenig auffinden.

Im Exkretionssystem finden sich zahlreiche, stark lichtbrechende, kugelige Körnchen von durchschnittlich 0.004 mm Durchmesser; außerdem kommen noch in geringerer Menge bedeutend größere (bis zu 0.011 mm) Körnchen vor, die eine stark lichtbrechende Außenschichte und im Inneren einen dunkleren, aus mehreren konzentrischen Schichten bestehenden Kern erkennen lassen.

Nervensystem.

Der Gesamtaufbau des Nervensystems stimmt im allgemeinen mit dem der übrigen Trematoden überein, speziell mit den Angaben

VON BETTENDORF (1) für *Cereariaeum helicis*. Zu beiden Seiten des Pharynx (Taf. II, Fig. 9) liegt je ein mächtig entwickeltes Gehirnganglion (*gc*), das mit dem der anderen Seite durch eine breite, bogenförmige Kommissur (*cphd*), welche dorsal über dem Pharynx hinzieht, verbunden ist. Ventral ist eine zweite bedeutend schwächere Kommissur (*cphv*), die zwischen Mundsaugnapf und Pharynx gelegen ist, ausgebildet. Das Zerebralganglion zeigt in der Mitte eine schwache Einschnürung, durch die es in einen vorderen und hinteren Abschnitt zerfällt. Die vordere Anschwellung, von PRATT als „pharyngeal ganglion“ bezeichnet, liegt an der Übergangsstelle von Pharynx und Mundsaugnapf, der hintere Abschnitt, der etwas größer ist und von PRATT als „superoesophageal ganglion“ bezeichnet wurde, neben der hinteren Hälfte des Pharynx.

Von dem Gehirnganglion gehen vier Nervenpaare nach vorne, korrespondierend damit vier Paare nach hinten. Und zwar gehen von den vorderen Anschwellungen, die durch die subpharyngeale Kommissur verbunden sind, folgende Nervenpaare (aufgezählt von innen nach außen) nach vorne ab. Als schwächstes und kürzestes Paar, die Mundsaugnapfnerven (Taf. II, Fig. 9, *mn*), als nächste folgen die ziemlich stark entwickelten und weiter nach vorne verlaufenden vorderen dorsalen Nerven (*nda*), ferner die vorderen ventralen Nerven (*nva*), die etwas stärker ausgebildet sind als die ersterwähnten und ebenfalls nach kurzem Verlaufe in den Mundsaugnapf eintreten, als äußerstes Paar, die bis an das Vorderende heranreichenden vorderen Lateralnerven (*nla*), die bogenförmig um den Mundsaugnapf herumgehen. Von der vorderen Anschwellung geht noch ein Nervenpaar nach hinten, das dem Ursprung nach mit den Mundsaugnapfnerven korrespondiert, die Pharynxnerven (*nph*), die nicht besonders stark entwickelt sind und nach kurzem Verlaufe in den Pharynx übergehen.

Von der hinteren Anschwellung des Zerebralganglions verlaufen drei Paare von Längsnerven, die im allgemeinen ziemlich kräftig entwickelt sind, nach hinten, und zwar der Medianebene am nächsten die hinteren Dorsalnerven (*ndp*), ferner die weitaus am stärksten ausgebildeten Ventralnerven (*nvp*), schließlich die den Körperseiten am meisten genäherten hinteren Lateralnerven (*nlp*). Ferner konnte ich noch das Auftreten einer lateralen Kommissur (*cl*) feststellen, die die vorderen und hinteren Lateralnerven verbindet und bogenförmig verläuft. Genauere Details über den Verlauf der einzelnen Nervenfasern kann ich wegen Mangel an lebendem Material nicht bringen.

Looss (18) erwähnt bei *Distomum tereticolle* „eine dünne, aber deutliche, subösophageale Kommissur“, die mit der oben erwähnten subpharyngealen Kommissur zu identifizieren sein dürfte. Bettendorf (1) glaubt, daß diese Verbindung mit seinen Pharynxnerven identisch sei, was nach unseren Befunden nicht zulässig ist. Die Histologie des Nervensystems stimmt vollständig mit dem der anderen Trematoden überein.

Parenchym.

Sowohl von *Sterrhurus fusiformis* als auch von *Lecithochirium rufoviride* zeigt das Körperparenchym einen blasigen Aufbau, der sich auf Schnitten als ein unregelmäßiges Netzwerk repräsentiert. Die einzelnen Hohlräume entsprechen nicht immer einer einzelnen Parenchymzelle, sondern in manchen Fällen dürften mehrere solche Hohlräume in den Bereich einer einzelnen Parenchymzelle fallen. Man hat demnach auf Schnitten unter den Parenchym-Fasern, resp. -Wänden zu unterscheiden zwischen a) den Zellwänden, den Wänden der Urparenchymzellen und b) den Plasmawänden, den Resten des Plasmas innerhalb dieser Zellen. Die Plasmawände sind zarter, färben sich schwach rötlich mit Eosin und zeigen keine so regelmäßige Porenbildung. Die Zellwände färben sich schwach mit Delafield-Hämatoxylin und zeigen deutlich bald äußerst feine, bald etwas größere Poren. Sowohl Zellwände, wie Plasmawände weisen eine homogene Grundsubstanz und in ihr verlaufend in vielen Fällen feine mit Hämatoxylin deutlich tingierbare Fibrillen auf, die untereinander anastomosieren und so ein feines Fasernetzwerk bilden; diese Fibrillen dürften wohl als Stützfasern aufzufassen sein. Gelegentlich aber bieten auch Faltenbildungen dieser Wände ein an solche Fibrillen erinnerndes Bild.

Die ovalen, selten länglichen Parenchymkerne, die in verhältnismäßig großer Anzahl auftreten, zeigen einen deutlichen 0·0012—0·002 mm großen Nukleolus und messen 0·0068 bis 0·007 mm im Durchmesser. Sie liegen sowohl Zell- als Plasmawänden an; manchmal aber an der Vereinigungsstelle mehrerer Parenchymwände. Diese letztere Art der Lagerung erinnert an die von JUEL bei *Lecithocladium excisum* geschilderten Verhältnisse; JUEL nimmt an, daß das Netzwerk durch Ausläufer von Zellen gebildet ist, da die Kerne immer „da, wo die Balken des Netzwerkes zusammentreffen“, liegen.

Das Niederschlagsprodukt der in den Parenchymzellen kommunizierenden Flüssigkeit erscheint als ein unregelmäßiges, wenig

tingiertes Netzwerk, das in homogener Grundsubstanz zahlreiche lichtbrechende Granula erkennen läßt.

LANDER beschreibt bei der von ihm untersuchten *Hemirurus*-art eine Lage von Zellen, welche die beiden Darmschenkel von der Höhe der Dotterstöcke an bis zu ihrem Ende wie eine Scheide umgibt. Das Plasma dieser Zellen ist granuliert, die Zellen selbst zeigen einen Kern mit deutlichen Chromatinkörperchen; diese Zellen fehlen bei *Sterrhurus* und *Lecithochirium*.

Die Subkutikularschichte des Somas, die besonders stark im Vorder- und Hinterende, weniger mächtig an den übrigen Stellen entwickelt ist, geht ohne Grenze in die besonders mächtige Subkutikularschichte des Abdomens über. An Stellen stärkerer Entwicklung zeigt die Subkutikularschichte das Bild eines aus verworrenen Fasern bestehenden Bindegewebes, das von einzelnen noch stärkeren Fasern durchzogen wird, an Stellen schwächerer Entwicklung wird das feinere Faserwerk durch das Netzwerk der groben Fasern fast ganz verdeckt.

Die Subkutikularzellen, die nach den Arbeiten BLOCHMANN'S (2) und HEINS (10) als in die Tiefe versenkte Epithelzellen aufzufassen sind, treten besonders an Stellen stärkerer Entwicklung der Subkutikularschichte, vor allem in der des Abdomens, in Nestern von 4—8 Stück auf, während sie an Stellen schwächerer Entwicklung mehr vereinzelt sind. Die rundlichen Kerne dieser Epithelzellen messen 0.0045 mm ; das Plasma ist dunkler gefärbt, doch konnte ich die Zellfortsätze auf meinen Schnitten nicht weiter verfolgen.

Die Subkutikularschichte zieht sich, besonders im Vorderkörper, weit in das Innere des Körpers hinein, so daß man auf Schnitten gelegentlich im Inneren einzelne solche Partien finden kann, ein Verhalten, das die Angaben JUELS, daß im vorderen Körperabschnitte überall solche Zellgruppen (Subkutikularzellen) zu finden seien, erklären dürfte. Die kleinkernigen, unterhalb der Hautmuskelschichte gruppenweise angeordneten Zelihäufen JUELS dürften mit unseren Epithelzellen zu identifizieren sein. Im Widerspruch mit unseren Angaben stehen jene PRATTS, daß bei der von ihm untersuchten Form „subcuticular cells“ im Appendix fehlen.

Die unterhalb der Kutikula gelegene Basalmembran, die sich mit Delafield-Hämatoxylin dunkel färbt und scharf konturiert erscheint, ist sowohl im Soma, als auch im Abdomen, doch in letzterem etwas schwächer ausgebildet. Sie erscheint stellenweise, indem sie Faltenbildungen der Kutikula folgt, gefältelt, besonders im ein-

gestülpten Abdomen, wo es manchmal den Eindruck macht, als ob Fortsätze der Basalmembran in die Kutikula einträten.

Kutikula.

Die Kutikula erreicht am Vorder- und Hinterende des Somas eine Dicke von 0·005 *mm*, an den übrigen Somastellen nur 0·003 *mm*. Die Oberfläche ist von unregelmäßigen Furchen, deren Tiefe jedoch nicht mehr als ein Viertel der Kutikularschichte erreicht, durchzogen. Die Kutikula besteht aus mehreren nicht scharf voneinander getrennten Schichten (Taf. II. Fig. 10, 11. 12. *c*); die äußerste hyaline und sehr zarte Schichte ist nur gelegentlich zu erkennen und stark lichtbrechend. Die nächste ihr folgende Schichte färbt sich mit Hämatoxylin schwach bläulich und erscheint strukturlos. ihre Dicke beträgt ungefähr ein Viertel der Kutikuladicke; diese beiden Schichten sind scharf voneinander getrennt, während der Übergang der zweiten in die innere Schichte ein allmählicher ist; diese innerste Schichte ist die stärkste, mit Eosin schwach rötlich färbbar und von körnig-faseriger Struktur, die sich auf schiefen Schnitten als ein äußerst feines Netzwerk zarter Fibrillen erweist; diese Fibrillen verdicken sich nach außen und innen, so daß es gelegentlich aussieht, als ob an der Innenseite eine weitere besondere Schichte ausgebildet wäre.

Stärker als die Kutikula des Somas ist die des Abdomens ausgebildet; sie erreicht eine Dicke von 0·009—0·011 *mm*. Sie läßt nur zwei Schichten erkennen (Taf. II. Fig. 10. *ca b*), eine innere verhältnismäßig starke, gleichmäßig sich tingierende Schichte von zarter, körnig-faseriger Struktur und eine äußere bedeutend schwächere Schichte, die sich wenig färbt und aus stark lichtbrechenden Körnchen besteht, die schon bei schwacher Vergrößerung zu erkennen sind. Eine scharfe Grenze zwischen diesen beiden Schichten erscheint nicht ausgebildet. An allen mir zur Verfügung stehenden Schnitten erschien diese äußere Schichte wie mazeriert, indem ein äußerer Kontur fehlte und die Schichte mehr oder weniger tief in stark lichtbrechende Körnchen aufgelöst war. Die „homogene und kaum tingierbare Lamelle“, die JUEL an der Kutikula des Abdomens erwähnt, konnte ich auf meinen Präparaten nicht konstatieren, vielleicht daß sie schon mazeriert war.

Zwischen der Kutikula des Somas und des Abdomens besteht eine deutliche scharfe Grenze (Taf. II. Fig. 10), indem einerseits die Kutikula des Abdomens sich viel stärker mit Eosin tingiert, andererseits auch ihre Dicke eine bedeutend größere ist.

An mit Eisenhämatoxylin gefärbten Schnitten von *Lecithochirium rufociride* fanden sich in der Subkutikularschichte des Abdomens knapp unter der Kutikula zahlreiche kugelförmige, scharf konturierte, bis 0.036 mm große Gebilde, die von einer dünnen, stark lichtbrechenden Lamelle umgeben waren; die im Innern gelegene Masse war körnig-faserig und enthielt gelegentlich Vakuolen, meist zahlreiche kleinere, selten eine größere, zentral gelagerte. Einen Zusammenhang dieser Gebilde mit der Kutikula konnte ich nicht auffinden. Das ganze Aussehen dieser Gebilde stimmt mit dem der Kutikula überein, so daß der Gedanke nahe liegt, daß die Substanz dieser Gebilde eine der Kutikula gleiche ist. Ich glaube, daß sie als pathologische Konkretionen aufzufassen sind.

Es gelang mir, in der Kutikula des Somas einige Kerne aufzufinden (Taf. II, Fig. 11); sie sind spärlich und schwer zu erkennen. Die Kerne sind länglich oval, messen 0.003 und 0.0015 mm und lassen einen deutlichen Nukleolus und Chromatinkörnchen erkennen.

Sinneskörperchen sind hauptsächlich auf den vorderen Teil der Ventralfläche und auf die beiden Saugnäpfe beschränkt (Taf. II, Fig. 12); sie zeigen den typischen von BETTENDORF (1) beschriebenen Bau.

Zum Schlusse sei es mir gestattet, einer angenehmen Pflicht nachzukommen und meinem hochverehrten Lehrer Herrn Prof. Dr. K. GROBBEN für die freundliche Überlassung des Arbeitsplatzes und mannigfaltige Unterstützung meinen verbindlichsten Dank auszudrücken.

Insbesondere fühle ich mich Herrn Professor Dr. TH. PINTNER verpflichtet, der mir durch Rat und Tat, sowie durch gütige Überlassung seiner Privatbibliothek bei meiner Arbeit weitgehende Förderung angelehnen ließ.

Tafelerklärung.

<i>ab</i> = Abdomen.	<i>n ph</i> = Pharynxnerv.
<i>act or</i> = Mundsaugnapf.	<i>n r a</i> = Nervus ventralis anterior.
<i>act v</i> = Bauchsaugnapf.	<i>n r p</i> = Nervus ventralis posterior.
<i>b</i> = Basalmembran.	<i>od</i> = Ovidukt.
<i>c</i> = Kutikula.	<i>oe</i> = Oesophagus.
<i>c ab</i> = Kutikula des Abdomens.	<i>ot</i> = Ootyp.
<i>ci</i> = Cirrus.	<i>ov</i> = Ovarium.
<i>cl</i> = Commissura lateralis.	<i>ocz</i> = Eizellen.
<i>c ph d</i> = Commissura pharyngealis dorsalis.	<i>pak</i> = Parenchymkern.
<i>c ph v</i> = Commissura pharyngealis ventralis.	<i>pacm</i> = Parenchymmuskel
<i>cs</i> = Kutikula des Somas.	<i>ph</i> = Pharynx.
<i>d</i> = Darmschenkel.	<i>plb</i> = Plasmabelag.
<i>de</i> = Ductus ejaculatorius.	<i>p pr</i> = Pars prostatica.
<i>drs</i> = Drüsensekret.	<i>pr dr</i> = Prostataadrüsen.
<i>dst</i> = Dotterstock.	<i>re</i> = Reservoir.
<i>dst g</i> = Ausführungsgang der Dotterstücke.	<i>ra m</i> = Radiäre Muskulatur.
<i>dz</i> = Dotterzellen.	<i>rm, rm₁</i> = Ringmuskulatur.
<i>e</i> = Eier.	<i>rs</i> = Receptaculum seminis.
<i>ecb</i> = Exkretionsblase.	<i>rsi</i> = Receptaculum seminis internum.
<i>gc</i> = Zerebralganglion.	<i>sa dr</i> = Schalenrüsen
<i>gdr</i> = Genitaldrüsen.	<i>sch</i> = Subkutikularkerne.
<i>go</i> = Genitalöffnung.	<i>scs</i> = Subkutikularschichte
<i>k</i> = Kern.	<i>scsu</i> = Subkutikularschichte des Uterus.
<i>lm, lm₁</i> = Längsmuskulatur.	<i>scz</i> = Subkutikularzelle.
<i>mt</i> = Metraterm.	<i>s dr</i> = Sinusdrüsen.
<i>n d a</i> = Nervus dorsalis anterior.	<i>sg</i> = Sinus genitalis.
<i>n d p</i> = Nervus dorsalis posterior.	<i>sp</i> = Schließpapillen.
<i>n l a</i> = Nervus lateralis anterior.	<i>t</i> = Testes.
<i>n l p</i> = Nervus lateralis posterior.	<i>u</i> = Uterus.
<i>nm</i> = Mundsaugnapfnerv.	<i>vd</i> = Vas deferens.
	<i>es</i> = Vesicula seminalis.

Tafel I.

Fig. 1. *Sterrhaurus fusiformis* (Lhe) von der Dorsalseite, Abdomen unregelmäßig eingestülpt. Leitz, Obj. I*. Ok. II. Tubuslänge 170 mm.

Fig. 2. Genitalendapparat desselben, Zupfpräparat, von der Ventralseite aus gesehen. Ein Stück des Genitalsinus fehlt. Leitz, Obj. 3. Ok. III. Tubuslänge 170 mm.

- Fig. 3. Genitalendapparat, Sagittalschnitt, Rekonstruktion. Leitz, Obj. 5, Ok. II. Tubuslänge 170 *mm*.
- Fig. 4. Querschnitt durch den Genitalendapparat, geführt in der Höhe der Sinusdrüsen. Leitz, Obj. 6, Ok. II. Tubuslänge 170 *mm*.
- Fig. 5. Längsschnitt durch das Receptaculum seminis; Rekonstruktion. *o* = Kommunikationsöffnung. Leitz, Obj. 6, Ok. II. Tubuslänge 170 *mm*.
- Fig. 6. Rekonstruktion der weiblichen Geschlechtsorgane. Leitz, Obj. 6, Ok. II. Tubuslänge 170 *mm*.
- Fig. 7. Querschnitt durch einen Darmschenkel. Leitz, Obj. 8, Ok. II. Tubuslänge 170 *mm*.

Tafel II.

- Fig. 8. Endabschnitt des Exkretionssystems; Längsschnitt, Rekonstruktion. Rechts ein Stück der Abdominalwand gezeichnet. Leitz, Obj. 5, Ok. II. Tubuslänge 170 *mm*.
- Fig. 9. Schematische Darstellung des Nervensystems.
- Fig. 10. Längsschnitt durch die Übergangsstelle des Somas in das Abdomen. Leitz, Obj. 6, Ok. IV. Tubuslänge 170 *mm*.
- Fig. 11. Längsschnitt durch die Körperkutikula (mit Kern) und den Hautmuskelschlauch. Leitz, homog. Ölimmersion $\frac{1}{12}$, Ok. IV. Tubuslänge 170 *mm*.
- Fig. 12. Längsschnitt durch ein Sinneskörperchen. Kutikula schief geschnitten. Leitz, homog. Ölimmersion $\frac{1}{12}$, Ok. IV. Tubuslänge 170 *mm*.
- Sämtliche Figuren mit ABBÉ'schem Zeichenapparat entworfen. Höhe des Zeichentisches gleich der Höhe des Objektisches.

Literaturverzeichnis.

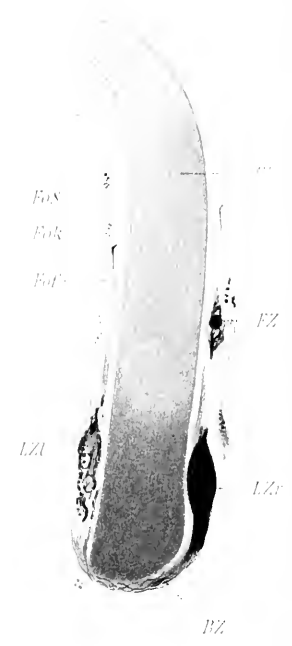
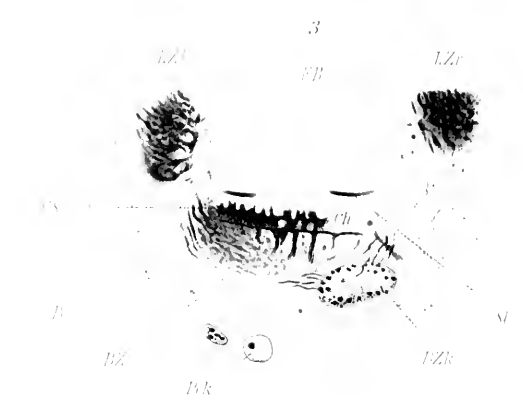
1. HEINRICH BETTENDORF: Über Muskulatur und Sinneszellen der Trematoden. Zool. Jahrb., Anat., Bd. 10, 1897.
2. Dr. F. BLOCHMANN: Die Epithelfrage bei Cestoden und Trematoden. Hamburg 1896.
3. G. BRANDES: Zum feineren Bau der Trematoden. Zeitschr. f. wissenschaftl. Zoologie, Bd. 53, 1892.
4. M. BRAUN in BRONNS Klassen und Ordnungen des Tierreiches. IV. Vermes, 1. Abt., 1879—1893.
5. H. V. BUTTEL-REEPEN: Zur Kenntnis der Gruppe des *Distomum clavatum* incl. des *Distomum ampullaceum* und des *Distomum siemersi*. Zool. Jahrb., Syst., XVII, 1903.
6. E. V. DADAY: In südamerikanischen Fischen lebende Trematodenarten. Zool. Jahrb., Syst., Bd. 24, 1907.
7. K. DIESING: Systema Helminthum, 1850, I.
8. DUJARDIN: Histoire naturelle des Helminthes. Paris 1845.
9. KONST. GRONKOWSKI: Zum feineren Bau der Trematoden. Lemberg 1902.
10. W. HEIN: Zur Epithelfrage der Trematoden. Zeitschr. f. wissenschaftl. Zoologie, Bd. 77, 1904.
11. H. O. JUËL: Beiträge zur Anatomie der Trematodengattung *Aproblema* (DUJARDIN). Bihang kongl. Svenska Vetensk. Akad. Handlingar. Bd. 15, Ald. 4, Nr. 6, 1889. Stockholm.
12. H. C. LANDER: The Anatomy of *Hemiurus crenatus* (Rud.) LÜHE, an appendiculate Trematode. Bulletin of the Museum of Comparative Zoology at Harvard College. Vol. XLV, Nr. 1. 1904.
13. ARNOLD LANG: Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie und Histologie des Nervensystems der Plathelminthen II. Über das Nervensystem der Trematoden. Mitteilungen aus der zool. Station zu Neapel, Bd. 2, 1880.
14. R. LEUCKART: Die Parasiten des Menschen und die von ihnen herrührenden Krankheiten. 2. Aufl. Leipzig und Heidelberg.
15. G. M. R. LEVINSSEN: Bidrag til Kundskab om Grönlands Trematodfauna. Översigt Danska Vidensk. Selsk. Forhandl. Nr. 1, 1881.
16. V. LINSTOW: Einige neue Distomen und Bemerkungen über die weiblichen Sexualorgane der Trematoden. Archiv f. Naturgeschichte, Jahrg. 39, 1873.
17. V. LINSTOW: Über eine neue Art der Copula bei Distomen. Zoolog. Anzeiger, Bd. 28, 1905.

18. A. LOOSS: Die Distomen unserer Fische und Frösche. Bibliotheca Zoologica, Heft 16, 1894.
19. A. LOOSS: Recherches sur la faune parasitaire de l'Égypte. Première Partie, Extrait, des Mémoires de l'Institut Egyptien, T. III, Le Caire 1896.
20. A. LOOSS: Weitere Beiträge zur Kenntnis der Trematodenfauna Ägyptens, zugleich Versuch einer natürlichen Gliederung des Genus *Distomum* Retzius. Zool. Jahrb., Syst., Bd. 12, 1899.
21. A. LOOSS: Zur Frage nach der Natur des Körperparenchyms bei den Trematoden. Berichte der sachs. Gesellschaft der Wissensch., math.-phys. Kl. 1893.
22. A. LOOSS: Zur Kenntnis der Distomenfamilie Hemiuridae (vorläufige Mitteilung). Zoolog. Anzeiger, Bd. 31, 1907.
23. A. LOOSS: Beiträge zur Systematik der Distomen. Zur Kenntnis der Hemiuridae. Zool. Jahrb., Syst., Bd. 26, 1. Heft, 1907.
24. M. LÜHE: Über Distomen aus der Gallenblase von Mittelmeerfischen. Zoolog. Anzeiger, Bd. 23, 1900.
25. M. LÜHE: Über Hemiuriden. Zoolog. Anzeiger, Bd. 24, 1901.
26. N. MACLAREN: Über die Haut der Trematoden. Zoolog. Anzeiger, Bd. 26, 1903.
27. R. MOLIN: Nuovi Myzelmintha raccolti ed esaminati. Sitzungsbericht d. math.-naturw. Kl. d. Akad. d. Wissensch. Wien. Bd. 37, 1859.
28. R. MOLIN: Prodromus faunae helminthologicae Venetae. Denkschr. d. k. Akad. d. Wissensch. Wien. Math. naturw. Kl. Bd. 19, 1861.
29. F. S. MONTICELLI: Osservazione interno ad alcune forme del Gen. *Apoblemma* Dujard Atti, R. Accad. Sc. Torino vol. 26, 1891.
30. P. MÜHLING: Die Helminthen-Fauna der Wirbeltiere Ostpreußens. B. I. Arch. f. Naturgesch. 64. Jahrg. 1898.
31. TH. ODDNER: Der wahre Bau des „*Synaptobothrium copulans* v. LINSE“, einer von ihrem Autor verkannten Distomide. Zoolog. Anzeiger, Bd. 30, 1904.
32. TH. ODDNER: Die Trematoden des arktischen Gebietes in Fauna Arktika von RÖMER und SCHAUDINN. Bd. 4, 1905.
33. TH. ODDNER: Zur Anatomie der Didymozoen, ein getrennt geschlechtlicher Trematode mit rudimentären Hermaphroditismus. Zoologische Studien, Professor T. TULLBERG zum 65. Geburtstage gewidmet (herausgegeben von der zoologischen Sektion des naturwissenschaftlichen Studentenvereines zu Upsala), Upsala 1907, pag. 319.
34. TH. PINTNER: Studien über Tetrarhynchen, nebst Beobachtungen an anderen Bandwürmern (2. Mitteilung). Aus dem Sitzungsbericht der k. Akad. d. Wissensch. in Wien. Math.-naturw. Kl. Bd. 105, Abt. 1, 1896.
35. H. S. PRATT: A Contribution to the Life-history and Anatomy of the Appendiculate Distomes. Zool. Jahrb. Anat., Bd. 11, 1898.
36. C. FR. ROEWER: Beiträge zur Histogenese von *Cercariaeum heliciis*. Jenaische Zeitschr. f. Naturw., Bd. 41, neue Folge 34, 1906.
37. C. A. RUDOLPHI: Entozoorum sive vermium intestinalium historia naturalis, vol. 2, pars 1, 1809.
38. C. A. RUDOLPHI: Entozoorum Synopsis cui accedunt mantissa duplex et indices locupletissimi. Berlin 1819.

- 26 Karl Miestinger: Die Anatomie und Histologie von *Sterrhurus fusiformis* etc.
39. WALDEMAR SCHLEIP: Die Entwicklung der Chromosomen im Ei von *Planaria gonocephala* Dug. Zool. Jahrb., Anat., Bd. 23, 1907.
40. A. SCHUBERG: Zur Histologie der Trematoden. Arbeiten aus dem zoologischen Institut Würzburg. Bd. 10, 1895.
41. WILHELM SCHUBMANN: Über die Eibildung und Embryonalentwicklung von *Fasciola hepatica* L. (*Distomum hepaticum* Retz.). Zool. Jahrb., Anat., Bd. 21, 1905.
42. W. SCHWARZE: Die postembryonale Entwicklung der Trematoden. Zeitschr. f. wissensch. Zoologie, Bd. 43, 1886.
43. G. R. WAGNER: Über *Distoma appendiculatum* R. Archiv. f. Naturgesch. Jahrg. 26, 1860.
44. ERNST ZERNECKE: Untersuchungen über den feineren Bau der Cestoden. Zool. Jahrb., Anat., Bd. 9, 1896.
45. H. E. ZIEGLER: *Bucephalus* und *Gasterostomum*. Zeitschr. f. wissensch. Zoologie, Bd. 39, 1883.



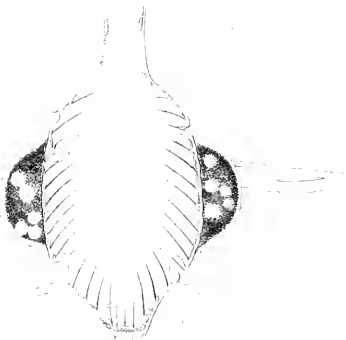
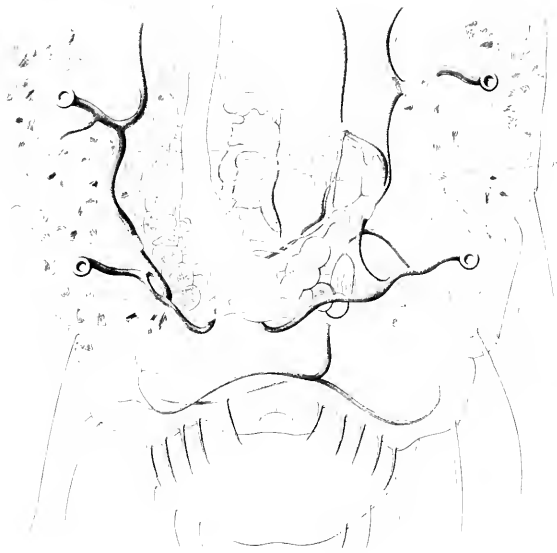








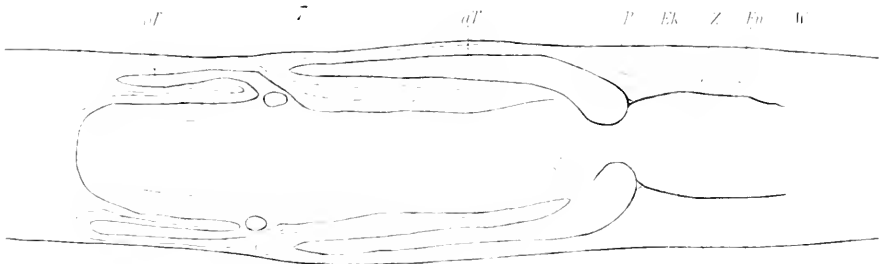
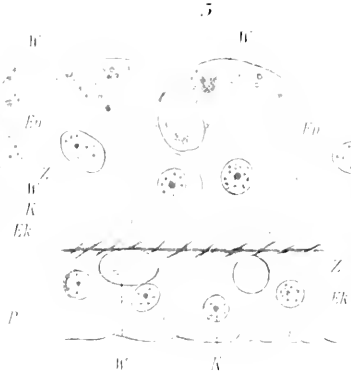
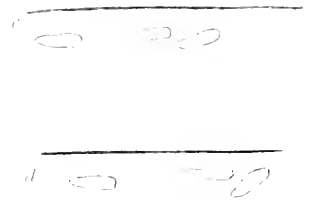
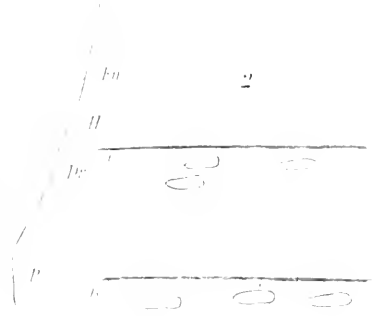
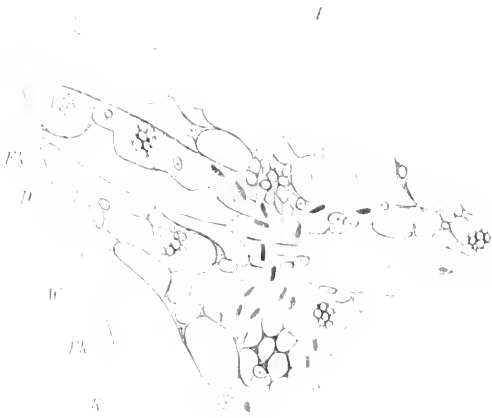


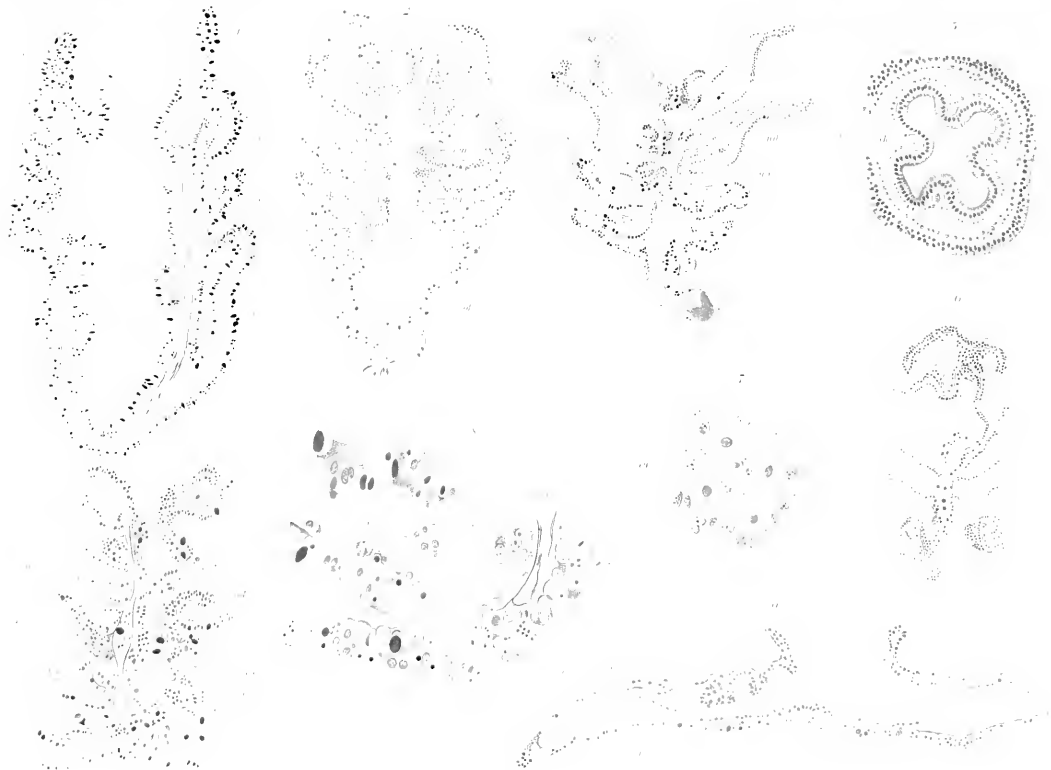


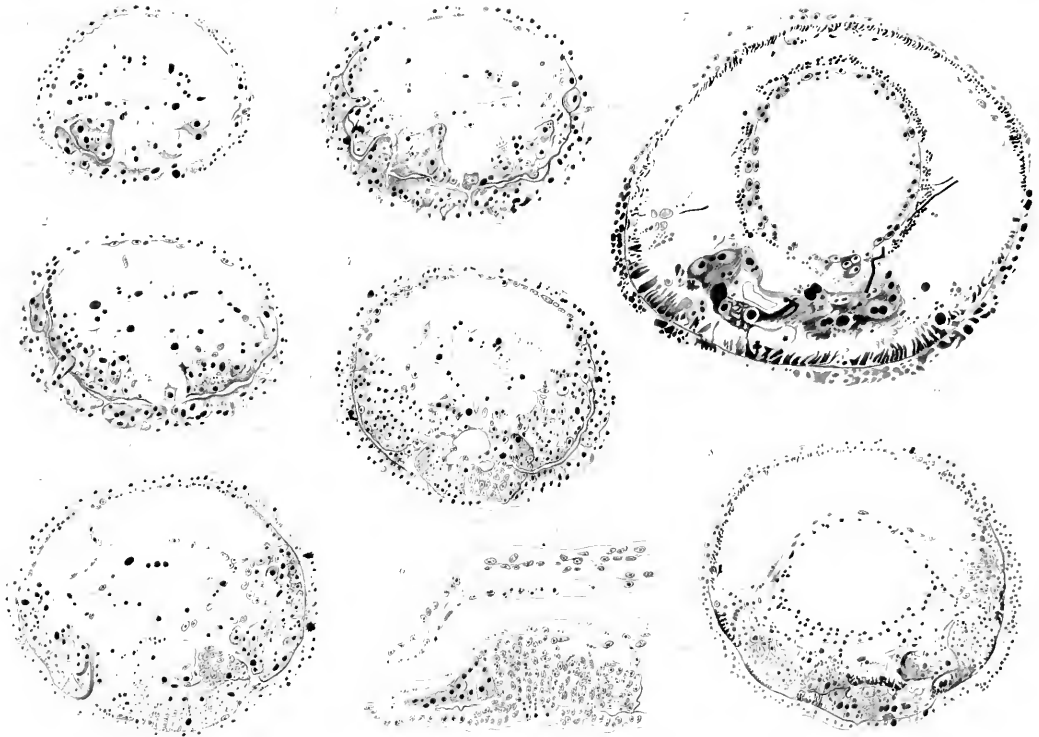
40
41
42
43
44
45
46
47
48
49
50

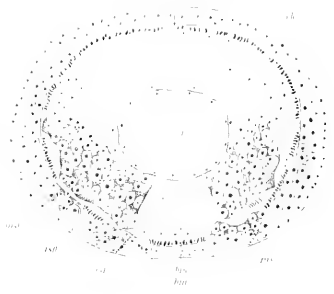
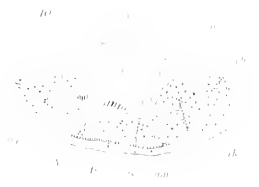
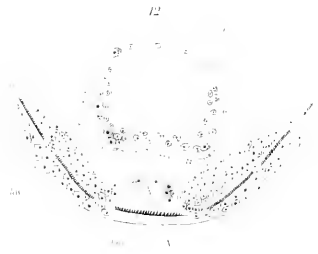
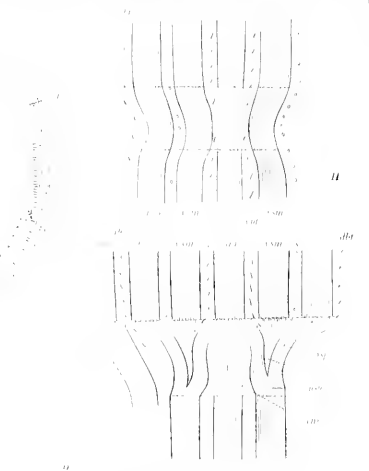
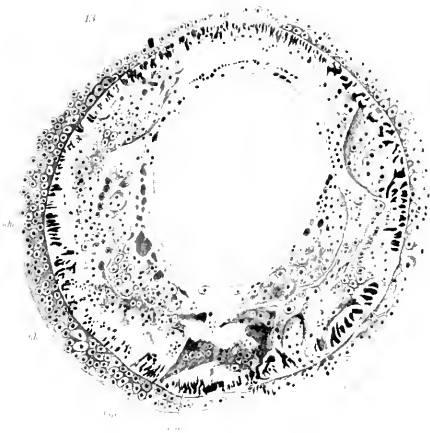
51

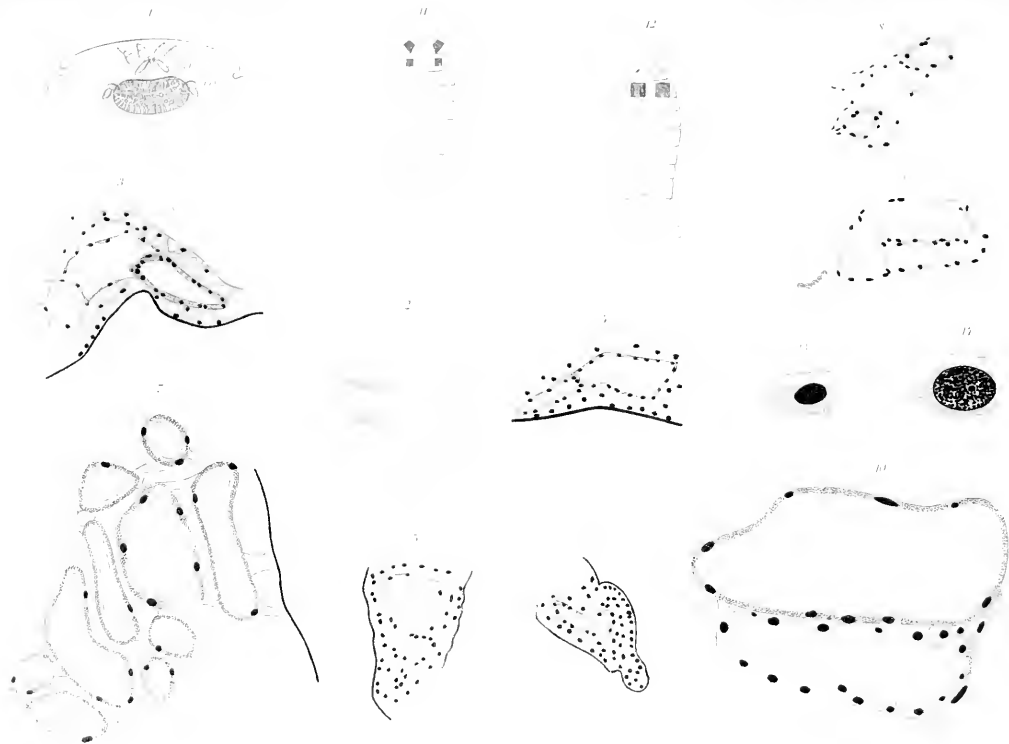


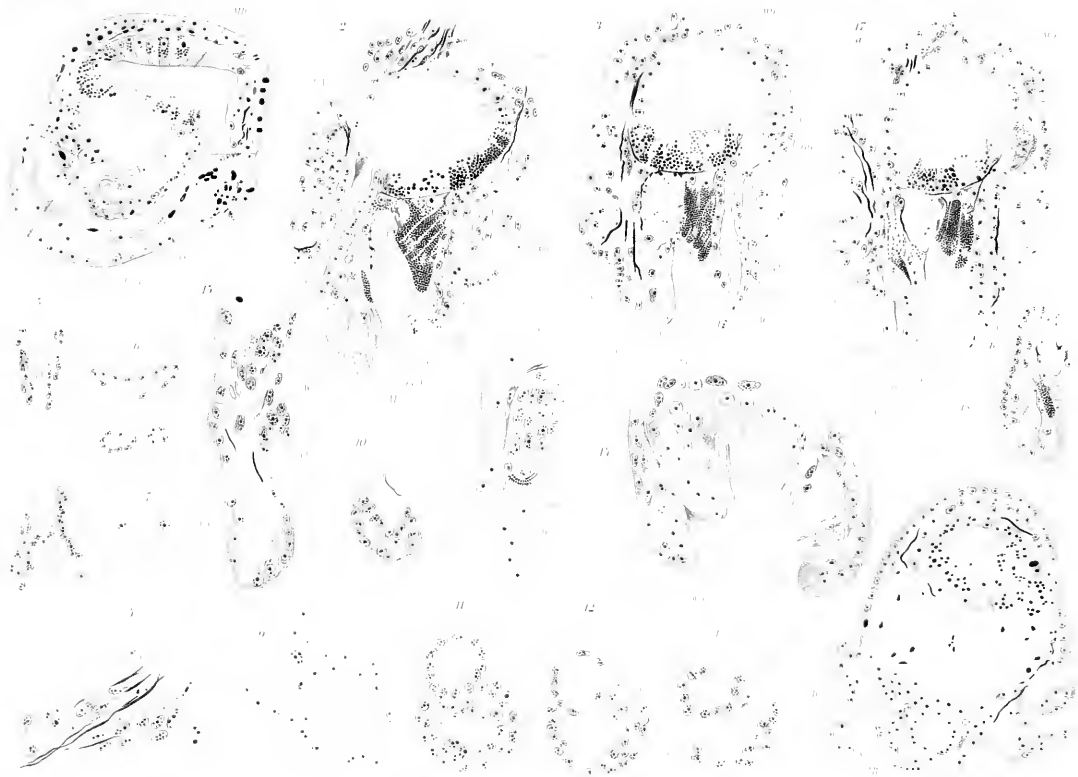


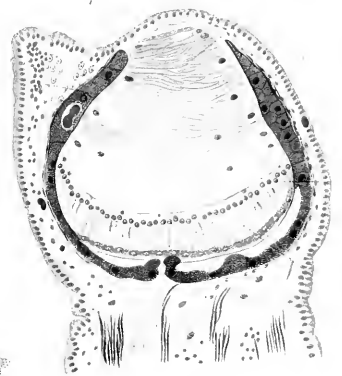


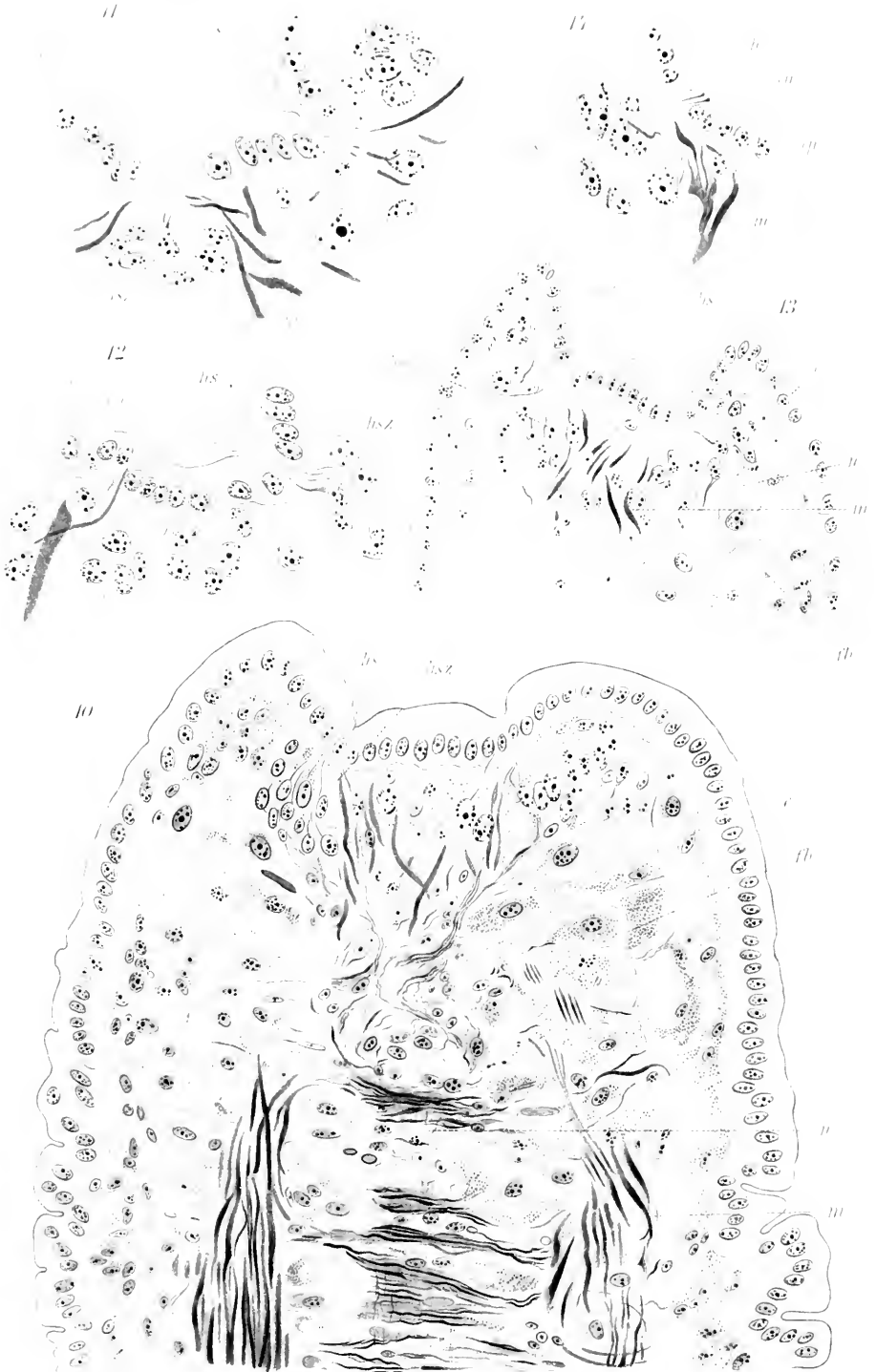


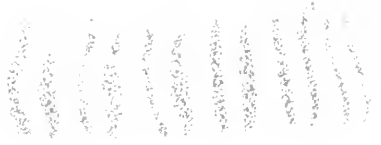


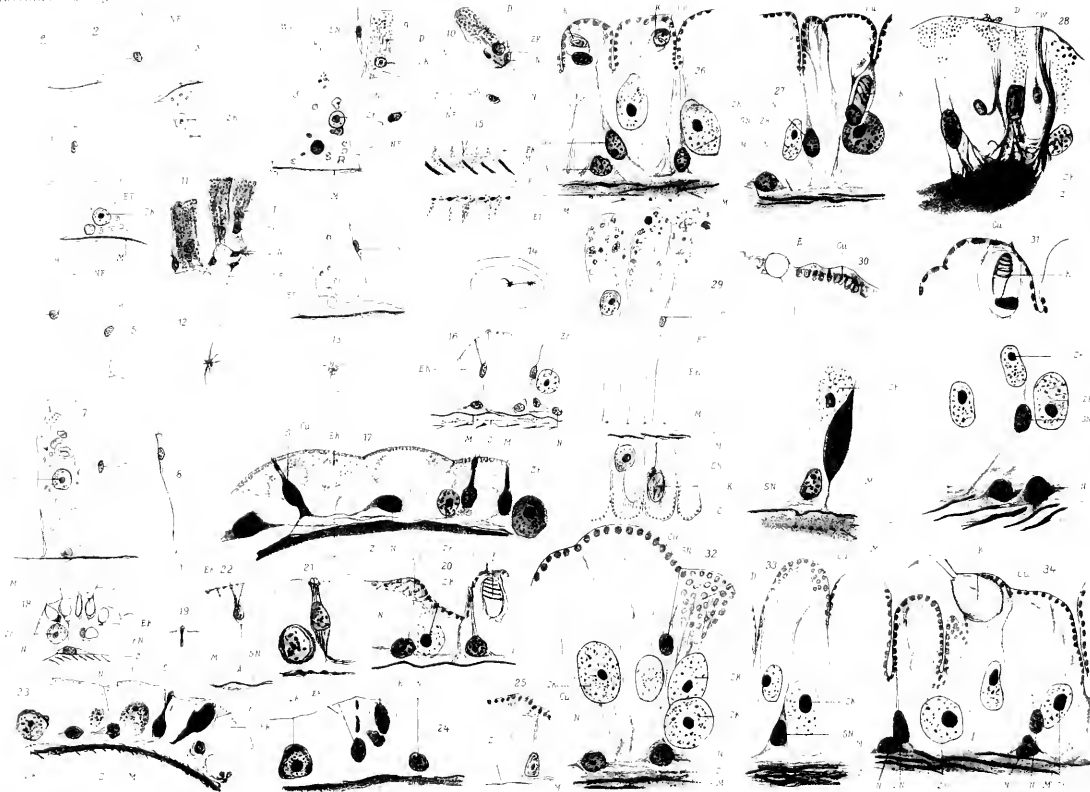






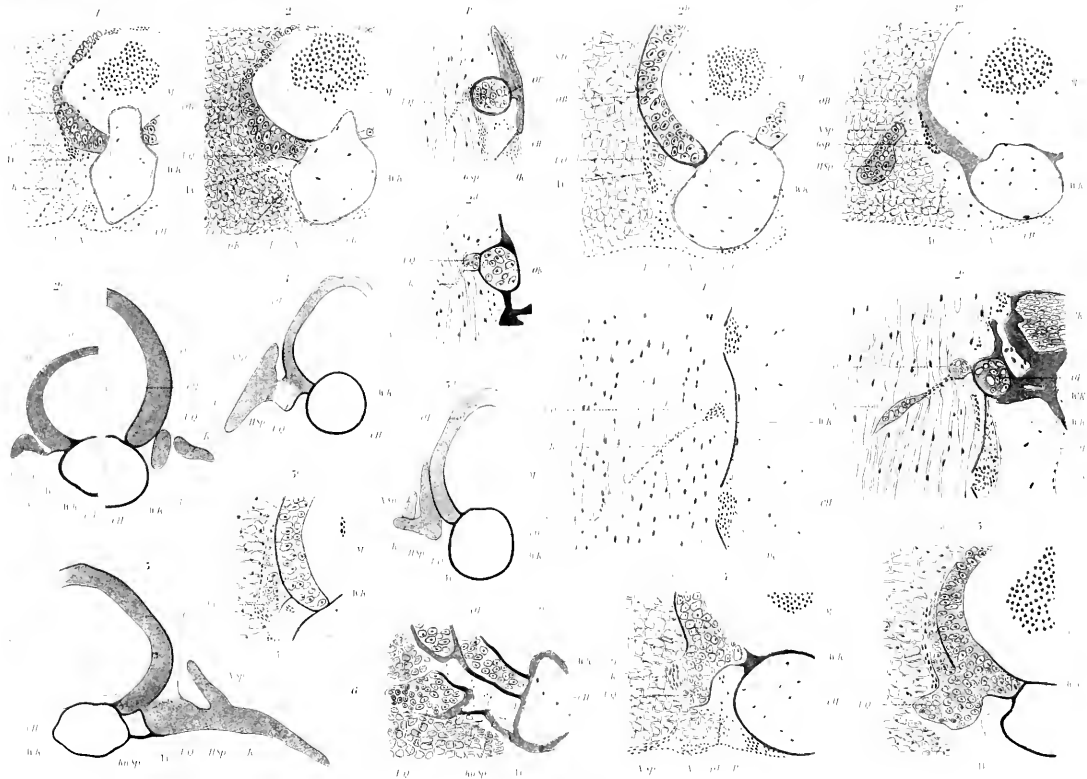












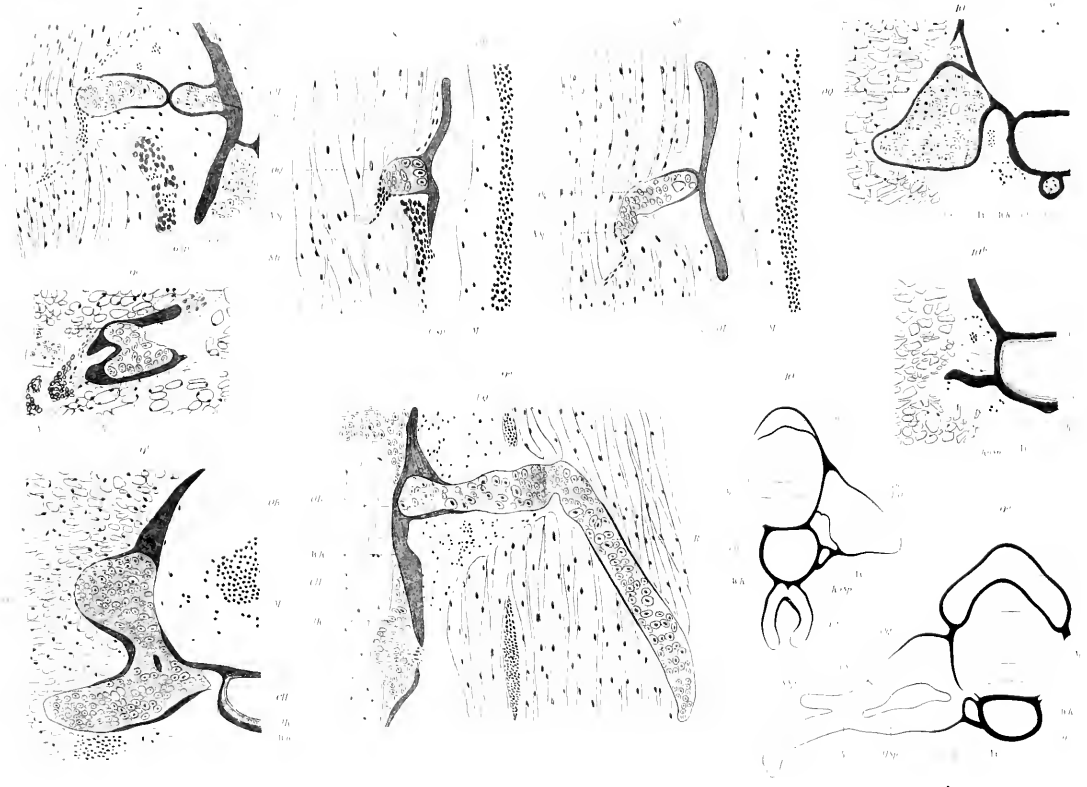
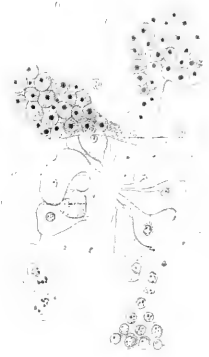
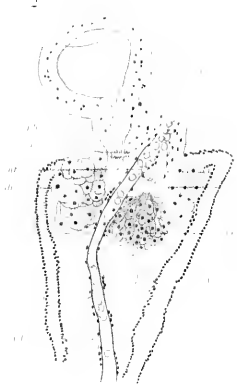




Fig. 1
Fig. 2
Fig. 3
Fig. 4
Fig. 5
Fig. 6
Fig. 7
Fig. 8
Fig. 9
Fig. 10
Fig. 11
Fig. 12
Fig. 13
Fig. 14
Fig. 15
Fig. 16
Fig. 17
Fig. 18
Fig. 19
Fig. 20
Fig. 21
Fig. 22
Fig. 23
Fig. 24
Fig. 25
Fig. 26
Fig. 27
Fig. 28
Fig. 29
Fig. 30
Fig. 31
Fig. 32
Fig. 33
Fig. 34
Fig. 35
Fig. 36
Fig. 37
Fig. 38
Fig. 39
Fig. 40
Fig. 41
Fig. 42
Fig. 43
Fig. 44
Fig. 45
Fig. 46
Fig. 47
Fig. 48
Fig. 49
Fig. 50
Fig. 51
Fig. 52
Fig. 53
Fig. 54
Fig. 55
Fig. 56
Fig. 57
Fig. 58
Fig. 59
Fig. 60
Fig. 61
Fig. 62
Fig. 63
Fig. 64
Fig. 65
Fig. 66
Fig. 67
Fig. 68
Fig. 69
Fig. 70
Fig. 71
Fig. 72
Fig. 73
Fig. 74
Fig. 75
Fig. 76
Fig. 77
Fig. 78
Fig. 79
Fig. 80
Fig. 81
Fig. 82
Fig. 83
Fig. 84
Fig. 85
Fig. 86
Fig. 87
Fig. 88
Fig. 89
Fig. 90
Fig. 91
Fig. 92
Fig. 93
Fig. 94
Fig. 95
Fig. 96
Fig. 97
Fig. 98
Fig. 99
Fig. 100





9



12



11

MBL WHOI LIBRARY

WH LAXK R

1342

