

PHYSIOLOGICAL  
LABORATORY.











PHYSIOLOGICAL  
LABORATORY  
CAMBRIDGE



7 Jan 30  
Hox3

A. 12. 56.  
~~A 241~~

# Zeitschrift

für

## WISSENSCHAFTLICHE ZOOLOGIE

herausgegeben

von

**Carl Theodor v. Siebold,**

Professor an der Universität zu München,

und

**Albert v. Kölliker,**

Professor an der Universität zu Würzburg,

unter Mitwirkung von

**Ernst Ehlers,**

Professor an der Universität zu Göttingen.



---

**Siebenundzwanzigster Band.**

Mit neununddreissig Tafeln.

---

**LEIPZIG,**

Verlag von Wilhelm Engelmann.

1876.



Zeitschrift

WISSENSCHAFTLICHE ZEITSCHRIFT

Carl Theodor v. Siedbold

Albert v. Kolliker

Ernst Haeckel

SMITHSONIAN INSTITUTION  
320509  
OCT 14 1942  
NATIONAL MUSEUM



590.543  
.Z 47



## Inhalt des siebenundzwanzigsten Bandes.

### Erstes Heft.

Ausgegeben den 18. Mai 1876.

	Seite
Die Kopfdrüsen der geschwänzten Amphibien und die Glandula intermaxillaris der Anuren. Eine anatomisch-physiologische Studie von Dr. R. Wiedersheim. (Mit Tafel I—IV.) . . . . .	4
Zur Naturgeschichte der Daphniden. Von Dr. August Weismann. I. Ueber die Bildung von Wintereiern bei <i>Leptodora hyalina</i> . (Mit Tafel V—VII.) . . . . .	54
Ideen über die Verwandtschaftsverhältnisse der Hexactinelliden. Von Dr. William Marshall . . . . .	114
Ueber <i>Psammoryctes umbellifer</i> ( <i>Tubifex umbellifer</i> E. R. Lank.) und ihm verwandte Gattungen. Von Franz Vejdovsky. (Mit Tafel VIII.) . . . . .	137
Von der Challenger-Expedition. Briefe von R. v. Willemoes-Suhm an C. Th. v. Siebold. VII . . . . .	XCVII
Zwei nicht existirende Zoologen. Von C. Semper.	

---

### Zweites Heft.

Ausgegeben den 23. Juni 1876.

Zur Entwicklung der Holothurien ( <i>Holothuria tubulosa</i> und <i>Cucumaria doliolum</i> ). Ein Beitrag zur Keimblättertheorie. Von Emil Selenka. (Mit Tafel IX—XIII.) . . . . .	155
Ueber die embryonale Entwicklungsgeschichte der Salpen. Von Dr. W. Salensky. (Mit Tafel XIV—XVI.) . . . . .	179
Weiterer Beitrag zur Kenntniss der Polystomen. Von Dr. Ernst Zeller. (Mit Tafel XVII u. XVIII.) . . . . .	238
Beiträge zur Morphologie der Spongien. Von Prof. El. Metschnikoff . . . . .	275

---



## IV

## Drittes Heft.

Ausgegeben den 21. August 1876.

	Seite
Ueber die Entwicklung des Unterkiefers der Säugethiere. Von Dr. J. Brock. (Mit Tafel XIX u. XX.) . . . . .	287
Ueber die Bedeutung des Geschmacks und Geruchstoffes. Von Prof. Dr. Gustav Jäger . . . . .	319
Anatomische Studien an <i>Rhynchelmis Limosella Hoffm.</i> ( <i>Euaxes filirostris</i> Grube.) Von Franz Vejdovsky. (Mit Tafel XXI—XXIV.) . . . . .	332
Zur Kenntniss der Organisation und des feineren Baues der Daphniden und verwandter Cladoceren. Von Prof. Dr. C. Claus. (Mit Tafel XXV— XXVIII.) . . . . .	362
<i>Tiarella singularis</i> , ein neuer Hydroidpolyp. Von Franz Eilhard Schulze. (Mit Tafel XXIX u. XXX.) . . . . .	403

## Viertes Heft.

Ausgegeben den 30. November 1876.

Anatomie und Schizogonie der <i>Ophiactis virens</i> Sars. Von Dr. Heinrich Simroth. (Mit Tafel XXXI—XXXV.) . . . . .	417
Zur Entwicklungsgeschichte von <i>Sycandra</i> . Von Franz Eilhard Schulze	486
Die Organisation des Arthropodengehirns. Von M. J. Dietl. (Mit Tafel XXXVI—XXXVIII.) . . . . .	488
Mittheilung über die Entwicklungsgeschichte der <i>Paludina vivipara</i> . Von O. Bütschli . . . . .	518
Ueber die Verwandlung der mexicanischen Axolotl in <i>Amblystoma</i> . Von Marie von Chauvin. . . . .	522
Zusatz zu den Mittheilungen über die Verwandlung des Axolotl in <i>Am- blystoma</i> . Von C. v. Siebold . . . . .	536
Ueber <i>Phreatothrix</i> , eine neue Gattung der Limicolen. Von Franz Vejdovsky. (Mit Tafel XXXIX.) . . . . .	541
Nachtrag zur Anatomie der <i>Ophiactis virens</i> Sars. Von Dr. Heinrich Simroth. . . . .	556





# Die Kopfdrüsen der geschwänzten Amphibien und die Glandula intermaxillaris der Anuren.

Eine anatomisch-physiologische Studie

von

Dr. **R. Wiedersheim**, Prosector in Würzburg.

Mit Tafel I—IV.

Lange schon kannte man den Drüsenreichthum, welcher den Schädel der Ophidier characterisirt, und die verschiedensten Bearbeiter haben dazu ihre Beiträge geliefert. So vor Allem MECKEL, SCHLEGEL, TIEDEMANN, CLOQUET und CUVIER; keiner jedoch fasste die hier in Betracht kommenden Verhältnisse unter einem einheitlichen Gesichtspunct und vollkommen erschöpfend zusammen, so dass immer noch manche Lücken zu ergänzen übrig blieben. Dieser Aufgabe unterzog sich der erste Kenner der vaterländischen Herpetologie, LEYDIG, welcher in seiner schönen Arbeit »Ueber die Kopfdrüsen einheimischer Ophidier« (Arch. f. m. Anat. Bd. IX), dieses interessante Capitel der vergleichenden Anatomie mit aller Gründlichkeit zur Darstellung brachte.

Da ich im Laufe dieses Aufsatzes Gelegenheit haben werde noch öfter darauf zurückzukommen, so wende ich mich gleich zur Classe der Amphibien, welche in Bezug auf dieses Thema bis jetzt eine nur sehr stiefmütterliche Berücksichtigung erfahren hat. Dies ist um so mehr zu verwundern, als gewisse Vertreter derselben bezüglich der reichlichen Entwicklung der in Frage stehenden Organe kaum hinter den Ophidiern zurückstehen dürften.

Schauen wir uns in der Literatur um, so treffen wir in der Arbeit LEYDIG's, »Ueber Organe eines sechsten Sinnes«, p. 39 folgende Bemerkung: »Unter den Hautdrüsen der Batrachier giebt es solche, die durch ihre Grösse auffallen; man kennt sie bei Kröten und Salamandern seit



den Zeiten WURFFBAIN'S und LAURENTI'S und unterschied sie als sogenannte Parotiden und als Seitendrüsen. Ich zeigte, dass auch bei Fröschen (*Rana ocellata*, *R. temporaria*) hinter der Ohrgegend ein dicklicher Streifen beginnt, der sich weit nach hinten erstreckend, aus besonders grossen Drüsen besteht. Jüngst habe ich dargethan, dass auch bei der Gattung Triton, entsprechend den Verhältnissen bei Salamandra, an bestimmten Stellen des Kopfes und an der Seite des Leibes grosse Drüsen vorkommen; in einer Vertheilung, welche an die Stellung der Oeffnungen der Schleimcanäle und Gallertröhren bei den Fischen erinnert, ein Punct, der uns unten noch weiter beschäftigen wird.

Grössere Drüsen und in Anhäufung finden sich auch noch da und dort, z. B. an der hinteren Fläche des Oberarms bei *Pelobates fuscus*, an der hinteren Fläche des Unterschenkels bei *Bufo calamita*, am Schwanzende von *Coeilia annulata* und *C. lumbriocidea*; auch wäre hierher zu ziehen die Daumendrüse des Frosch- und Krötenmännchens; sowie auch endlich an dieser Stelle der oben abgehandelten langen Drüsenschläuche in den Haftballen des Laubfrosches noch einmal gedacht werden könnte.

Eine weitere Notiz, welche sich auf die *Salam. unguiculata* bezieht, tritt uns in SCHLEGEL'S *Fauna japonica* entgegen. Man erfährt dort, dass nach Abtragung der Haut von der Schnauzenspitze eine »ziemlich ansehnliche ovale Drüse« zum Vorschein kommt, welche SCH. als spezifisches Merkmal der betreffenden Urodelen-Art aufzufassen geneigt war.

Dieser Fund scheint im Laufe der Jahre vollkommen vergessen worden zu sein, denn selbst LEYDIG, welcher sich sonst in seinen Literaturangaben durch eine seltene Treue und Gewissenhaftigkeit auszeichnet, scheint ihn übersehen zu haben, denn sonst würde er ihn wohl in seinen Untersuchungen über Fische und Reptilien citirt haben. Unabhängig von SCHLEGEL'S Entdeckung kam er bei Untersuchung unserer einheimischen Amphibien zu folgendem Resultat, was ich hier mit seinen eigenen Worten wiedergebe: »Wie ich sehe, besitzen auch die Batrachier eine entwickelte Drüse, die in die Kategorie der Lippen- oder Kieferdrüsen der Ophidier und Saurier gehört und von Niemand bisher beachtet worden zu sein scheint. Ich kenne sie beim Frosch und Landsalamander als unpaaren, gelblichen oder weisslichen Körper, der an der Schnauzenspitze in der Vertiefung zwischen den beiden Nasenhöhlen, unmittelbar unter der Haut liegt. Bei weiterer Untersuchung sieht man, dass sie aus langen Drüsenschläuchen besteht, die gewunden und innen von einem Cylinderepithel überzogen sind. Die Zellen des Epithels messen bis 0,0120'' in der Länge, haben ausser



ihrem rundlichen Kern einen sehr feinkörnigen blassen Inhalt und sind so zart, dass sie nach Wasserzusatz bald zu Grunde gehen und nur der Kern sich erhält. Die Drüse mündet mit zahlreichen Gängen, die, wie ich einmal gesehen zu haben glaube, flimmern, vor den Gaumenzähnen in die Mundhöhle.

Seit LEYDIG dieses niederschrieb, sind mehr als 23 Jahre vergangen, und dass sich seit dieser Zeit Niemand die Mühe genommen hat, die Sache weiter zu studiren, beweist erstens der Umstand, dass unser Autor in der oben citirten Arbeit über die Kopfdrüsen der Schlangen vom Jahre 1873 die ausdrückliche Bemerkung einschaltet: »Bei den Batrachiern ist aus der Gruppe der Lippendrüsen blos die von mir beim Frosch, Triton und Salamander aufgefundene Schnauzendrüse vorhanden, welche ihr Gegenstück in der Glandula rostralis der Schlangen hat«. Zweitens spricht dafür folgende Notiz, welche sich in der neuesten Arbeit LEYDIG's: »Ueber die allgemeinen Bedeckungen der Amphibien« (Arch. f. m. Anat. Bd. XII) findet: »Schlauchförmige Drüsen kommen nur an bestimmten Stellen der Hand- und Fussfläche vor« (z. B. Zehenballen von *Hyla arborea* und die Daumendrüse). Ich habe nun die Kieferdrüse auch bei der *Salamandrina persp.*, bei *Spelerpes fuscus*, allen unseren einheimischen Tritonen, sowie bei *Salamandra maculata* und *atra* aufgefunden, und darüber an einem andern Orte Mittheilung gemacht<sup>1)</sup>. Zugleich schenkte ich dem die Schläuche auskleidenden Epithel eine kurze Berücksichtigung und hob hervor, dass die von mir ihrer Lage wegen so genannte Intermaxillardrüse bei *Salam. mac.* nicht nur von der äusseren Haut, sondern auch zum Theil von einer Knorpelzunge bedeckt wird, welche zum Ethmoidalgerüste in Beziehung zu bringen ist.

Seither konnte ich nun meine Studien über diesen Punct an einer grösseren Reihe von Urodelen erweitern und bin dabei zu dem Resultate gekommen, dass sich folgende Arten aufs Engste an das Verhalten unserer einheimischen Tritonen, sowie des italienischen Brillensalamanders anschliessen:

- Triton torosus*, Californien.
- Triton viridescens*, Nord-Amerika.
- Euproctus Rusconii*, Sardinien und Corsica.
- Ellipsoglossa naevia* } Japan.
- Triton subcristatus* }
- Desmognathus fuscus* } Nord-Amerika.
- Gymnophilus porphyriticus* }

1) *Salam. persp.* und *Geot. fusc.* Versuch einer vergleichenden Anatomie der Salamandrinen. Würzburg bei STABEL. 1875.



Spelerpes (drei Arten), Mexico.  
 Amblystoma fasciatum } Nord-Amerika.  
 Menobranchnus }  
 Siredon pisciformis, Mexico.

Alle diese Arten lassen sich deshalb unter einem Gesichtspunct vereinigen, weil die Intermaxillardrüse hier wohl geborgen liegt in der Höhle des Zwischenkiefers, mögen deren seitliche Wände und ihr Boden von Knochenlamellen (Tritonen) oder von Knorpelplatten (vergleiche die übrigen Arten der oben stehenden Liste) gebildet sein. Dabei wird das Cavum intermaxillare entweder durch eine fibröse Haut, wie z. B. bei Menobranchnus, oder nur vom äusseren Integument geschlossen, so dass es sich nirgends um ein Ueberschreiten dieses Raumes von Seiten der Drüsenschläuche handelt. Die Ausführungsgänge durchsetzen constant die Mundschleimhaut an der Stelle, wo sie sich wie ein Vorhang zwischen den beiden Hälften der Vomero-palatina herüberspannt. Meistens lässt sich die Haut von dem Vordertheil des Schädels bei Spiritusexemplaren abziehen, ohne dass die zu oberst gelegenen Drüsentheile daran hängen bleiben; am häufigsten ist letzteres der Fall bei der Gattung Spelerpes, wo es sich um ein Ueberschreiten des Intermaxillarraumes handelt. So finden wir z. B. bei Spelerpes fuscus (Geotriton), dass das Organ sich weit nach vorn unter die Haut der Schnauzenspitze erstreckt, wodurch letztere das geschwollene Aussehen erhält, worauf ich schon an einer andern Stelle (l. c.) aufmerksam gemacht habe. Dieses merkwürdige Verhalten veranlasste mich, noch andere Urodelen auf diesen Punct zu untersuchen, und zu welchen Resultaten ich dabei gelangt bin, mag aus dem Folgenden zu ersehen sein.

#### Plethodon glutinosus.

Zieht man die Haut der Schädeloberfläche sorgfältig ab, so wird man gewahr, dass nicht nur die ganze Schnauzengegend und die Oberlippe von einem drüsigen Organ eingenommen wird, sondern dass letzteres auch noch die beiden Seitenhälften des Vorderkopfes in paariger Anordnung überlagert (Fig. 1 DD). Dabei kommt es in eine tellerartige Vertiefung des Nasale und Frontolacrimale zu liegen und zieht nach rückwärts zur Mitte der oberen Circumferenz der Orbita (Fig. 1 O), ja es bleibt nicht einmal auf der freien Schädeloberfläche liegen, sondern wandert noch mit einigen Schläuchen hinab in den vorderen Winkel der Augenhöhle, wo es mit der Oeffnung in der hinteren (knorpeligen) Wand der Nasenhöhle in unmittelbare Berührung tritt (Fig. 1 NN).



*Batrachoseps atten.* (Strauch).

(Salamandra attenuata Rathke).

Wir begegnen hier noch einer viel stärkeren Entfaltung des in Frage stehenden Organs, insofern der ganze Vorderkopf an den verschiedensten Stellen davon bedeckt wird. Die Hintergrenze liegt in einer Horizontallinie, welche man sich etwas hinter der Mitte des oberen Umfangs der Augenhöhlen quer über die Frontalia herüber gezogen denkt (Fig. 7 F). Die Drüse selbst zeigt keine paarige Anordnung, wie bei der vorigen Art, sondern nimmt den ganzen Raum ein zwischen der vorderen Hälfte beider Orbiten, sowie einem Theil der Zwischenkiefergegend, ohne sich jedoch bis zum Zahnrand der Oberlippe in der Gegend der Schnauzenspitze herabzuziehen (Fig. 7 D). Dagegen finden wir auf den seitlichen Parteen des Oberkiefers eine Anzahl von dicht nebeneinander liegenden, kürzeren Schläuchen, welche in paralleler Richtung vom unteren vorderen Winkel der Orbita nach unten, und vorwärts zur Oberlippe hinabsteigen (Fig. 5, 7 S); ihr oberes, der Augenhöhle zunächst liegendes Ende ist viel zarter als das untere, welches sich ganz allmählig keulenförmig verdickt. Ersteres fand ich nicht selten sogar in die Augenhöhle selbst eingelagert, so dass es den Anschein gewann, als nehme die Drüse überhaupt darin ihre Entstehung und gelange erst von hier aus secundär unter die äussere Haut. Dass jedoch in Wirklichkeit eher das Gegentheil davon stattfindet, wird aus dem weiteren Verlauf dieser Untersuchungen hervorgehen.

Ob diese Drüsenpartie mit der auf der Schädeloberfläche liegenden Hauptmasse constant zusammenhängend getroffen wird, konnte ich der kleinen Verhältnisse halber nicht mit Sicherheit entscheiden. Manches scheint mir dafür zu sprechen, jedoch fand ich die Verbindung in den zwei Fällen, wo ich eine solche mit voller Sicherheit erkennen konnte, nur durch einen oder zwei Schläuche vermittelt. Der Punct der Vereinigung lag das einermal an der vorderen Circumferenz der Orbita, das anderemal fand ich ihn mehr in die Tiefe der letzteren gerückt und zwar genau in den Winkel zwischen dem vorderen Rande des Orbitosphenoids und der hinteren Nasenhöhlenwand, welche die Augenhöhle nach vorne zum Abschluss bringt. Schon bei *Plethodon* erwähnte ich ein Herabwuchern des auf der Schädeloberfläche liegenden Drüsenabschnittes in die Orbitalhöhle, wenn es sich dort auch nur schwach ausprägte; viel stärker ist dies nun der Fall bei *Batrachoseps*, wo eine förmliche Austapezirung des vorderen Abschnittes der Augenhöhle von Seite der drüsigen Massen zu beobachten ist. Auch hier kommen sie mit der *Apertura lacri-*



malis<sup>1)</sup> in allernächste Berührung, ja ich konnte sogar das Eindringen eines Drüsenschlauches in dieselbe sicher erkennen, ohne dass es mir jedoch gelungen wäre zu constatiren, ob er sich in das Cavum nasale öffnete, oder in demselben blind endigte (Fig. 5 O).

Diese in der Orbitalhöhle liegenden Drüsenpartieen hören nun keineswegs an der bezeichneten Stelle auf, sondern setzen sich in das untere Augenlid fort, indem sie circa 4 Mm. von dessen freiem Rande entfernt und zugleich parallel mit diesem nach hinten ziehen (Fig. 5 M). Die betreffenden Drüsenschläuche sind bald mehr bald weniger geknäuelt, ja an manchen Stellen beinahe vollkommen gerade, und liegen zwischen der dem Bulbus zugewandten Fläche der Cutis einer- und der Conjunctivalschleimhaut andererseits ausgespannt. Die vielen einzelnen Portionen des Organs zusammengerechnet, macht das Ganze den Eindruck eines schmalen Bandes, welches den Bulbus von unten her umschlingt und an der hinteren Circumferenz desselben in eine inconstante Zahl von längeren oder kürzeren Blindsäckchen auseinanderfährt (Fig. 5 B).

Es erinnert in seiner Form an das Pankreas und wird erst in seiner vollen Ausdehnung sichtbar, wenn man den Bulbus nach oben und hinten luxirt, was auch vor Anfertigung der Fig. 5 geschehen ist. Tinctionsmethoden mit späterem Aufhellen des Präparats thun vortreffliche Dienste, um sich einen deutlichen Begriff von der Ausdehnung und Configuration des Organs zu verschaffen.

Auch das obere Augenlid besitzt hier sowohl wie bei *Plethodon* kleine Drüsenschläuche, welche jedoch nur sporadisch auftreten und sich nicht zu einem grösseren, zusammenhängenden Complex vereinigen, wie wir dies beim unteren Augenlid beobachtet haben.

#### *Spelerpes* sp.? (aus Mexico).

An *Batrachoseps* schliesst sich auf das Engste dieser zierliche Molch, den ich aus Vera-Cruz zugeschickt bekam. Die grössten, vollkommen geschlechtsreifen (Eier in den Oviducten!) Thiere erreichen kaum die Länge von 4 Cm. und sind somit vielleicht als die kleinsten Vertreter der ganzen Ordnung überhaupt zu betrachten<sup>2)</sup>. Es gelang mir bis jetzt noch nicht, die Species genau zu bestimmen, jedoch kann ich so viel sagen, dass das Thier der Gattung *Spelerpes* jedenfalls nahe verwandt

1) Diese Bezeichnung habe ich nur der Einfachheit wegen gewählt, denn anatomisch ist sie eigentlich nicht zu rechtfertigen, indem es sich bei diesen Thieren an fraglicher Stelle um keinen Thränen canal, sondern um den Durchtritt des Nasalastes des Ramus I. Trigemini handelt.

2) Nur der von GAUDRY beschriebene *Protriton petrolei* scheint ähnliche Grössenverhältnisse zu besitzen.



ist. Dafür spricht unter Anderem die breite, von Zähnen starrende Sphenoidalplatte, die auf einem Stiel sitzende, pilzförmige Zunge, der ganze Zungenbeinapparat etc. Es existirt jedoch der Unterschied, dass der ganze Vorderkopf in einer Art Capuze von Drüsensubstanz steckt, d. h. dass die auf der Schädeloberfläche liegende Partie sich zu beiden Seiten sowohl, als vorn in ihrer ganzen Ausdehnung gegen die Oberlippe heraberstreckt (Fig. 6).

Die Nasenöffnungen (Fig. 6 N) werden somit in ihrer ganzen Circumferenz von dem Organ umgriffen und es existirt im Gegensatz zu *Batrachoseps* und *Plethodon* an der ganzen vorderen Hälfte des Schädels kein einziges Fleckchen, welches frei von Drüsensubstanz wäre.

Ueber den in der Orbita liegenden Abschnitt ist gegenüber von *Batrachoseps* nichts besonderes zu bemerken, nur schienen mir die Schläuche noch stärker geknäuelte zu sein.

Ueber die Detailverhältnisse in's Klare zu kommen, gelingt nur sehr schwer, da die Theile von ausserordentlicher Kleinheit sind, indem der Schädel z. B. nicht einmal ganz die Länge von 5 Mm. erreicht; dazu kommt noch die Einwirkung des Spiritus, worin die Thiere offenbar lange Zeit gelegen hatten.

#### *Chioglossa lusitanica.*

Ich verdanke die Notiz hierüber Herrn Dr. FLESCHE, welcher gegenwärtig mit einer Monographie dieses interessanten Thieres beschäftigt ist. Meiner Bitte, auf die von mir bei andern Arten entdeckten Kopfdrüsen ein genaues Augenmerk zu richten, hat derselbe in freundlichster Weise entsprochen und dabei folgendes Resultat erzielt, welches ich selbst nachzuprüfen Gelegenheit hatte. Zwischen den vorderen Hälften der oberen Orbitalränder spannt sich ein nach vorn winklig ausspringender Drüsengürtel quer über die Stirnbeine herüber (Fig. 4 G). Derselbe ist in der Gegend der Frontalnaht am schmalsten, verbreitert sich dann gegen den vorderen Umfang der Augenhöhle zu um mehr als das Doppelte, und umgreift, in's obere und untere Augenlid eingebettet, den Bulbus von beiden Seiten. Letzterer kommt also dadurch in einen rings geschlossenen Drüsenring zu liegen (Fig. 4 C). Von diesem aus bilden sich zwei Ausläufer, wovon der eine dem Körper des Oberkiefers entlang, und theilweise in der Oberlippe liegend, nach vorn zieht und die äussere Nasenöffnung von unten her umgreift, während der andere, mächtiger entwickelte auf den Seitentheilen der nach hinten vom Auge liegenden Schädeloberfläche nach rückwärts läuft (Fig. 4 R).

Im Gegensatz zu dem übrigen, stark geknäuelten Drüsencomplex

besteht dieser letztgenannte Abschnitt aus fünf bis sechs sehr kräftigen Schläuchen, welche unter sanfter Schlingelung sich bis in die Nähe des in den Nacken emporsteigenden Dorsalsegmentes vom ersten Kiemenbogen nach hinten erstrecken. Sie schwellen an ihrem freien Ende entweder kolbig an oder spalten sich fingerartig. Beide Seitenhälften sind in ihren einzelnen Theilen hier so wenig symmetrisch, wie die vorderen Drüsenbezirke, was auch für die entsprechenden Organe der oben beschriebenen Urodelen aufrecht zu halten ist.

Ganz ähnliche Befunde habe ich ebenfalls an einem amerikanischen Spelerpes erhalten, der noch der genauen Bestimmung harret. Auch hier war der Bulbus jederseits von jenem vollkommen geschlossenen Drüsengürtel umspannt, der nach vorn und hinten sich fortsetzte.

### Allgemeine Betrachtung der Drüsen.

Die Schläuche, woraus sich alle die oben beschriebenen Organe componiren, besitzen entweder eine milchweisse oder schwach gelbliche Farbe und knäueln sich bei verschiedenen Arten verschieden stark, ohne dass sich jedoch hierfür ganz bestimmte Regeln aufstellen liessen. Die überliegende Haut lässt sich auf das Leichteste von ihnen abheben, ja man bekommt zuweilen den Eindruck, als wären sie in einen subcutanen Lymphraum eingebettet. Characteristisch für alle sind die unregelmässigen Ränder, an denen sich die einzelnen Schlauchenden in Form von längeren oder kürzeren Blindsäcken bald stärker bald schwächer hervordrängen. Diese sind meistens kolbenartig verdickt, so dass man oft den Eindruck bekommt, als wäre das ganze Organ mit kleinen Beerchen besetzt. Vergl. hierüber Fig. 4, 4, 5, 7. Alle die geschilderten Drüsenbezirke kommen beiden Geschlechtern in erwachsenem Zustand zu, weshalb es um so auffallender erscheinen muss, dass auch ein Secretionsapparat unter der Kopfhaut existirt, welcher nur für das eine Geschlecht, nämlich das männliche, characteristisch ist!

Auf diese merkwürdige Thatsache habe ich zum erstenmal in meiner oben citirten Arbeit über jene italienischen Urodelen hingewiesen, indem ich von Spelerpes fuscus Folgendes berichten konnte:

»Umschneidet man die Haut in der ganzen Circumferenz des Unterkiefers und verlängert man die Schnitte vom Gelenkende desselben in gerader Richtung noch eine Strecke weit nach rückwärts, so lässt sie sich mit einiger Vorsicht in continuo gegen den Bauch zurückschlagen. Während nun aber die Ablösung von den unterliegenden Muskelschichten auf den Seiten sehr leicht von statten geht, stösst man auf Schwierigkeiten in der Mittellinie, wo man einer ungemein festen Verwachsung



zwischen beiden begegnet. Sieht man auf die abgehobene Fläche der Haut, so bemerkt man an der Stelle, welche den Unterkiefer-Winkel vorn ausfüllt, eine weisslich gelbe, derbe, kuchenartige Verdickung von rundlicher Form, die sich bei durchgelegten Schnitten als ein Aggregat von sackartigen Drüsen erweist (Fig. 2). Sie sind von demselben Bau, wie die Hautdrüsen des ganzen Körpers überhaupt, übertreffen aber die letzteren in der Grösse um das Zehn- und Zwölffache, wie auch das Epithel aus viel längeren Elementen mit fein granulirtem Inhalt zusammengesetzt ist. Ob der Sack von glatten Muskelfasern umspinnen ist, kann ich nicht mit Sicherheit angeben. Was den Inhalt desselben betrifft, so war er da und dort in krümeligen Massen, die an geronnene Milch erinnerten, angehäuft und erstreckte sich bis in den feinen, die Epidermis durchbohrenden Ausführungsgang hinein. Es kann keinem Zweifel unterliegen, dass wir in diesem Gebilde, das ich Submaxillardrüse heissen will, ein Analogon der sog. Parotis und der Seitendrüsen von Salam. macul. und atra zu erblicken haben.

Ich habe im Laufe dieser Untersuchungen bei allen den fünfzehn Urodelenarten, welche mir zugänglich waren, auf diesen Punct ganz besonders mein Augenmerk gerichtet und dabei die Freude gehabt, das fragliche Organ noch bei dreien davon aufzufinden.

So zuerst bei *Gymnophilus porph.*, wo sich die einzelnen Drüsensäcke von denen des Spelerpes f. nicht wesentlich unterscheiden, während sie bei *Plethodon glut.* schon eine gestrecktere Form annehmen, d. h. cylindrisch sich gestalten.

Wie bei jener italienischen Art, so liegen sie auch bei diesen in Form eines cirkelrunden Kuchens unter der Haut und nehmen einen nur kleinen Theil des Diaphragma oris ein. Im Gegensatz dazu sehen wir bei dem oben erwähnten kleinen Spelerpes aus Vera-Cruz beinahe zwei Dritttheile des Raumes zwischen beiden Mandibularspangen von der Drüse überwuchert, und zugleich tritt uns ein nach allen Richtungen hin sich schlängelndes Convolut von langen Schläuchen entgegen, welche jedoch gegen den Unterkieferwinkel hin eine gestrecktere Form annehmen und in parallelen Zügen dem Vereinigungspuncte beider Kieferhälften zusteuern (Fig. 3 D).

Noch ein weiterer Umstand scheint mir nicht ohne Bedeutung zu sein, nämlich der, dass sich die bedeckende Haut bei dem letztgenannten Urodelen ohne Schwierigkeit von der unterliegenden Drüsenmasse, welche vollkommen intact darunter liegen bleibt, abziehen lässt; die einzige Schwierigkeit tritt uns in der Nähe des Vereinigungspunctes beider Mandibularspangen entgegen, insofern hier stets kleinere oder

grössere Drüsenreste zugleich mit der Cutis abgerissen werden. Der Grund davon soll später zur Sprache kommen.

Bei *Spelerpes fusc.*, *Plethodon glut.* und *Gymnophilus porph.* zeigt sich durchweg eine viel festere Verbindung zwischen beiden und eine Abnahme der Haut ohne die Drüse ist gar nicht ausführbar, da letztere in jene vollkommen eingewachsen ist.

### Ausmündung der Drüsen.

Was die Ausmündungen aller der in Frage stehenden Drüsen anbelangt, so folgen sie fast ausnahmslos einem und demselben Grundplan und können somit füglich zusammen auf einmal betrachtet werden.

Dass die in der Höhle des Zwischenkiefers geborgene Drüse, für welche ich in meiner schon öfter citirten Arbeit den Namen *Gl. intermaxillaris* vorgeschlagen habe, mit zahlreichen Oeffnungen die Mundschleimhaut durchsetzt, habe ich schon oben erwähnt. Bei jenen Thieren nun (*Spelerpes* aus Mexico, *Plethodon* etc.), wo wir einen grösseren oder kleineren Theil der Schädeloberfläche von Drüsenpartieen überwuchert finden, könnte man, mit Ausnahme eines einzigen Falles, versucht sein, einen organischen Zusammenhang zwischen den letzteren und der Zwischenkieferdrüse zu vermuthen.

Die einfache Präparation unter der Loupé muss auch unbedingt zu dieser Annahme führen, so dass eine Nachprüfung mit dem Mikroskop kaum nöthig erscheinen könnte. Dennoch habe ich in Anbetracht des Umstandes, dass es sich hierbei in entwicklungsgeschichtlicher Beziehung um Punkte von fundamentaler Wichtigkeit handelt, nicht versäumt, dasselbe zu Rathe zu ziehen und dadurch eine, wenn auch geringe, morphologische Verschiedenheit der Elementartheile sicher zu stellen vermocht.

Ich werde später noch einmal hierauf zurückkommen und folge jetzt der Drüse in ihrem Weg zum oberen Augenlid, wo sie sich bei dem einen Thier mit vielen Schläuchen einsenkt, um in der Conjunctivschleimhaut dieser Gegend auszumünden.

Ich machte ferner darauf aufmerksam, dass es sich bei den betreffenden Thieren um ein Herabwuchern der Drüsenschläuche von der Schädeloberfläche in die Orbita handle, ja dass letztere z. B. bei *Batrachoseps* in ihrem vorderen Winkel förmlich davon austapeziert sein könne. An dieser Stelle der Schleimhaut nun treffen wir die Mündungen in grosser Anzahl und an manchen Stellen so dicht liegend, dass beinahe alles Zwischengewebe schwindet und sie sich nahezu berühren.

Von hier aus geht nun der oben erwähnte bandartige Drüsenzug



ab, welcher die untere und theilweise noch die hintere Circumferenz des Bulbus umgreift und mit seinen einzelnen Schläuchen auf der Schleimhaut des unteren Augenlids ausmündet.

Ich will noch hinzufügen, dass ich keine einzige Ausmündungsstelle auf dem freien Rande der Conjunctiva angetroffen habe, sondern nur auf ihrer Fläche und zwar hinauf und hinab bis zu ihrem oberen und unteren Umschlagsrande.

Wenn ich in obiger Darstellung die Ausdrücke »hinabwuchern«, »hinziehen zu« etc. von den einzelnen Drüsenpartieen gebrauchte, so möge man mich damit nicht missverstehen! Ich will damit sagen, dass sie nicht wörtlich, d. h. im ontogenetischen Sinne, sondern rein bildlich zu nehmen sind, um an der Hand derselben eine plastischere Vorstellung zu gewinnen.

Ich habe nun eines eigenthümlichen Verhaltens Erwähnung zu thun, das mir bei *Batrachoseps*, *Plethodon*, dem kleinen *Spelerpes* aus Mexico und *Chioglossa* aufstieß. Die drei ersteren besitzen nämlich zwischen dem Vorderrande des *Frontale ant.*, resp. dem *principale* und dem Hinterrand des *Nasale* eine kleine rundlich ovale Oeffnung<sup>1)</sup>, durch die man direct in das *Cavum nasale* geräth, da die unterliegende hyalinknorpelige Nasenkapsel an der betreffenden Stelle ebenfalls eine Oeffnung zu besitzen scheint. In dieses Loch senkt sich nun die Drüse auf ihrem Wege von der Intermaxillargegend zur Orbita mit einem oder zwei Schläuchen ein, von denen ich jedoch nicht genau anzugeben vermag, ob sie sich in die Nasenhöhle öffnen oder blind endigen. Bei *Chioglossa*, wo die *Apertura nasalis externa*, ähnlich wie bei den *Spelerpes*arten, ringsum von der sich unter den Knochen vorschiebenden knorpeligen Nasenkapsel begrenzt wird, sehe ich letztere an ihrem oberen Umfang von der Drüse durchbrochen. Bei diesem Thier sowohl als bei *Spelerpes* und *Plethodon* kommen stets auch einige Drüsenschläuche in den vorderen Theil des Nasenraumes zu liegen, in welchen sie durch die äussere Nasenöffnung gelangen. Aehnliches bemerke ich auch beim gemeinen Landsalamander, jedoch habe ich versäumt, hier auf die Ausmündungsstellen zu achten, so dass es sehr wohl möglich ist, dass letztere auf der äusseren Haut zu suchen sind. Man vergleiche hiermit auch die Notiz, welche ich in der oben citirten Abhandlung über die »Nasendrüse« der *Salamandrina persp.* gegeben habe.

Was die bei *Batrachoseps* und dem kleinen *Spelerpes* zur Beobachtung kommende Drüsenpartie an der Seite des Oberkieferkör-

<sup>1)</sup> Ich bemerke dieselbe bei allen übrigen *Spelerpes*arten, wo es sich um die Einlagerung einer gewöhnlichen Hautdrüse handelt.

pers anbelangt, so finde ich deren Ausmündungen am Saum der Oberlippe; dasselbe gilt für einen Theil des in der Schnauzengegend gelagerten Organs von *Spelerpes* f., *Plethodon* etc.

Von diesem soeben geschilderten Verhalten bildet nun *Chiloglossa* insofern eine interessante Abweichung, als der sonst überall beobachtete, scheinbare Zusammenhang der *Glandula intermaxillaris* mit dem auf der Schädeloberfläche zwischen beiden Orbiten liegenden Drüsenabschnitte vollkommen fehlt. Die kleine Oeffnung der Zwischenkieferhöhle liegt hier nicht auf der Oberfläche des Kopfes, sondern ist weit nach vorn bis in die Schnauzenspitze gerückt und dadurch um die ganze Länge der *Ossa nasalia* von diesem Organ getrennt.

Um endlich mit der am Boden der Mundhöhle liegenden Drüse die Reihe zu schliessen, so habe ich hervorzuheben, dass sich bei *Spelerpes* f., *Gymnophilus* und *Plethodon* insofern ganz übereinstimmende Verhältnisse zeigen, als hier einem jeden Drüsensack eine Mündung in der äusseren Haut entspricht, während wir bei dem kleinen *Spelerpes* aus *Vera-Cruz* die Schläuche sich aufknäueln und vorn am Unterkiefer, meistens in der Zahl von acht bis zehn, ausmünden sehen.

Ich glaube durch obige Betrachtungen gezeigt zu haben, dass der Amphibienschädel, von dem man bis daher, wie oben bemerkt, nur die sogenannten *Parotiden* und das von *Schlegel* und *Leydig* entdeckte Organ im Zwischenkiefer kannte, in gewissen Fällen eine überaus reichliche Ausstattung mit drüsigen Gebilden von schlauchförmigem Habitus erfahren kann. Letztere zerfallen in solche, welche aus dicht beisammen stehenden und einzeln für sich ausmündenden Säcken oder Schläuchen bestehen, wie die Drüsen an der oberen und unteren Circumferenz des *Bulbus*, an der Schnauze, am Oberkiefer und in der Submaxillargegend (*Spelerpes* f., *Plethodon*, *Gymnophilus*). Die zweite Gruppe besteht aus solchen, deren Schläuche sich partienweise zu einer gemeinsamen Oeffnung vereinigen (*Intermaxillardrüse* aller Urodelen, die *Submaxillardrüse* des kleinen mexicanischen *Spelerpes*). *Folliculi compositi*, welche einem einzigen Ausführungsgang aufsitzen (*Harder'sche Drüse* der Schlangen: *Leydig*) scheinen den Urodelen zu fehlen.

Es mag am Platze sein, hier mit einigen Worten auf die oben citirte Arbeit *Leydig's* zurückzukommen, da sich an der Hand derselben mit Leichtigkeit ergeben wird, dass in Beziehung auf die Gruppierung der in Frage stehenden Organe in den meisten Fällen eine auffallende Uebereinstimmung zwischen den Ophidiern und den Urodelen zu constatiren ist. So möchte ich vor Allem an die Ringelnatter erinnern, über deren Schnauzendrüse sich *Leydig* p. 603 folgendermassen



vernehmen lässt: »Es wurde bereits erwähnt, dass das vordere, das Os intermaxillare bedeckende Ende der Glandula maxillaris superior sich als ein Theil für sich absetzt, den man die Schnauzendrüse nennen kann. Bereits SCHLEGEL hat sie als »la rostrale« unterschieden. Sie ist wie eine ungefähr dreieckige, unpaare Partie zwischen den vorderen verschmälerten Enden der Oberkieferdrüsen von rechts und links als Schlussstück eingeschoben; sie steigt herauf bis zur Spitze der Nasenbeine, und deckt etwas seitlich die Knorpel der Nasenkapsel. Histologisch nähert sich ihr Bau dem der geraden Partie der Oberkieferdrüse, doch ist sie von einer mehr härteren Natur; ihre Epithelzellen sind hell und cylindrisch, und das in der Lichtung der Drüsenschläuche abgesetzte Secret hat an Weingeistexemplaren eine gewisse feste, streifige Beschaffenheit«.

Man sieht leicht ein, dass dies beinahe wörtlich auf *Spelerpes f.* angewendet werden könnte! Nicht minder erinnert der zwischen Orbita und äusserer Nasenöffnung gelegene Abschnitt jener »Glandula maxillaris superior« an das auf dem Oberkieferkörper liegende Gebilde gewisser Urodelen, wie auch die »Glandula labialis inferior« mit der von mir so genannten Gl. submaxillaris entschieden in eine Parallele zu setzen ist. Ob ein Vergleich der Submaxillardrüse des *Spelerpes f.*, des *Plethodon* und *Gymnophilus* mit der Gl. subling. ant. und post. erlaubt ist, wage ich nicht zu entscheiden.

Was die »Gl. nasalis« anbelangt, so erinnere man sich, was ich oben über die in die Nasenhöhle eindringenden Schläuche bemerkte und halte daneben folgende Worte unseres Autors: »Dieselbe wurde bekanntlich von JOH. MÜLLER an einer exotischen Coluber erkannt. Ich sehe die Drüse bei unserer in Rede stehenden einheimischen Art sehr deutlich als ein hinter der Nasenkapsel liegendes Organ von rundlicher Form, dabei aber mit einem Fortsatz etwas auf die Nasenkapsel heraufragend. Sie ist von Substanz eher hart als weich und besteht aus länglichen Schläuchen, deren getheilte Enden gern etwas angeschwollen sind. Nach dem Entdecker soll sie mit dem Thränen canal zusammen durch eine ziemlich starke Oeffnung am Gaumen ausmünden. So weit meine Erfahrung reicht, geht der Ausführungsgang, gleich wie ich es von den Sauriern gezeigt, in die Nasenhöhle«.

Sehen wir endlich, was über die Nickhautdrüse gesagt ist: »Die Drüse ruht ihrer Hauptmasse nach auf dem fibrösen Boden der Augenhöhle, vorn und unten um das Auge herumliegend. Im Allgemeinen von länglich platter Form, zeigt nur der hinter dem Auge vorstehende Theil Kerblinien oder ein Zerfallen in fingerförmige Lappen; im Uebrigen ist der zugeschärfte Rand der Drüse unregelmässig;

der gegen das Thränenbein oder den inneren Augenwinkel zugekehrte Theil erscheint verjüngt und zugespitzt«.

Sie stimmt also nicht allein in ihrer Lage, sondern auch in ihrer äusseren Configuration bis ins Kleinste mit jenem Gebilde überein, von dem ich angegeben habe, dass es, vom vorderen Augenwinkel entstehend, die untere Circumferenz des Bulbus umschlinge, um dann am hinteren Umfang des letzteren fingerartig auseinander zu fahren.

Als einziger Unterschied ist zu bemerken, dass bei *Coluber* nur ein Ausführungsgang existirt, in welchen sich seitliche Aeste einsenken, während wir bei den Urodelen jeden einzelnen Drüsenschlauch für sich ausmünden sehen.

Ich möchte anlässlich der HARDER'schen Drüse auch noch an die Aesculap-Schlange (*Coluber viridifl.* Lacep.) erinnern, indem man bei der weiten Verlängerung derselben nach rückwärts von der Orbita unwillkürlich an die betreffenden Gebilde von *Chioglossa* erinnert wird.

Aus Allem diesem geht hervor, dass die für die Ophidier gebräuchlichen Bezeichnungen auch auf die analogen Bildungen der geschwänzten Amphibien übertragen werden können. Dazu kommt aber noch eine Drüse ganz eigenthümlicher Art, nämlich diejenige, welche ich mit dem Namen *Gl. intermaxillaris* belege, während sie LEYDIG das einemal als »Kiefer« — das anderemal als »Schnauzendrüse« aufführt. GÖTTE (Entwicklungsgeschichte d. Unke, p. 654), welcher bei Betrachtung der Nasenhöhle von *Bombinator* ebenfalls auf dieses Organ zu sprechen kommt, macht folgende Bemerkung: »aus ihrer vorderen, unter der äusseren Oeffnung gelegenen Bucht geht abwärts und einwärts ein kleiner Blindsack ab, welcher von oben durch ein horizontal aus der Wand hervorgewachsenes Plättchen bedeckt wird, abwärts sich aber mit einer Drüse verbindet, welche vom Mundepithel aus sich zwischen die beiden Zwischenkieferschenkel entwickelt (Kieferdrüse, LEYDIG). Es dürfte daher jene Ausstülpung der Nasenhöhle einem JACOBSON'schen Organ, welches mit beiden Haupthöhlen des Gesichts in Verbindung steht, verglichen werden«.

Meine eigenen Untersuchungen über die Anuren werde ich weiter unten mitzuthellen Gelegenheit haben.

Zieht man in Betracht, was ich über die unmittelbar unter der Schnauzenspitze von *Spelerpes f.* und *Plethodon* liegende Drüse bemerkte, so geht aus den topographischen Beziehungen im Allgemeinen, wie aus den am Saum der Oberlippe befindlichen Mündungen klar hervor, dass wir hier und nirgends anders geradezu ein vollständiges Homologon der von LEYDIG mit *Gl. rostralis* bezeichneten Bildung vor uns haben. Wenn man sich die bei *Batrachoseps* auf-



tretende paarige Oberkieferdrüse auch bei *Spelerpes* f. vorhanden denkt, so erscheint die Schnauzendrüse eben so gut als Schlusstück oder Commissur der letzteren, wie wir dies z. B. von *Coluber* her kennen.

Für das in die Höhle des Zwischenkiefers eingelagerte und am Dach der Mundhöhle ausmündende Secretionsorgan sehen wir uns bei den Reptilien vergebens um ein Homologon um, und ich glaube deshalb um so mehr berechtigt zu sein, dafür den Namen *Glandula intermaxillaris* festhalten zu müssen.

Es fragt sich nun aber, ob wir überhaupt gut daran thun, die am ganzen Kopf zerstreuten drüsigen Bildungen nach den verschiedenen Regionen als einzelne, für sich bestehende, gut individualisirte Organe aufzufassen und immer wieder mit »*Glandula*« so und so zu bezeichnen? —

Dass diese Frage bezüglich der an dem *Diaphragma oris* und auch der im Zwischenkiefer liegenden Drüse, wie gleich begründet werden soll, füglich mit Ja zu beantworten ist, kann keinem Zweifel unterliegen, dagegen könnte man bei den auf der Oberfläche und den Seitentheilen des Schädels liegenden Gebilden aus folgenden zwei Gründen schwankend werden. Einmal findet man die verschiedenen Gruppen immer bis zur unmittelbaren Berührung aneinander gelagert, ja fast so gut wie immer in directer Verbindung durch eine grössere oder kleinere Anzahl von Schläuchen, wie ich dies z. B. zwischen der am Oberkiefer einer- und im vorderen Augenwinkel andererseits liegenden Partie hervorgehoben habe. Was nun den selbstständigen Character der Intermaxillardrüse anbelangt, so geräth man, wie oben angedeutet, leicht in die Lage, Zweifel darein zu setzen, und zwar aus folgenden Gründen. Zieht man die Kopfhaut z. B. bei *Plethodon* ab, so sieht man die unterliegende weisse Drüsenmasse in die auf der Schädeloberfläche frei mündende Oeffnung der Zwischenkieferhöhle förmlich hineinwuchern (Fig. 4), und sucht man die einzelnen Schläuche mit der Pincette hervorzuzerren, so gelingt dies nur in den seltensten Fällen; viel häufiger brechen die zarten Gebilde. Dadurch drängte sich mir unwillkürlich der Gedanke auf, dass die das *Cav. intermaxillare* erfüllende Drüsensubstanz unter denselben morphologischen Gesichtspunct falle, wie die die Schädeloberfläche bedeckenden Organe. Die Continuität zwischen beiden schien mir so unzweifelhaft, dass ich, trotzdem ich nun eines Besseren belehrt bin, nicht anstehe, den ganzen Gedankengang, wie er sich mir bei der ersten Untersuchung aufdrängte und so wie ich ihn damals niedergeschrieben habe, hier folgen zu lassen. Wollte man ein Bild gebrauchen, so könnte man sich in dem *Cavum intermaxillare* eine Quelle sprudeln

denken, welche das ihr von der Natur angewiesene Niveau bei einer grossen Anzahl von Urodelenarten (z. B. bei allen Tritonen und Salamandern) nicht überschreite, während sie dies bei den uns gerade jetzt interessirenden Formen im ausgedehntesten Maasse thut. Man kann sich weiter vorstellen, dass die Strömchen aus einer Materie bestehen, welche, nach den verschiedensten Richtungen fliessend, auf der Oberfläche des Craniums fest geworden ist. Setzen wir nun für das, was ich als »Strömchen« bezeichnet habe, den Namen Drüsenschläuche, so wird klar sein, dass ich mit diesem Gleichniss den organischen Zusammenhang aller auf der Schädeloberfläche liegenden Drüsenbezirke mit dem in der Zwischenkieferhöhle befindlichen Organ darthun wollte.

Dass gegen diese Auffassung von Seite dessen, was man bisher über die Bildungsgeschichte der Drüsen kannte, bedeutende Einwürfe zu machen sind, ist mir wohl bewusst, und ich habe auch lange versucht, die betreffenden Entwicklungsgesetze für das Zustandekommen der Intermaxillardrüse aufrecht zu erhalten. Dem standen auch für die Verhältnisse, wie sie uns bei dem Tritonen- und Salamandergeschlecht entgegentreten, durchaus keine Hindernisse im Wege. Hier handelt es sich ja um einen sehr beschränkten und dazu der Mundhöhle sehr nahe gelegenen Raum, der überdies mit letzterer in Folge der Configuration des Skelets in directer Communication steht. Was war natürlicher, als a priori anzunehmen, dass das Mundhöhlenepithel durch das Hinaufwuchern in jenes Cavum den Grund lege zur Entwicklung des betreffenden Organs. Damit stimmt nicht nur die oben citirte Notiz GÖTTE'S überein, sondern es weist auch das die Ausführungsgänge der Drüse auskleidende Flimmerepithel unverkennbar auf seinen oralen Ursprung hin.

Zieht man nun die oben geschilderten Befunde an Batrachoseps, Ptethodon etc. in Betracht, so sind meiner Meinung nach nur zwei Erklärungsversuche möglich. Entweder es sind sämmtliche auf der Oberfläche des Schädels vertheilte Drüsengruppen als Wucherungen des durch den Intermaxillarraum hindurchwachsenden Mundhöhlenepithels aufzufassen, oder man könnte annehmen, dass sowohl von der Hautfläche als von der Mundhöhle aus Drüsenschläuche in den Zwischenkiefer eingewandert seien. Diese hätten sich dann secundär mit einander verbunden, das heisst: ineinander geöffnet.

Endlich wäre es auch nicht undenkbar, dass es zwischen diesen beiden genetisch verschiedenen Elementen zu keiner organischen Verbindung käme, sondern dass die Schläuche nur dicht ineinander gefüllt liegen würden, so dass man also zwei ineinander steckende Drüsen zu unterscheiden hätte.



Dass die zuletzt geäußerte Auffassung die einzig richtige ist, kann ich nun mit voller Sicherheit behaupten, und zwar an der Hand von Frontalschnitten, die ich durch den ganzen Schädel der verschiedensten Urodelen legte.

Fig. 49 zeigt einen solchen von *Triton alpestris* bei schwacher Vergrößerung, und wir gewinnen durch denselben nicht nur eine klare Vorstellung von den topographischen Beziehungen dieses Organes bei sämtlichen Salamandrinen, sondern können im Einzelnen Folgendes darin beobachten. Unter der ziemlich dicken Epidermis (*E*) findet sich eine dunkle Pigmentschicht, welche sich arcadenartig in das unterliegende Drüsenstratum fortsetzt. Zwischen je zwei Pfeilern liegt eine sack- oder blasenförmige Drüse, deren Epithel auf der Abbildung nur an einzelnen Stellen (*a a'*) deutlich hervortritt; meistens erscheint die Kapsel von einer krümeligen oder staubartigen Masse erfüllt (*b b'*). Die grössten Drüsen (*a'*, *b'*) nehmen genau die Mitte ein und scheinen dort mit andern, welche in einem spaltförmigen Raum eingebettet liegen, unmittelbar zusammenzustossen. Letztere sind nichts anderes, als die im Cavum intermaxillare liegende Zwischenkieferdrüse (*Z Z*), und man sieht auf den ersten Blick, dass sie sich nicht nur durch ein ganz anderes Lichtbrechungsvermögen, sondern auch durch die histologischen Details und vor allem durch den schlauchförmigen Habitus von jenem Hautdrüsen-system unterscheidet. Letzteres bildet allerdings bei jenen Urodelen, bei denen wir den Schädel von einem Convolut tubulöser Drüsen eingenommen sehen, kein unterscheidendes Merkmal, jedoch genügen die beiden andern Anhaltspunkte, um sie auch hier in die Kategorie jener Organe zu stellen, die man als Parotiden und Seiten-drüsen in der Amphibienwelt zu bezeichnen gewohnt ist. Gerade bei *Plethodon* finde ich die gegenseitige Anlagerung der beiden Drüsenarten noch viel inniger als bei unserm *Triton*, immer aber, und dies ist ein für allemal festzuhalten, zieht sich eine zarte Binde-gewebslage zwischen beiden hindurch (*B*) und deutet so von vornherein eine morphologische Differenzirung an. Rechts und links vom Cavum intermaxillare liegen die Nasenhöhlen (*N N*), in denen man eine da und dort auftretende Knorpelauskleidung (*K K*), ein Drüsenstratum, ungefähr vom Character der Hautdrüsen (*DD*), und das Riechepithel (*R*) mit Flimmerzellen unterscheiden kann. Gegen die Mundhöhle herein ist der Schädel von der Schleimhaut mit ihrem Wimperepithel (*WE*) überzogen. Wesentlich gefördert wird das Verständniss von den Lagebeziehungen der Intermaxillardrüse zum Schädelgerüst durch die Fig. 43 (*Salamandra mac.*), deren einzelne Theile der Deutlichkeit wegen mit verschiedenen Farben bezeichnet sind.

Der intensiv schwarz gezeichnete Raum (*Ci*) stellt die Intermaxillarböhle im Sagittalschnitt dar und wird nach rückwärts gegen die Schädelhöhle (*Cc*) zu von der Cartilago ethmoidalis begrenzt (*E*). Diese bildet auch noch die innerste Lage des Daches (*D*) und wird erst ganz allmählig nach vorn zu einer papierdünnen, zungenförmigen Lamelle, welche wenige Millimeter vom Os intermaxillare (*Oi*) aufhört, so dass der Zwischenkieferraum in dieser kleinen Ausdehnung nur von Haut bedeckt wird; weiter nach hinten schiebt sich zwischen das äussere Integument und die Knorpellamelle das Stirnbein (*Of*) ein. Der Boden wird nur an zwei Punkten von einer festeren Grundlage gebildet, nämlich vorn vom zahntragenden Theile des Zwischenkiefers und hinten von einem Ausläufer des Ethmoidalgerüstes (*A E*). Im ganzen übrigen Bezirk spannt sich die Schleimhaut des Mundes (*S*) zwischen den beiden Vorderenden der Vomeropalatina aus und wird, wie oben schon angegeben, von den Ausführungsgängen der Drüse durchsetzt. Ueber die Zusammengehörigkeit der übrigen Drüsenpartieen kann kein Zweifel existiren, so dass man bei diesen Amphibien geradezu von einer einzigen grossen labyrinthisch sich verzweigenden Kopfdrüse sprechen und statt der Bezeichnung *Glandula rostralis*, *Glandula frontalis*, die Ausdrücke *Pars rostralis*, *Pars frontalis* etc. gebrauchen könnte.

Ich gehe jetzt zur genaueren Betrachtung jenes Drüsenabschnittes über, welcher sich in der Augenhöhle findet.

Es musste für mich das Studium dieser Verhältnisse von um so grösserem Interesse sein, als ich mit Recht vermuthen konnte, damit die primitivsten Anlagen jener Apparate des Auges aufgefunden zu haben, welche man als »accessorische« zu bezeichnen gewohnt ist. Ich muss deshalb etwas weiter ausholen und einen kurzen Blick auf die Literatur werfen.

Daraus erfahren wir, dass jenes Organ am innern Augenwinkel, welches man *Glandula membranae nictitantis*, oder HAR-  
DER'sche Drüse zu nennen pflegt, nicht nur bei Säugern und Vögeln, sondern auch bei Reptilien in starker Ausbildung getroffen wird. Dass es bis in die neueste Zeit als Thränendrüse aufgefasst wurde, ist von LEYDIG mit Recht gerügt und dafür die richtige Bezeichnung: Nickhautdrüse ein für allemal eingeführt worden. Zugleich hat der verdiente Forscher die eigentliche, im äusseren oder hinteren Augenwinkel über dem Augapfel gelagerte Thränendrüse bei *Lacerta* und *Anguis* nachgewiesen. Was nun die Classe der Amphibien betrifft, so wollte es mir lange nicht gelingen, hierüber etwas Sicheres in Erfahrung zu bringen. So lese ich bei CUVIER (*Leçons d'Anatomie*) nur



die kurze Bemerkung: »Dans les tortues d'eau douce, on trouve deux petites glandes noirâtres, qui existent aussi dans les crapauds et les grenouilles, mais dont je ne connais pas bien les canaux excreteurs«.

Schon etwas ausführlicher ist STANNIUS, welcher sagt: »Eine Orbitaldrüse, die, gemäss ihrer Lage am vorderen Augenwinkel, der HARDER'schen Drüse entspricht, scheint den meisten Batrachia (das sind für STANNIUS die Anuren) zuzukommen«. Er knüpft daran die Bemerkung: »eine nähere Untersuchung derselben bleibt Desiderat. Sie ist zuerst erwähnt von PETIT in den Mémoires de l'Academie des sciences. Paris 1737. — Auch DUGÈS hat sie (p. 424) beachtet, nennt sie aber Thränenrüse«.

Ueber die geschwänzten Amphibien äussert sich ST. nur kurz, aber sehr bestimmt: »Drüsige Gebilde in der Circumferenz des Bulbus fehlen den Urodelen«. Dass hierin LEYDIG weiter gesehen als STANNIUS, beweist uns folgende Bemerkung in seinem Lehrbuch der Histologie: »Die Augenlidbildungen niederer Wirbelthiere haben die histologischen Charactere von verdünnter äusserer Haut, daher auch die Hautdrüsen, wenn welche vorhanden sind, wie z. B. bei den Batrachiern, in den Lidern zugegen sich zeigen«.

Von demselben Autor erfahren wir an einem andern Orte (Ueber Organe eines sechsten Sinnes) Folgendes: »Ueber die ganze Fläche des Körpers weg erstrecken sich diese Organe (sc. Hautdrüsen), selbst auf der durchsichtigen Nickhaut der Frösche und Kröten vermag man sie so gut, wie auf dem Trommelfell und den Schwimmbäuten zu finden. Meist stehen sie sehr dicht zusammen, in andern Fällen jedoch, wie z. B. gerade auf der Nickhaut, rücken sie weiter auseinander; gewisse kleine Gegenden sind auch ganz drüsenlos«.

Das ist Alles, was ich aus der Literatur über den fraglichen Punct ermitteln konnte. Ich wandte mich deshalb brieflich an meinen verehrten Lehrer Herrn Prof. LEYDIG und trug ihm die Bitte vor, mir aus dem reichen Schatz seiner Erfahrungen mitzutheilen, was ihm über das fragliche Thema Näheres bekannt geworden sei? Die mir in freundlichster Weise gewordene Auskunft erlaube ich mir hier wörtlich wiederzugeben: »Ich meine mich erinnern zu können, dass ich die HARDER'sche Drüse nicht blos (bei Triton) beobachtet habe, sondern auch eine Skizze davon in meinen Papieren besitze«.

Ich muss gestehen, dass mich diese Antwort nicht wenig überraschte, da ich schon früher gerade auf die Auffindung dieses Organs meine specielle Aufmerksamkeit gerichtet hatte; so erst wieder im Laufe des letzten Jahres, anlässlich meiner Studien über die italienischen Molche. Weder bei Salamandrina perspicillata noch bei Spelerpes

fuscus, und ebensowenig bei *Trit. cristatus* und *Salam. maculata* vermochte ich eine Spur davon zu entdecken. So gewiss ich auch meiner Sache zu sein glaubte, so wurde ich doch durch die oben citirten Worte LEYDIG's schwankend gemacht und ging noch einmal an die Untersuchung der genannten Thiere, ohne jedoch ein glücklicheres Resultat zu erzielen.

Wenn es mir nun auch nicht gelingen wollte, ein der HARDER'schen Drüse der Anuren homologes Gebilde am inneren Augenwinkel zu entdecken, so versäumte ich doch nicht, nachzusehen, ob die oben beschriebene Drüsenpange am unteren Augenlid von *Batrachoseps* nicht auch vielleicht bei andern Urodelen vorkäme?

Dies ist nun auch wirklich der Fall, und ich konnte sie nicht allein bei sämtlichen mir zu Gebote stehenden Salamandrinen — und dies waren sechzehn Arten — sondern auch bei *Siredon pisciformis* und *Menobanchus*, also in der Familie der Ichthyoden nachweisen. Es kann somit wohl keinem Zweifel unterliegen, dass sämtliche Urodelen diese Drüse besitzen, ja sie beschränkt sich, wie ich sehe, nicht allein auf diese Thiergruppe, sondern kommt höchstwahrscheinlich auch sämtlichen Anuren zu. Sicher darstellen konnte ich sie bei folgenden Arten:

*Pelobates*,

*Calamita*,

*B. cinereus*,

*B. viridis*,

*B. american.*,

*Pelodytes* (junges Exemplar, das ich bei Mentone gefangen hatte),

*Discoglossus pictus*,

*Rana esculenta*,

*Rana temporaria*,

*Hyla arborea*.

Was die Lage und Form dieses Organs im Grossen und Ganzen betrifft, so stimmt sie vollkommen mit dem oben beschriebenen Verhalten bei *Batrachoseps* überein, das heisst, es handelt sich überall um jenen bandartig platten Drüsenkörper, welcher den Bulbus von unten her umgreifend, an der vorderen und hinteren Circumferenz mehr oder weniger weit emporragt. Gegen den inneren Augenwinkel verschmälert er sich bei einigen Arten, während er bei andern gleichmässig dick bleibt!

Was seine Beziehungen zum unteren Augenlid anbelangt, so tritt uns hier eine grosse Verschiedenheit insofern entgegen, als wir bei



gewissen Urodelen (*Batrachoseps*, *Desmognathus fusc.* u. a.) die äussere Haut des Augenlids mit leichter Mühe vom Bulbus abziehen, resp. von der Conjunctivalschleimhaut abheben können, ohne dass die unterliegende Drüse mitgerissen oder in irgend welcher Weise verletzt werden würde. Bei anderen Arten, z. B. bei *Amblystoma fasciatum*, *Spelerpes fuscus*, *Ellipsoglossa naevia*, ist diese starke Differenzirung von der Haut nicht zu beobachten, und bei jedem Versuch, die Drüse zu isoliren, findet man sie an verschiedenen Stellen der Haut so fest angelagert, dass sie in toto ohne Verletzung nicht frei zu präpariren ist. Noch viel mehr in die Haut eingewachsen erscheint uns das Organ bei *Salamandra maculata* und *atra*, sowie bei den vier Arten unserer deutschen Tritonen, und hier ist es geradezu unmöglich, das Eine ohne das Andere frei zu bekommen.

Schaut man bei den letztgenannten Thieren auf die dem Bulbus zugekehrte Seite des ausgeschnittenen Augenlids, so erscheint uns das Organ schon bei schwacher Loupenvergrösserung als eine halbmondförmige, mit dem freien Lidrand ungefähr parallel ziehende, weisslich trübe Falte, von der es sehr zu verwundern ist, dass sie nicht schon früher die Aufmerksamkeit der Forscher auf sich gezogen hat. Möglich ist, dass LEYDIG nach der oben angeführten Bemerkung über die histologischen Charactere der Augenlidbildungen niederer Thiere, das Gebilde gesehen hat; jedenfalls aber hat er es damals nach seinen eigenen Worten im Sinne von gewöhnlichen Hautdrüsen gedeutet, womit ich in den Fällen wenigstens, die ich näher zu untersuchen Gelegenheit hatte, nicht ganz einverstanden sein kann.

Ich habe dafür zwei Gründe anzuführen: erstens öffnen sich die Schläuche, wie schon oben bemerkt, auf der Conjunctivalfäche, und zweitens ist die Cutis ausserdem noch mit den gewöhnlichen sackförmigen Drüsen versehen, welche auf der freien Hautoberfläche ausmünden.

Anlässlich der Beschreibung des *Batrachoseps* habe ich erwähnt, dass sich die Schläuche des bezüglichen Drüsenkörpers bald mehr, bald weniger schlängeln, oder auch vollkommen gerade verlaufen. Ich habe dazu noch nachzutragen, dass jeder einzelne Schlauch an seinem blinden Ende eine mehr oder weniger deutliche Auftreibung zeigt und sich da und dort gabelig verzweigt (Fig. 12).

Dasselbe Verhalten zeigen noch einige andere amerikanische Urodelenarten, z. B. *Desmognathus* und *Plethodon glutinosus*, während ich bei den Ichthyoden sowohl als bei *Salamandra* und *Triton*, sowie bei sämtlichen Anuren einen vollkommen gestreckten Verlauf der Schläuche beobachten konnte. Hier steht Cylinder an Cylinder, und das Ganze

sieht aus wie eine Pallisadenreihe, deren Elemente genau parallel zu einander gestellt sind.

Ob das soeben beschriebene drüsige Organ dasselbe ist, von welchem LEYDIG in seiner brieflichen Mittheilung an mich spricht und das er als HARDER'sche Drüse auffasst, kann ich nicht entscheiden, bin aber geneigt, dies anzunehmen, weil ich sonst bei der Gattung Triton wenigstens kein anderes drüsiges Gebilde in der Orbitalhöhle aufzufinden im Stande bin. Welche Bedeutung ich demselben beimesse, soll später an der Stelle zur Sprache kommen, wo ich auch von der morphologischen Stellung jener Drüsenmasse handle, welche sich bei jenen amerikanischen Molchen von der Schädeloberfläche continuirlich in die Augenhöhle herabzieht, um deren vordere Wand (Hinterfläche des Cavum nasale) auszukleiden.

Ehe ich die gröberen Formverhältnisse der Kopfdrüsen verlasse, sei es gestattet, noch einen Blick auf die Zwischenkieferdrüse der Anuren zu werfen, der ich eine genauere Aufmerksamkeit geschenkt habe.

#### Glandula intermaxillaris von *Rana esculenta*.

Als unterscheidendes Merkmal den Urodelen gegenüber ist vor Allem hervorzuheben, dass sie hier nicht in die Höhle des Septum narium, sondern ihrer Hauptmasse nach vor das knorpelige Nasengerüst zu liegen kommt. Sie stösst nach rückwärts an die Stelle, wo das Dach desselben mit nach vorn schauender Convexität in den Boden übergeht. Ebendasselbst bricht jederseits der starke Ramus nasalis Trigemini hervor, welcher rechts und links am Septum nasale hinstreichend, hier den Nasenraum verlässt, um die Drüsensubstanz zu durchsetzen und in der Haut der Schnauzenspitze zu endigen, ein Verhalten, welches dem der Urodelen ganz analog ist.

Von der Schnauzenspitze her wird die Drüse von den aufsteigenden Schenkeln des Zwischenkiefers umspannt und wird theils von ihnen selbst, theils von der Cutis bedeckt. Fig. 45 zeigt bei *aaa* ihren Hauptverbreitungsbezirk und giebt uns zugleich einen Begriff von den topographischen Beziehungen jenes Raumes, welcher nach hinten vom knorpeligen Nasengerüst (*Ng*), nach vorn vom Zwischenkiefer (*ZK*) und nach beiden Seiten hin vom Oberkiefer (*OK*) begrenzt wird. Der Boden wird nur zum kleinsten Theil von Knochen gebildet, und zwar ist es die nach hinten spitz zulaufende paarige Gaumenplatte (*GP*) des Zwischenkiefers, welche hier allein in Betracht kommt. Man vergleiche damit die Figur 46 (*GP*), aus welcher auch hervorgeht, dass nicht nur der letztgenannte Abschnitt des Zwischenkiefers, sondern auch dessen ganzer zahntragender Rand wesentlich tiefer steht, als das durch den



Boden der knorpeligen Nasenkapsel (*NK*) und die *Ossa palatina* (*P*) gebildete Gaumengewölbe. Das bewirkt noch eine Vergrößerung der Communicationsöffnung zwischen dem in Frage stehenden Raume und der Mundhöhle Fig. 48 \*. Interessant waren mir zwei zarte Knorpelbälkchen, welche an der vordersten Grenze des der Mundhöhle zugewandten hyalinen Bodens vom Cavum nasale entspringen und die Drüsenmasse in der Sagittalebene durchsetzen. Sie steigen nach oben und vorn und erreichen eine Rinne am medialen Rand der Unterfläche des Zwischenkieferastes jederseits, welchen sie wie zwei Strebepfeiler vom Schädel abheben (Fig. 46 SS).

In dem Augenblick, wo sie diese erreichen, erscheinen sie medianwärts abgeknickt und laufen unter starker Verjüngung nach vorn, wo sie in dem Winkel ihr Ende erreichen, den der zahntragende und der aufsteigende Ast des Zwischenkiefers miteinander erzeugen.

Ich habe diese Bildungen, welche nur allzuleicht bei der Entfernung der sie dicht einwickelnden Drüsensubstanz mit zu Grunde gehen, deshalb einer genaueren Würdigung unterzogen, weil sie von früheren Beschreibern des Froschschädels — und deren ist wahrhaftig Legion — übersehen worden zu sein scheinen. So vermisse ich sie in *ECKER'S* Anatomie des Frosches, ebenso in dem betreffenden Abschnitt von *BRONN'S* Klassen und Ordnungen des Thierreichs; ja selbst *PARKER* (Phil. Transact. of the Royal Soc. 1874), der doch den Froschschädel anatomisch bis ins feinste Detail verfolgte, scheinen sie entgangen zu sein.

Der ganze zwischen der Intermaxillarröhle und dem Gaumengewölbe klaffende Spaltraum wird im Uebrigen von einem derben Bindegewebsstratum und der Mundschleimhaut abgesperrt, welche beide zusammen eine wallartige Duplicatur des freien Kieferrandes zu Stande bringen und zu beiden Seiten eine hügelartige Prominenz erzeugen (Fig. 44 *P. P.*). Hinter diesem dicken Saum gelangt man in eine tiefe Furche und von da in das Niveau des Gaumengewölbes, und bemerkt im vordersten Winkel desselben eine die Schleimhaut durchsetzende und mit ihrer Convexität nach rückwärts schauende, halbmondförmige Spalte, welche man an jedem frischen Schädel zur Ansicht bringen kann, wenn der anhaftende Schleim sorgfältig abgepinselt wird. Noch viel deutlicher gewahrt man dieselbe, nachdem das Präparat einige Tage in *MÜLLER'S*cher Flüssigkeit gelegen hat und darauf mit *BEALE'S*chem Carmin behandelt worden ist. Dazu ist nur die Vergrößerung mittelst einer guten Loupe nothwendig, um jedoch vollständig in's Klare zu kommen, muss man zu stärkeren Vergrößerungen, etwa zu dem System IV von *HARTNACK*, greifen, und man wird erkennen, dass die Bildung, welche vorher als einfache schnittförmige Continuitätstrennung

der Mundschleimhaut erschienen war, das Resultat ist von 20—25 dicht aneinander liegenden rundlichen Oeffnungen. Zwischen denselben fehlt so gut wie jegliches Zwischengewebe und das Ganze macht einen perl-schnurartigen Eindruck.

Schlägt man nun die Mucosa vorsichtig gegen die Schnauzenspitze zurück, so erkennt man, dass jene Oeffnungen nichts anderes waren, als die Mündungen der theils in gerader, theils in schräger Richtung verlaufenden Ausführungsgänge der Gl. intermaxillaris (Fig. 14 *D*). Es sind gleichmässig dicke, cylindrische Schläuche, welche sich von aussen nach innen mehr und mehr verlängern, so dass ihre freien Enden die oben genannte halbmondförmige Linie erzeugen. Zwischen letzterer und dem Vomer spannen sich jederseits kräftige Nervenstränge aus, welche vom Ramus ophthalmicus des Trigemini stammen und sich an den Ausführungsgängen zu verästeln, resp. zu verlieren scheinen. Sie sind auf der betreffenden Abbildung nicht mitgezeichnet.

Noch bleibt uns übrig, über das Dach der Intermaxillarregion, welche man als eigentliches Vorwerk des Schädels betrachten kann, Einiges hinzuzufügen. Ausser den schon früher angeführten, aufsteigenden Schenkeln des Zwischenkiefers (Fig. 15 *A*) betheiligt sich daran noch ein vom knorpeligen Nasengerüst entspringender breiter Fortsatz (*D*), der sich mit der vorderen Verbreiterung des Oberkiefers (*OK*) verbindet. Beide zusammen formiren zwei seitliche Spangen, und schaut man nun auf die Schnauzenspitze eines sorgfältig macerirten Präparates, so führen drei weite Fenster (Fig. 15 *aaa*) aus dem Praenasalraum hinaus an die freie Schädeloberfläche. Diese werden von aussen nach innen durch folgende drei Schichten geschlossen: Haut, Muskellage und fibröses Gewebe. Was die erste anbelangt, so haftet sie fester an, als an irgend einem andern Theile des Craniums und zeigt sich auch etwas verdickter. Darunter folgt eine Muskelschicht, welche in eine mittlere, unpaare und eine seitliche, paarige Portion zerfällt. Jene erinnert auf den ersten Blick an den *M. mylohyoideus* des Menschen und spannt sich zwischen den aufsteigenden Aesten des Zwischenkiefers aus. ECKER (l. c.) nennt ihn *M. intermaxillaris* s. *dilatator narium* und fügt folgende Bemerkung bei: »Dieser kleine Muskel füllt den Zwischenraum zwischen den aufsteigenden Aesten der Zwischenkiefer und besteht aus schräg aufsteigenden, sich kreuzenden Fasern, welche an dem einen der genannten Knochen entspringen und am gegenüberliegenden sich inseriren. Er nähert die aufsteigenden Aeste der Zwischenkiefer einander, so dass diese mit ihren oberen Enden sich gegen einander neigen. Gleichzeitig mit dieser Bewegung treten die Nasenflügelknorpel ausein-



ander und die Nasenlöcher erweitern sich, so dass man diesen Muskel auch passend als *Dilatator narium* bezeichnen kann«.

Wenn man damit die oben beschriebene Lage der Drüse in Erwägung zieht, so kann es keinem Zweifel unterliegen, dass dem Muskel noch eine weitere und wie mir scheint nicht minder wichtige Function zukommt, indem er durch die Fähigkeit, die Zwischenkieferäste zu bewegen, zugleich auch als ein *Compressor* der Drüse wirken muss. Dabei wirken die oben als *Strebepeiler* beschriebenen, von unten an den Knochen herantretenden Knorpelbälkchen wie elastische Federn, welche die nach einwärts und abwärts gezogenen Zwischenkieferschenkel wieder aufzurichten im Stande sind. Sie sind somit in physiologischer Hinsicht als Ersatz für einen fehlenden Antagonisten des *M. intermaxillaris* zu betrachten.

Nicht nur der letztgenannte Muskel wirkt als *Compressor* der Drüse, sondern auch der seitlich gelegene paarige Muskel, welchen ECKER als *M. lateralis narium* beschrieben hat. Er spannt sich aus zwischen dem lateralen Rande des aufsteigenden Zwischenkieferastes und der Spange, welche von jenem Knorpelfortsatz des Nasengerüstes und dem Oberkiefer (Fig. 15 *D* und *OK*) gebildet wird.

Ich habe mich bemüht, einen ähnlichen, auf die Entleerung des Drüsensecrets berechneten Apparat bei den Urodelen aufzufinden, jedoch ohne Erfolg, und ich bin deshalb geneigt anzunehmen, dass hier nur ein passives Moment, nämlich die an dem Gaumen vorbeistreichende (siehe unten den Holzschnitt) Zunge, sowie die in die Mundhöhle eingebrachte und durch den Schluss des Unterkiefers gegen den Gaumen gepresste Beute in Betracht kommen kann. Die in der Drüse so spärlich vorhandenen Muskelemente könnten, sollte man glauben, kaum ausreichen, um eine plötzliche und, wie wir später sehen werden, absolut nöthige copiose Entleerung des Organs zu Stande zu bringen.

Hierin liegt jedoch nicht der Hauptunterschied zwischen den geschwänzten und ungeschwänzten Amphibien, sondern vielmehr in dem verschiedenen Verbreitungsbezirk der *Glandula intermaxillaris*. Den Skeletverhältnissen des Vorderkopfes entsprechend, ist sie bei den ersteren auf den ringsum von Knochen (*Tritonen* und *Salamandrina persp.*) oder theilweise von Knorpel (die übrigen Urodelen) begrenzten Zwischenkieferraum beschränkt, ohne sich in die Nasenhöhle fortzusetzen. Beide Hohlräume stehen allerdings miteinander in Verbindung, und zwar bei den *Tritonen* mittelst eines haarfeinen Canälchens, bei *Salamandrina* durch eine grössere schlitzzartige Oeffnung zwischen den hakenförmigen Fortsätzen des Stirnbeins und einer in der

Sagittalebene emporspringenden Leiste des Vomeropalatinum. Vergl. hierüber Tafel VIII, Fig. 46 meiner Arbeit über Salamandrina.

Durch diese alle Urodelen characterisirende Oeffnung gelangt der Ramus nasalis Trigemini von der Nasenhöhle in den Zwischenkieferraum, um von hier aus die vordere Circumferenz des Intermaxillarbeins zu durchbrechen und in der Haut der Schnauzenspitze zu endigen.

Die Oeffnung wäre somit, wie oben schon angedeutet, morphologisch mit jener in Parallele zu setzen, welcher wir an der vorderen Circumferenz der knorpeligen Nasenkapsel von *R. esculenta* begegnet sind. Auf diese richtete ich ein ganz besonderes Augenmerk, da sie gross genug wäre, um neben dem austretenden Trigemini einigen Drüsen-schläuchen aus dem Praenasalraum zum Eintritt in die Nasenkapsel dienen zu können. Es gelang mir jedoch nicht, letztere mit Sicherheit zu erkennen; auch durch Anfertigung von Frontal- und Sagittalschnitten durch den ganzen Schädel vermochte ich nur so viel festzustellen, dass einzelne Schläuche sich allerdings in den Anfang des Canales hineinbegaben, ohne jedoch eine deutliche Verbindung mit den in der Nasenhöhle befindlichen Drüsen-schläuchen einzugehen.

Uebrigens ist auch dieser Communicationsweg, wie Fig. 45 zeigt, keineswegs der einzige, durch den die Drüse in das Cavum nasale einwandern könnte. Viel bequemer geschieht dies von den seitlichen Bezirken des Praenasalraumes aus, unter der Knorpelspanne hindurch, welche das Nasengerüst mit dem Oberkiefer verbindet (Fig. 45 D). Von derselben Stelle aus wächst das Organ auch in die gegen das Cavum nasale (Fig. 45) klaffende Höhle des Oberkiefers herein. Ihre Hauptausbreitung findet in der Nasenkapsel, entlang dem Septum statt, sie schiebt sich jedoch auch blindsackartig (cfr. GÖRTE l. c) zwischen die Knorpellamellen ein, welche der Ausbreitung der Riechnerven dienen. So namentlich zwischen dem knöchernen Boden der Höhle und der unteren Fläche einer aus der Vorderwand hervorstehenden Knorpellamelle. Vergl. hierüber Fig. 47, welche einen Frontalschnitt durch die rechte Nasenhälfte von *Bombinator igneus* repräsentirt. Man ersieht daraus, eine welche mächtige Entfaltung die Drüse innerhalb des Nasenraumes findet und bemerkt eine wesentliche Farbendifferenz zwischen ihrer oberen (a) und unteren (b) Partie, so dass man an zwei physiologisch verschiedene Drüsen denken könnte. Beiläufig sei es auch gestattet, auf das merkwürdige Knorpelgerüst hinzuweisen, das auf das Auffallendste an drei Muschelbildungen (cde) mit eben so vielen auf dem vorliegenden Schnitt in sich abgeschlossen erscheinenden Nasengängen erinnert. Die breiten, bräunlichen Streifen auf dem Bilde, das, wie der erste Blick lehrt, der Uebersichtlichkeit wegen nur theilweise ausgeführt



ist, sollen die Ausbreitung des Riechepithels, und die blauen Partien die Knorpelzonen veranschaulichen. Eine passende Ergänzung mag die Figur 48 (*Bufo viridis*) liefern, zu welcher ich Folgendes zu bemerken habe. Der Schnitt ist dicht neben der Medianebene so geführt, dass nicht nur das ganze Septum noch auf die andere Seite fiel, sondern auch eine gegen die Medianebene gerichtete blindsackartige Ausstülpung des Riechsackes noch angeschnitten wurde (*R*). Diese ist mit einem dichten Kranz von Drüsensubstanz (*D*) umwickelt, auf welchen dann die mit blauer Farbe bezeichnete Nasenkapsel folgt. Ferner lehrt die Abbildung, dass die ganze Schnauzenspitze der ungeschwänzten Batrachier eigentlich nur aus Drüsensubstanz aufgebaut wird, da die geringen Knochensubstrate im Verhältniss zu ihrer Masse so gut wie gar nicht in Betracht kommen.

### Histologisches.

Von sämtlichen Kopfdrüsen habe ich nur das das untere Augenlid umgürtende, sowie das am Boden der Mundhöhle und im Zwischenkieferraum befindliche Organ einer genaueren Prüfung unterzogen. Ich wählte dazu solche Thiere, welche mir in lebendem Zustand zur Verfügung standen, so dass ich sämtliche technischen Hilfsmittel, insofern sie mir angezeigt schienen, zu ihrer Darstellung in Anwendung bringen konnte. Spiritusexemplare sind hierzu durchaus unzulänglich und so musste ich von vornherein darauf verzichten, die schlauchartigen Bildungen auf der Schädeloberfläche jener amerikanischen Urodelen bis ins feinste Detail zu studiren.

Was ich darüber mit Sicherheit aussagen kann, ist dies, dass sie sich in ihrem Bau ziemlich nahe an die gewöhnlichen, sackartigen Hautdrüsen unserer Tritonen anschliessen, d. h. ebenfalls ein hohes feinkörniges Cylinderepithel besitzen. Bildungen, wie sie LEYDIG aus der sogenannten Parotis von *Salamandra maculata* beschreibt, und welche einerseits aus dem eigentlichen Zellkörper, andererseits aus der innig damit verbundenen, abgeschiedenen Secretmasse bestehen, konnte ich bei jenen Arten nicht zur Anschauung bringen.

Was nun die drei andern Drüsenarten anbelangt, so erzielte ich durch die Einwirkung der MÜLLER'schen Flüssigkeit, sowie durch Einlegen in Jodserum und Chromsäure von  $\frac{1}{50}$  Proc. mit darauf folgender Färbung in BEALE'schem Carmin die besten Resultate.

Für alle Kopfdrüsen charakteristisch ist der langgestreckte, cylindrische Zelleib mit einem rundlichen, feingranulirten Kern, welcher, wie bei den Speichenzellen der Säuger, an das der Propria zuschauende Ende der Zelle gerückt erscheint (Fig. 44). Er ist durch einen hellen,

stark lichtbrechenden Saum wie durch einen Rahmen von dem übrigen Theil der Zelle scharf abgesetzt.

Dasselbe Verhalten scheint auch LEYDIG beobachtet zu haben, wenn er von einer Art »Rinde« und »Marksubstanz« gewisser Zellen spricht.

Jener Abschnitt, welcher dem Drüsenlumen zusieht und der als der eigentliche Zellkörper zu betrachten ist, zeigt bei frischen Präparaten aus der Intermaxillardrüse eine homogene, milchglasartige Beschaffenheit und erinnert gerade durch diese grosse Differenz an die Beobachtungen KUPFFER'S (Ueber Differenzirung des Protoplasmas in den Zellen thierischer Gewebe. Schriften des naturw. Vereins f. Schleswig-Holstein. Kiel 1875. III. H.), wonach darauf der Begriff des »Paraplasma« (homogene Grundsubstanz) im Gegensatz zum »Protoplasma« (feinkörnige, fibrilläre Substanz) meist in der Nähe des Kerns zur Anwendung kommen kann.

In vielen Fällen, aber nicht immer, bemerkt man an dem der Propria zuschauenden Zellende einen hell glänzenden Hakenfortsatz, auf den ich schon an anderer Stelle (l. c.) aufmerksam gemacht habe. In wie weit diesem Gebilde für die Beurtheilung des individuellen Zellcharacters ein Werth beizulegen ist, wage ich nicht zu entscheiden, bis ich darüber ausgedehntere Erfahrungen gesammelt haben werde. Jedenfalls ist die Sache einer wiederholten Beobachtung werth, zumal seit LORR (Ueber den feineren Bau u. die physiol. Regeneration der Epithelien, insbesondere der geschichteten Pflasterepithelien) in jüngster Zeit nachzuweisen versucht hat, dass gewisse Zellformen einfach auf wechselseitige Druckverhältnisse, auf Abplattung etc. zurückzuführen seien.

Ausser diesen Hakenfortsätzen finden sich in der Nähe des Propriandes der Zelle noch andere fadenartige Anhängsel, die mein Interesse im allerhöchsten Grade in Anspruch genommen haben. Sie besitzen, was man gleich auf den ersten Blick gewahr wird, eine ganz andere Lichtbrechung, d. h. nicht jenen glasartig hellen Glanz, sondern eine blasse, mehr oder minder körnige Beschaffenheit. Wenn ich auch von Anfang an den Verdacht hegte, dass ich es vielleicht mit Nervenelementen zu schaffen haben könnte, so gelang es mir doch nicht, an der Intermaxillardrüse der Urodelen zu einer sicheren Erkenntniss zu gelangen. Ich versuchte daher mein Heil bei den Anuren, bei denen ich um so mehr erwarten konnte, günstige Resultate zu erzielen, als es mir immer aufgefallen war, wie sehr der aus der Nasenkapsel hervorbrechende kräftige Nerv an Stärke eingebüsst hat, wenn wir ihm nach Durchsetzung des Praenasalraumes unter der Haut der Schnauzenspitze wieder begegnen. Wo anders konnte er seiner Hauptmasse nach geblieben sein, als in der Drüsensubstanz?

Ich versuchte nun zunächst mit Ueberosmiumsäure in der Weise



PHYSIOLOGICAL  
LABORATORY,  
CAMBRIDGE

vorzugehen, dass ich am frischen Präparat so dünne Schnitte anfertigte, als dies bei der Weichheit desselben nur immer möglich war, und diese dann in die Flüssigkeit ( $\frac{1}{2}$  Proc.) brachte. Was mir darauf zu Gesicht kam, waren zahlreiche tiefgeschwärzte, also markhaltige Nerven, die die ganze Drüsensubstanz mit einem wahrhaft labyrinthischen Faserwerk durchsetzen.

Nie gelang es mir jedoch, einen markhaltigen Nerv mit einem Drüsenschlauch, geschweige denn mit den Epithelien in Verbindung treten zu sehen, so dass ich mich in diesem Punkte wenigstens der grossen Zahl Jener anschliessen muss, welche vergeblich um Darstellung der von PFLÜGER an den Speicheldrüsen des Ochsen und Kaninchens erzielten Resultate sich bemühten.

Dagegen muss ich letztgenannten Forscher in andern und, wie mir scheint, sehr wesentlichen Punkten auf das Entschiedenste bestätigen. So vor allem bezüglich der auch von HENLE und KRAUSE in der Parotis aufgefundenen multipolaren Ganglienzellen, resp. ihrer Beziehungen zu der einzelnen Drüsenzelle. Dieselben wurden bekanntlich von KÖLLIKER, BOLL und HEIDENHAIN, wie PFLÜGER sich ausdrückt, »mit einer bemerkenswerthen Uebereinstimmung und mit grosser Bestimmtheit für indifferente Gebilde erklärt, welche ein Reticulum bildeten und zu dem Bindegewebe gerechnet werden müssten. Nach KÖLLIKER und BOLL sind es diese Zellen, welche die Membrana propria (Korbgeflecht) darstellen«. PFLÜGER hat auf die ihm von dieser Seite gemachten Einwürfe die Untersuchung dieser Gebilde nochmals »mit aller Gewissenhaftigkeit« aufgenommen und konnte seine früheren Angaben nur durchaus bestätigen.

Was meine eigenen Erfahrungen anbelangt, so bin ich ziemlich häufig auf jene reich verästigten Zellen gestossen, ohne jedoch die Verbindung ihrer Ausläufer mit einer Drüsenzelle sicher nachweisen zu können. Mit Ueberosmiumsäure kam ich nicht zum Ziel, ganz abgesehen davon, dass die Zellen dieser Drüsen sehr empfindlich dagegen zu sein scheinen und gewöhnlich einer raschen Schrumpfung entgegengehen. So griff ich auch hier wieder zur MÜLLER'schen Flüssigkeit mit darauf folgender Tinction durch BEALE'sches Carmin, und war so glücklich, Bildern zu begegnen, wie ich sie in Fig. 44 *bb* und *G* wiedergegeben habe.

Von einer Zelle (*G*), welche sich durch den Besitz eines grossen ovalen Kerns auszeichnete, sah ich nach allen Richtungen hin eine grössere Anzahl von äusserst blassen Fortsätzen laufen, von denen die einen (*N'*) direct von dem den Kern einhüllenden dünnen Protoplasma-mantel, die anderen (*NN*) von einer wurstartigen Verlängerung des letzteren entsprangen. Sie waren in den meisten Fällen zart gekörnt und gabelten sich entweder schon sehr bald nach ihrem Ursprung, oder,

was viel häufiger der Fall war, erst an ihrem peripheren Ende. Einer dieser feinsten Endäste tritt an den der Propria zugewandten Theil einer Drüsenzelle heran und geht, wie man bei reiner Profillage aufs deutlichste sehen kann, continuirlich in denjenigen Theil des Protoplasmas über, welcher den Zellkern umgiebt<sup>1)</sup>. In sehr seltenen Fällen kann man die Faser noch eine kleine Strecke innerhalb des Zellkörpers in Form einiger dunklerer Punkte verfolgen, nie aber gelang es mir, eine Verbindung mit dem Zellkern nachzuweisen. Dies stimmt auch mit den Befunden KUPFFER's an den Speichelzellen der *Blatta orientalis* überein. Nicht nur, dass es diesem Forscher nicht gelang »eine Fibrille auf dem ganzen Wege durch die Zelle bis zum Kern zu verfolgen — was als negatives Ergebniss bei der Feinheit des Fadens und der wenig pelluciden Beschaffenheit der Zellsubstanz nicht ins Gewicht fiel —, es ist auch häufig die Richtung der Fibrille beim Eintritt und, so weit sie zu verfolgen, eine vom Kern abgewandte, in der Verlängerung an demselben vorüberführende«. Weiter sagt K.: »heer hat es mir scheinen wollen, dass die Fibrillen in ihrer Richtung gegen ein anderes in den peripherischen Zellen des Acinus enthaltenes Gebilde convergiren, eine eigenthümliche birnförmige Kapsel, die man an mit Osmiumsäure behandelten Präparaten deutlich sieht«. Von letzterem Verhalten konnte ich bei dem mir vorliegenden Object nichts wahrnehmen.

Was die Form und Grösse der Ganglien anbelangt, so sind beide, wie auch bereits BOLL und PFLÜGER betont haben, grossen Schwankungen unterworfen und es gehört, wie ich gleich hinzusetzen will, zu den allergrössten Seltenheiten, wenn man sie so stark entwickelt antrifft, wie auf Fig. 44 G. Gewöhnlich sind sie kleiner als die Speichelzellen und in ihrer Form dreieckig, wobei dann die drei Ecken den Abgangsstellen der Protoplasmafortsätze entsprechen (Fig. 44 \*). Solche isolirte Körper stossen einem bei jedem Zerzupfungspräparat in ziemlicher Menge auf, während anhängende Zellen, wie ich oben wiederholt hervorhob, schon mehr zu den seltneren Dingen gehören. Die Verbindung mit einer stärkeren Nervenfasern habe ich nur in zwei Fällen nachzuweisen vermocht, bezweifle aber nicht, dass sich vielleicht zu ihrer häufigeren Darstellung noch geeignetere Methoden werden anwenden lassen.

Die protoplasmatische Substanz der Ganglien zeichnet sich durch

1) Darin liegt ein wesentlicher Unterschied von den Beobachtungen v. EENER's an den Schleimdrüsen der Zunge. Es hebt nämlich dieser Forscher ausdrücklich hervor, dass er die von den sternförmigen Zellen der Propria ausgehenden Fasern nie mit dem Protoplasma der Drüsenzelle, sondern nur mit einer intercellularen Gerüstsubstanz habe in Verbindung treten sehen.



eine ganz excessive Blässe aus und ihr körniger Character kann dann und wann so gut wie vollkommen zurücktreten, um einem mehr homogenen, milchglasartigen Aussehen Platz zu machen.

Zwei oder drei mit einer Drüsenzelle sich verbindende Nerven-fibrillen gehören zu den Ausnahmen, ich will jedoch nicht versäumen, an dieser Stelle darauf aufmerksam zu machen, dass alle jene, schon gleich zu Anfang dieses Abschnitts erwähnten fadenartigen Anhängsel, wie sie die allermeisten Zellen characterisiren, stets das gleiche Lichtbrechungsvermögen besitzen, wie jene Ganglienausläufer. Es unterliegt somit für mich nicht dem geringsten Zweifel, dass alle diese Gebilde auf ein und denselben Mutterboden, d. h. auf ein subepitheliales Gangliennetz zurückzuführen sind. Ob dahin auch die Kernfortsätze PFLÜGER's, welche S. MAYER (Archiv f. mikr. Anat. Bd. VI) bestätigen konnte, zu ziehen sind, muss ich dahin gestellt sein lassen. Ich kann nur so viel sagen, dass mir etwas Anderes, was in diesem Sinne zu deuten wäre, ausserdem nicht vorgekommen ist. Eine directe Verbindung mit einem Nerven ohne eine dazwischen liegende multipolare Ganglienzelle habe ich in der ganzen Drüse, abgesehen von ihren Ausführungsgängen, nicht nachzuweisen vermocht. Wir haben es hier somit einzig und allein mit jener Nervenendigung zu schaffen, welche PFLÜGER »die durch multipolare Zellen vermittelte« nannte.

Was nun das Epithel der Drüsenausführungsgänge betrifft, so treten uns hier viel längere und zugleich viel schmalere Cylinderzellen entgegen, welche Flimmerhaare und an ihrem der Propria zusehenden Ende anstatt eines glänzenden Hakenfortsatzes einen langen Stiel oder Faden besitzen (Fig. 44 C). Derselbe beginnt als eine hinter dem Kern liegende plötzliche Verjüngung der Zelle und zeigt ganz dasselbe Lichtbrechungsvermögen, wie das übrige Zellprotoplasma. Diese stielartige Verlängerung unterliegt nun sowohl in ihrer Länge, als in ihrer ganzen Configuration den allergrössten Differenzen; ja man kann behaupten, dass keine einzige Zelle der andern in Beziehung auf diesen Punct absolut gleich sei.

Das relativ häufigste Verhalten ist das, dass die dem Zellkern zunächst liegende Partie des in Frage stehenden Gebildes einem gleichmässig runden Cylinder gleicht, während der darauf folgende Abschnitt pinselartig in drei oder mehr haarfeine Fasern auseinanderfährt. Etwas seltener begegnet man einer erst viel später erfolgenden Spaltung, wie das Fig. 44 S veranschaulicht. Hie und da kamen mir Zellen zu Gesicht, wo der fadenartige Anhang eine ganz ausserordentliche Länge besass, ohne sich an irgend einer Stelle in feinere Elemente zu spalten; die Dickenverhältnisse schwankten in diesem Fall bei den verschiedenen

Zellen in sehr bedeutendem Grade, wie ein Blick auf die betreffende Abbildung zeigt.

Mochte nun eine Spaltung zu beobachten sein oder nicht, immer waren diese langen Zellschwänze durch zwei Merkmale characterisirt, einmal durch die zarte Körnelung und die von Stelle zu Stelle auftretenden varikösen Anschwellungen (VVV). Bei den sich nicht theilenden Fasern folgen sich letztere in weiten Abständen, während sie an deren Spaltungsproducten wie feine Pünctchen dicht aneinander gereiht erscheinen. Während das homogene Zellprotoplasma und die Zellschwänze durch Behandlung mit Carmin kaum einen rothen Anflug bekommen, beobachten wir eine sehr lebhaft Farbaufnahme von Seiten des Kernes und der Varicositäten in der Continuität der ungetheilten fadenartigen Verlängerungen. Bei Fig. 44 Q haben wir es wohl mit Quellungerscheinungen zu schaffen, da mir sonst diese Form nie mehr zu Gesicht kam und ihre Grössenverhältnisse mit denen der übrigen Elemente nicht übereinstimmten.

Beim Anblick dieser merkwürdigen Zellformen, die den Gedanken an ein Sinnesorgan (JACOBSON?) hervorrufen könnten, erinnerte ich mich, wie auch ganz natürlich, aufs lebhafteste an folgende Bemerkung PFLÜGER's, welche er (l. c.) an die histologische Betrachtung des Speichelrohres vom Hunde knüpfte: »Das Bemerkenswertheste an diesen Cylinder epithelien ist die dem Canal abgekehrte Seite, welche unmittelbar unter der Membrana propria liegt. Hier entspringen äusserst feine variköse Härchen in sehr grosser Zahl, so dass aus jeder Cylinderzelle ein solcher Pinsel hervorkommt. Die Oberfläche des sich immer sehr leicht aus der Membrana propria ausschälenden und nur aus Cylinderzellen zusammengefügt Schlauches sieht, weil die Pinsel nahezu gleich lang sind, wie eine dichte Bürste aus. Man beobachtet diese Fäserchen von äusserster Feinheit, in welcher Flüssigkeit man auch die frische Drüse untersuchen möge. Ebenso bemerkt man bei Einstellung auf die Oberfläche des Speichelrohres stets feine Punkte, welche die optischen Querschnitte jener varikösen Fäserchen sind. Aus diesen Gründen kann ich diese Pinsel nicht für Kunstproducte halten, welche durch Zerfaserung des peripheren Theiles der Zelle entstanden wären«.

So fest ich nun auch überzeugt bin, dass es sich hierbei um dieselben Verhältnisse handelt, so möchte ich mich doch dem zuletzt ausgesprochenen Gedanken PFLÜGER's, dass es sich um keine »Kunstproducte« handeln könne, aus dem Grunde nicht so unbedingt anschliessen, weil ich, wie oben bemerkt, unter den einzelnen Zellen bezüglich ihrer früher oder später beginnenden Zerfaserung, oder des vollständigen Fehlens derselben eine grosse Verschiedenheit zu notiren hatte. Ferner



konnte ich nie ein Verhalten beobachten, wie dies PFLÜGER mit folgenden Worten beschreibt: »Während bei den meisten Zellen die Fasern unmittelbar unter dem Kern beginnen, gewahrt man an mit Jodserum erhaltenen Isolationspräparaten, dass einige bereits höher von der Zelle ihren Ursprung nehmen. An vielen dieser Cylinder tritt mit grosser Bestimmtheit ein Phaenomen auf, welches uns den Zellenleib zierlich quergestreift erscheinen lässt«.

Ich bin weit entfernt, PFLÜGER's Angaben in Beziehung auf diesen Punct in Zweifel ziehen zu wollen, da ja in der grossen Verschiedenheit des von uns untersuchten Objectes schon Grund genug zu abweichenden Resultaten zu finden wäre, und was die principielle Frage betrifft, um die sich hierbei doch Alles dreht, so bin ich vollkommen mit ihm einverstanden, wenn er die feinen Zellfasern mit den Fibrillen eines Achsencylinders für identisch erklärt; ich will jedoch ausdrücklich bemerken, dass ich ausserdem keine nervösen Elemente mit den Cylinderzellen der Drüsenausführungsgänge habe in Verbindung treten sehen. Bezüglich der pinselartigen Zerfaserung der Fibrillen des Achsencylinders möchte ich, wie ich dies schon oben angedeutet habe, eher an ein Spiel des Zufalls, als ein typisches Verhalten denken. Letzteres scheint mir vielmehr durch jene Zellformen repräsentirt, welche sich nach hinten zu einem einzigen varicösen Strang verlängern (Fig. 11 V'V').

Ueber das Verhalten dieser Fasern zur Propria vermag ich nichts auszusagen, wie ich denn überhaupt meine Untersuchungen über dieses wichtige Thema noch keineswegs als abgeschlossen betrachte. Eines möchte ich noch erwähnen, nämlich dass mir in einzelnen Fällen Zellformen aufgestossen sind, welche an eine auch von PFLÜGER an der Sublingualdrüse des Kaninchens beobachtete freie Zellbildung erinnern. Die betreffende Zelle treibt eine kleinere oder grössere Anzahl von wurstartigen Fortsätzen, welche sich an ihrem freien Ende knopfartig verdicken (Fig. 11 c'') und daselbst einen dunklen Fleck, den Kern der später sich abschnürenden neugebildeten Zelle, entstehen lassen. Am häufigsten begegnet man zweizinkig sich gabelnden Zellen, wie sie auf Fig. 11 C'C' dargestellt sind. Ich kann mich somit in diesem Puncte den Erfahrungen PFLÜGER's durchaus anschliessen.

Um noch Einiges über die Propria zu sagen, so scheint diese ganz structurlos und lässt nichts von einem Netz von Bindegewebszellen (BOLL) erkennen; häufig sieht man sie blasig abgehoben, wobei sie einen gequollenen Eindruck macht.

Die GIANUZZI'schen Halbmonde vermochte ich in der Intermaxillardrüse von Urodelen und Anuren so wenig nachzuweisen, als dies PFLÜGER an den Speicheldrüsen der höheren Säugethiere gelungen ist.

Wenden wir uns nun noch einmal zur Betrachtung der übrigen Kopfdrüsen, welche ich näher untersucht habe, so ertübrigt uns nur noch, auf ihren ausserordentlichen Reichthum an glatten Muskelfasern hinzuweisen. Ich habe dabei namentlich die von mir so genannte Gl. submaxillaris im Auge, und es liegen dieselben hier zwischen den Drüsenzellen und der Propria, ganz so, wie dies LEYDIG (Ueber Organe eines sechsten Sinnes und: Ueber die Molche der württemb. Fauna) zum erstenmal von den sogenannten Parotiden des Landsalamanders und den kleinen Hautdrüsen der Kröte angegeben hat (Fig. 9 *MMu.* Fig. 10).

Ich habe diese Verhältnisse bei *Plethodon glutinosus* genauer studirt und konnte zwischen diesem Molch und unserer *Salamandra maculata* folgenden Unterschied in der Anordnung der Muskelemente constataren. Während sie bei letzterer in der Längsachse des Organs verlaufen und nach LEYDIG's Vorgang sehr passend mit einer Fischreuse verglichen werden können, so beobachtet man hier einen queren, in Ringtouren erfolgenden Verlauf der Spindelzellen (Fig. 8). Die ganze Drüse lässt sich am besten mit dem Längsschnitt eines cylindrischen Korbes oder eines Fasses vergleichen, das von dicht aneinander liegenden Reifen umspannt wird. Dieselben liegen so eng, dass eine förmliche Muskelhaut zu Stande kommt, deren einzelne Elemente aus jenen langgezogenen Spindelzellen mit homogener Rinde und körniger Achse bestehen, wie sie unser Autor auch von dem gefleckten Landsalamander schildert.

Auf der Fig. 8 sind die Secretionszellen aus mechanischen Gründen grösstentheils aus dem Muskelkorb herausgefallen und die Muskelemente selbst sind in den beiden seitlichen Drüsen vom Messerzug theils durchschnitten, theils aus ihrer Lage gerissen (*aaa*).

Ich will hier noch der stark lichtbrechenden Intercellularräume gedenken, die mir überall in den Drüsen aufgestossen sind und die ich deshalb auch etwas genauer verfolgt habe. Es wollte mir lange nicht gelingen, darüber ganz ins Klare zu kommen, wenn ich auch theils nach eigenen Befunden (Die feineren Structurverhältnisse im Muskelmagen der Vögel. *Arch. f. mikr. Anat.* 1872), theils nach den Erfahrungen Anderer, so vor Allem LEYDIG's überzeugt war, dass wir es hierbei mit einem zwischen den Zellen abgelagerten Secretnetz zu schaffen haben. So giebt letzterer in der schon öfter citirten Arbeit über die Kopfdrüsen einheimischer Ophidier folgende Erklärung ab: »Als ich vor Jahren die Lippendrüsen der Ringelnatter untersuchte, wusste ich bezüglich des Epithels bloß zu erwähnen, dass die lebhaft weisse Farbe herrühre von einer dunkel moleculären Masse, welche die Zellen dicht erfülle. Jetzt aber kann ich noch melden, dass zwischen den Zellen feine Gänge



oder Lücken bestehen, die sich da und dort miteinander verbinden. Zur Erkenntniss dieses Structurverhältnisses leitete mich die Wahrnehmung, dass, während im lebenden Zustand der Zelle ihre Grenzen sich wenig abheben, nach Liegen in Weingeist oder andern erhärtenden Flüssigkeiten, sehr scharfe, beinahe glänzende Linien die Umrisse ziehen. Genaueres Verfolgen liess mich nach und nach bemerken, dass zwischen die Secretionszellen ein System feiner Intercellulargänge sich erstreckt, die sich bald als reine, helle Zwischenräume darstellen, bald das Bild scharfer, glänzender Linien geben, das letztere, wie ich mir denke, durch die Lichtbrechung des sie erfüllenden Secrets.

Dahin gehören auch die Befunde FLESCH's (Medic. physik. Gesellschaft zu Würzburg. Sitzung vom November 1875) und KRAUSE's (Handbuch der menschl. Anatomie. Bd. I), welche Beide, unabhängig von einander, Secretnetze in der HARDER'schen und den MEIBOM'schen Drüsen nachgewiesen haben. Ferner ist einer Arbeit VALENTIN's (Ueber die Samenthierbündel und die Afterdrüse des *Proteus anguinus*. Repert. f. Anat. u. Phys. 1844) zu gedenken, in welcher von »Fasern« die Rede ist, welche an den Gängen der Kloakendrüsen des *Proteus* sich finden und die nach LEYDIG ebenfalls in dem Sinn von erstarrtem, intercellular gelagertem Secret zu deuten sind. Letzterer fügt noch die Bemerkung bei: »Die Bildung entspricht somit dem Netzwerk, welches man aus den Speicheldrüsen der Säuger und Reptilien zwischen den Epithelzellen kennt«.

Was meine eigenen Erfahrungen betrifft, so konnte ich mir das Secretnetz am schönsten zur Anschauung bringen, wenn ich Querschnitte durch die Ohrdrüse von *Bufo viridis* legte, diese mit Carmin behandelte und dann sorgfältig auspinselste. Es glückt sogar in seltenen Fällen, die Zellen zu entfernen, so dass man nur das erstarrte, glasartig helle und stark lichtbrechende Secretnetz übrig behält.

### Secret.

Entsprechend der geringen histologischen Verschiedenheit der Intermaxillardrüse und der übrigen secretorischen Apparate im Bereich des Urodelenschädels könnte man sich wohl für berechtigt halten, auf gleiche chemische Bedeutung und somit auch auf gleiche physiologische Verwerthung ihres Secretes zu schliessen. Dafür spricht auch folgender einfache Versuch: Hebt man die die Intermaxillardrüse deckende Stelle der Kopfhaut irgend eines Urodelen (auch Spiritusexemplare eignen sich dafür) ab und drückt mit irgend einem kleinen Instrument auf die Oberfläche der Drüsenmasse selbst, so sieht man bei geeigneter Lagerung des Schädels schon bei schwacher Loupenvergrößerung feine Strömchen

einer hellen, ölartigen Substanz an der betreffenden Stelle der Mundschleimhaut austreten. Man bekommt dadurch dasselbe charakteristische Bild, wie wenn man einige Tropfen Glycerin in ein Uhrschälchen voll Wasser giesst und dann mit der Loupe die Vertheilung der Fettströmchen verfolgt.

Ganz das gleiche Resultat ergibt sich, wenn man irgend einen jener drüsigen Schläuche auf der Oberfläche des Schädels ansticht und dann den Inhalt mit der Nadel sorgfältig ausquetscht.

Zu dieser fetten Eigenschaft des Secrets kommt noch eine ganz excessive Klebrigkeit desselben, was LEYDIG auch an der Haut von *Hyla arborea* und von jungen Thieren der Kreuzkröte aufgefallen ist. Ich kann dafür als weiteres Beispiel den *Spelerpes fuscus* (*Geotriton*) anführen, welchen ich im Laufe des vergangenen Frühjahres in seinen unterirdischen Schlupfwinkeln in der höhlenreichen Umgebung Spezia's zu beobachten Gelegenheit hatte. Man sieht ihn dort nicht nur an den glatten, senkrecht abfallenden und dazu noch von Wasser berieselten Kalkwänden mit Leichtigkeit emporklimmen, sondern sogar an der Decke der Grotte (also den Rücken nach unten, den Bauch nach oben gewandt, nach Art unserer Stubenfliegen) sich hin und her bewegen. Leuchtet man genau zu, so erscheint das Thier am ganzen Körper wie von einem glänzenden Firniss überzogen, und fasst man es an, so bleibt es an den Fingern kleben. Ja selbst bei gerade ausgestreckter Hand fällt es nicht ab, sondern bleibt wie angekittet an der Volarfläche haften.

Dass auch unsere einheimischen Batrachier ein Hautsecret besitzen, ist keine Neuigkeit mehr, jedoch kann man es hier, wie LEYDIG mit Recht hervorhebt, erst nach längerem Reizen des Thieres (namentlich durch Einsetzen in Spiritus) in copiöser Weise hervorrufen.

Diese bevorzugte Stellung des *Spelerpes fuscus* stellt ihn in eine Kategorie mit dem von unserem Autor als Beispiel aufgeführten Frosch aus Surinam (von ROLANDER), welcher sich plötzlich am ganzen Körper mit sehr weissem Schleim bedeckt, um mittelst desselben sich festzuheften.

Ich werde übrigens auf die Klebrigkeit des Secrets anlässlich der physiologischen Würdigung der Zwischenkieferdrüse noch einmal zurückkommen.

Bei verschiedenen Thieren fiel mir beim Herausheben des Bulbus aus der Augenhöhle auf, dass er genau an der Stelle, welche von der betreffenden Drüse umspannt war, also an seiner ganzen unteren, vorderen und theilweise hinteren Circumferenz wie mit einer Art von Reif beschlagen war. Die Substanz erinnerte an geronnene Milch, und bei



genauerer Untersuchung stellte sie sich als fest gewordenes, krümelig zerfallenes und fettes Drüsensecret heraus (Sebum palpebrale!).

Jene ovalen, stark lichtbrechenden Körperchen, welche LEYDIG im Secret der grossen Hautdrüsen des *Bombinator igneus* nachgewiesen hat, konnte ich auch bei *Batrachoseps* und mehreren andern Arten auffinden, jedoch scheint das Vorkommen dieser Elemente mit einem bestimmten physiologischen Verhalten der Drüsen in Correlation zu stehen, indem ich es bei verschiedenen Exemplaren ein und derselben Art bald darzustellen vermochte, bald nicht. Möglich, dass Altersverhältnisse oder vielleicht auch die Jahreszeit hierbei eine Rolle spielen.

Um die physiologische Wirkung des Secrets nach allen Seiten hin richtig beurtheilen zu können, ist vorerst die Erörterung der Frage nöthig, welcher Kategorie von Drüsen die in Frage stehenden Organe in morphologischer Beziehung zuzutheilen seien?

Ich glaube den Schlüssel zur Beantwortung dieser Frage in den Verhältnissen der Submaxillardrüse suchen zu dürfen. Dort begegnet man, wie oben bemerkt, bei *Spelerpes fuscus* einem Aggregat von sackartigen Drüsen (Fig. 2), welche im Wesentlichen dieselbe elementare Zusammensetzung zeigen, wie die kleinen, überall in der Haut zerstreuten secretorischen Organe und somit ebensogut wie letztere unter den Begriff von Hautdrüsen fallen. Bei *Plethodon* und *Gymnophilus* zeigen sich die Säcke schon mehr in die Länge gezogen (Fig. 8), werden cylindrisch, bis sie endlich bei dem kleinen *Spelerpes* aus Vera-Cruz ein Convolut von langen, dicht verknäuelten Schläuchen darstellen, wobei mit der Streckung zugleich ein Ortswechsel der Ausmündungsstellen stattgefunden hat (Fig. 3). An der Hand dieser Thatsache lassen sich wohl ebensogut die auf der Schädeloberfläche gelegenen Organe als ein erworbener, auf die gewöhnlichen Hautdrüsen zurückführbarer Zustand betrachten. Man erinnere sich dabei nur der grossen, sackförmigen Drüsen, welche sowohl bei *Salamandrina perspicillata*, als bei *Triton cristatus* in einem so frühen Larvenstadium auftreten, dass sie auf der ganzen Vorderhälfte des Schädels, welcher zu dieser Zeit noch einen hohen Grad von Plasticität besitzt, sowie längs des oberen Augenhöhlenrandes eine Menge dicht aneinander liegender Furchen und Gruben erzeugen.

Als weitere Stütze dieser Auffassung dienen folgende Worte LEYDIG's, welche sich auf die schlauchförmigen Drüsen in den Zellenballen von *Hyla arborea* und anderer Batrachier beziehen: »Obschon sie in der entwickelten Form sich wie Drüsen eigener Art ausnehmen, kann man doch sich überzeugen, dass sie nur eine Abänderung der

gewöhnlichen kleinen, kugeligen Säckchen sind, indem letztere in der Nähe der Schlauchdrüsen anfangen sich zu strecken und sich dadurch in jene mit langem Halsabschnitt hinüber zu bilden scheinen. Wir finden z. B. an den Zehenballen von *Salamandra atra*, dass die kleinen kugeligen Drüsen in der Substanz der Haut selber liegen, die Schlauchdrüsen aber im Innern des Ballens. Und so mag die Form der letzteren dadurch zu Stande gekommen sein, dass die kugeligen Drüsen in die Tiefe gerückt, wegen ihrer Lage unterhalb der Haut sich strecken mussten.

Somit kommen wir zu dem Schlusse, dass die vorliegenden Organe im Grossen und Ganzen ihrer Genese nach zu den Hautdrüsen zu rechnen und deshalb auch der specifischen Eigenthümlichkeiten letzterer theilhaftig sind.

Eine Ausnahme macht vielleicht die Intermaxillardrüse, welche nur in indirecter Weise vom äusseren Keimblatt herzuleiten ist, indem sie nach den Untersuchungen GÖTTE'S (l. c.) als eine Wucherung des Mundhöhlenepithels zu betrachten ist. Wäre es erlaubt von der Aehnlichkeit des Epithelcharacters eines Organs allein auf dieselbe physiologische Leistung zu schliessen, so würde auch dieser Apparat unter denselben Gesichtspunct wie die übrigen fallen. Ich werde Gelegenheit haben, später auf diese Frage noch einmal zurückzukommen.

Zunächst sollen uns die anderen, im Bereich des Urodelenschädels gelegenen drüsigen Bildungen beschäftigen, und wir hätten zu den schon genannten Eigenthümlichkeiten ihres Secrets (Klebrigkeit) noch einige wesentliche Punkte nachzutragen. Leider liegen mir jene amerikanischen Molche nicht in lebendem Zustande zur Beobachtung vor, so dass ich gezwungen war, zu unsern einheimischen Arten und zu *Spelerpes fuscus* meine Zuflucht zu nehmen und die hier gesammelten Erfahrungen auf jene zu übertragen.

Längst weiss man, dass das Hautsecret der Batrachier eine ätzende Wirkung nicht nur auf die Schleimhäute, sondern auch auf die äussere Haut des Menschen auszuüben im Stande ist. So erinnere ich mich aus meiner Knabenzeit einer heftigen Conjunctivitis, die ich mir dadurch zugezogen hatte, dass ich die bei der Section eines *Bombinator igneus* mit dem Drüsensaft benetzten Finger mit dem Auge in Berührung brachte. Dies stimmt auch mit den Erfahrungen VULPIAN'S überein, welcher sich absichtlich Tritonengift in den Conjunctivalsack brachte und davon die allerschlimmsten Wirkungen verspürte. Das Salamandersecret scheint nach ZALESKY die Schleimhäute des Auges weniger stark zu reizen.

LEYDIG erzählt in seiner neulich erschienenen Schrift über die all-



gemeinen Bedeckungen der Amphibien, dass er beim Einfangen von *Bufo calamita* und *variabilis* nicht allein eine Affection der Schleimhaut des Auges, der Nase (Nies-Reiz) und des Rachens verspürt habe, sondern dass sich sogar in Folge der Einwirkung der flüchtigen Stoffe des Drüsensaftes, den die Thiere in ihrem gereizten Zustand besonders stark vergossen, bei ihm ein Gefühl der »Betäubtheit und Eingenommenheit des Kopfes« meldete. Dass der Drüsensaft jedoch nicht allein auf Warmblüter, sondern auch auf Glieder einer nahe verwandten Thierfamilie den schädlichsten Einfluss übt, mag folgende Beobachtung lehren, die ich schon vor mehreren Jahren durch einen Zufall zu machen Gelegenheit hatte. Eines Abends brachte ich einen Laubfrosch und zwei Exemplare der Unke in ein ziemlich enges Gefäss zu einander, und wie ich den andern Morgen nach den Gefangenen schaute, fand ich den Laubfrosch, von dicken Massen eines weisslichen Schaumes überzogen, todt im Glase liegen. Ich wiederholte den Versuch und erhielt mit zwei Laubfröschen dasselbe Resultat. Man vergleiche damit die weiter unten angeführten Versuche von VULPIAN.

In der oben citirten Schrift LEYDIG's lesen wir noch die interessante Bemerkung: »Unser Laubfrosch giebt schon, wie angedeutet, einen recht ätzenden Stoff<sup>1)</sup> von sich, aber die lebenden Laubfrösche, welche mir Dr. EUTING von seiner Reise nach der Insel Sardinien aus Cagliari mitgebracht hatte, übertrafen hierin bedeutend unsere *Hyla arborea*. Ein beunruhigtes und mit der Hand ergriffenes Thier riecht so scharf wie ein *Bombinator igneus* und ätzt die Haut in sehr entschiedener Weise. Und, was gewiss beachtenswerth ist, nachdem die Thiere etwa vier Monate in der Tübinger Luft zugebracht, hatte sich die ätzende, scharf riechende Beschaffenheit des Secrets völlig verloren; zum neuen Beweis der so vielfachen Erfahrung, dass Boden und Luft auf pflanzliche und thierische Abscheidungen sehr bestimmend einzuwirken vermögen«.

Mit Recht ist hierbei auf die klimatischen Verhältnisse aufmerksam gemacht, denn es ist ja bekannt, wie das südliche Klima nicht allein auf den äusseren Habitus (z. B. leuchtendere Farben), sondern auch auf alle Lebensprocesse einen tief eingreifenden Einfluss besitzt; ich erinnere nur an das viel stärkere Leuchten der Insecten und die Stimme des Genueser Laubfrosches, welche diejenige seines deutschen Verwandten an Stärke um Vieles übertrifft.

Warum sollten nun auch nicht die Substrate für die secretorischen

1) »Derselbe macht sich auch dem Geruch sehr bemerklich, wenn wir das verlängerte Mark des lebenden Thieres durchschneiden«.

Leistungen unter dem Einfluss des südlichen Klimas — und einem solchen sind ja jene amerikanischen Salamandrinen unterworfen — eine Hypertrophie und dadurch eine gesteigerte Leistungsfähigkeit erfahren können?

Wären die Drüsen nicht allein am Kopf, sondern auch am übrigen Körper in ähnlicher Weise entwickelt, so könnte man daran denken, ihre Function in einer starken Einölung des ganzen Körpers zu suchen, in welchem Falle dann der Nutzen in doppelter Weise gedeutet werden könnte. Einmal wäre es nicht unmöglich, dass die äussere Haut eines Schutzmittels gegen die Einwirkung des Wassers bedürfte (also während der Fortpflanzungsperiode), oder würde das ölige Secret während der heissen Monate dazu dienen, die Haut vor dem Eintrocknen zu schützen.

Wie sehr letzteres im Interesse des Thieres liegen würde, hat neulich WEISMANN in seinem Aufsatz über die Umwandlung des Axolotls in ein Amblystoma zur Genüge dargethan.

Derselben Ansicht scheint auch LEYDIG zu sein, was aus p. 99 (l. c.) zu erkennen ist, wo er über die Haut des Laubfrosches handelt.

So gewiss nun auch die Hautdrüsen aller Amphibien theilweise diesen Zweck zu erfüllen haben, so ist doch gewiss die nur auf den Schädel, also auf einen nur kleinen Körpertheil localisirte Hypertrophie dieser Organe nicht in diesem Sinne zu deuten. Ich erblicke darin vielmehr nicht allein ein passives, sondern auch ein actives Vertheidigungsmittel, das, wie ich schon an einem andern Orte hervorgehoben habe, dem betreffenden Thiere beim Losfahren auf die Beute von entschiedenem Nutzen sein wird. Deshalb sind auch die Organe ihrer grössten Masse nach in die Circumferenz der Schnauzenspitze und in die Oberlippe verlegt, so dass von hier aus durch die Wirkung der in den Drüsen liegenden Musculatur das ergossene Secret in seiner ätzenden und betäubenden Wirkung mit der gefassten Beute in unmittelbare Berührung kommen kann.

Der Gedanke, die Glandula intermaxillaris unter demselben Gesichtspunct, d. h. als eine Giftdrüse im eigentlichen Sinne des Wortes aufzufassen, liegt sehr nahe, auch könnte die Lage für ein derartiges Organ gleich hinter dem Zahnrande des Zwischenkiefers gar nicht passender gewählt sein. Trotzdem getraue ich mir nicht, hierüber ein bestimmtes Urtheil abzugeben, indem ich mit meinen nach dieser Richtung angestellten Experimenten keine absolut sicheren Resultate erzielte. Da die Drüse bei den Urodelen nur ein sehr kleines Volum besitzt, so stand ich, in der sicheren Voraussicht, dass ich zur Gewinnung eines zureichenden Untersuchungsmaterials Hunderte von Thieren würde



abschlachten müssen, gleich von vornherein von einer chemischen Untersuchung derselben ab.

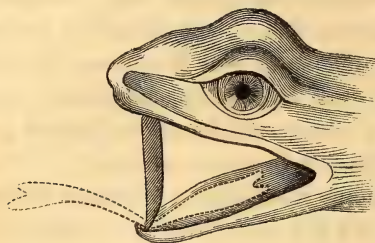
Ich nahm zu *Rana temporaria* und *esculenta* meine Zuflucht, wovon schon fünf bis sechs Exemplare genügten, um aus dem in einem kleinen Reagensgläschen angesammelten gelblichen Drüsenparenchym einen bis zwei Tropfen einer trüben, schleimigen Flüssigkeit auszupressen. Damit brachte ich verschiedene Mückenarten, sowie auch Blattläuse in Berührung, ohne jedoch, wie gesagt, eine deutliche Wirkung auf das Allgemeinbefinden dieser Thiere mit Sicherheit nachweisen zu können. Zweimal glaubte ich allerdings eine Betäubung der vorher sehr lebendigen Fliege nachweisen zu können, sie nahm einen unsichern Gang an, blieb dann ruhig sitzen und konnte während zwei Minuten durch kein Mittel zum Auffliegen bewegt werden.

Im Uebrigen konnte ich keinen schlimmen Einfluss auf das Insect wahrnehmen, und ich bin überhaupt zweifelhaft, ob die eben geschilderten geringfügigen Symptome nicht einfach als Folge der Ueerraschung zu deuten sind, indem sich das vorher ruhig dasitzende Thier plötzlich in Mitten eines schleimigen Fluidums befand, das es aus gleich näher zu erörternden Gründen an der freien Bewegung seiner Gliedmassen hinderte.

Das Drüsensecret besitzt nämlich eine ganz ausserordentliche Klebrigkeit, die jene des Hautdrüsensaftes von *Spelerpes fuscus* noch um Vieles übertrifft. Wenn man damit z. B. nur das äusserste Endglied eines Beines von *Musca domestica* in Berührung bringt, so genügt dies, um das ganze Thier, trotz der gewaltigsten Anstrengungen nach Freiheit, festzubannen. Der Nutzen dieser klebrigen Eigenschaft zum Festhalten der zwischen die Mundspalte gebrachten Beute liegt auf der Hand und springt noch mehr in die Augen, wenn man sich die bei der grössten Mehrzahl der Amphibien vorn im Kieferwinkel festgewachsene Zunge vergegenwärtigt. Dieselbe wird bekanntlich mit ihrem hinteren freien Ende aus der Mundhöhle herausgeklappt und bestreicht bei Ausführung dieser Bewegung genau denjenigen Theil des Gaumens, welcher der Ausmündungsstelle der Zwischenkieferdrüse entspricht. Der stets hier anhaftende Schleim wird dadurch von der Zunge abgewischt, mitgerissen, und mit welcher unfehlbarer Sicherheit dieser Fliegenleim auf die ausersehene Beute wirkt, ist Jedermann bekannt.

Dass auch die der Gattung *Spelerpes* eigenthümliche, gänzlich freie und weit vorschnellbare Zunge beim Herausschiessen aus der Mundhöhle eine Stellung einhält, welche die nothwendige Berührung des Gaumens von Seite ihres hinteren Endes voraussetzt, lehrt ein Blick auf die Abbildung p. 195 meiner oben citirten Arbeit über *Salamandrina*.

Auch der hier beigegebene Holzschnitt soll dies durch eine halbschematische Figur versinnlichen; die punctirten Linien stellen die Zunge in der Ruhelage auf dem Boden der Mundhöhle und in dem Moment dar, wo sie mit ihrer Vorderfläche auf die Beute hingeklappt wird. Die ausgezogenen Linien lassen die Zunge in dem Augenblick erkennen, wo sie am Dach der Mundhöhle vorbeistreicht.



Ich bin geneigt, die Intermaxillardrüse als eine Schleimdrüse im vollsten Sinne des Wortes zu betrachten. Dafür spricht ausser dem charakteristischen Aussehen des Secrets besonders das mikrochemische Verhalten der Drüsenepithelien, deren Protoplasma auch bei langem Liegen in BEALE'schem Carmin kaum einen rothen Anflug erhält, während die Kerne eine intensive Farbe annehmen. Auch die frische Drüsenzelle erinnert durch ihr zartes, transparentes Protoplasma an Schleimzellen, und nie begegnet man Bildern, wie sie für den fein granulären Zellinhalt von Speicheldrüsen charakteristisch sind.

Bin ich nun auch nicht im Stande, über die chemische Zusammensetzung der in Frage stehenden schleimigen Flüssigkeit nähere Angaben zu machen, so möchte ich doch nicht versäumen, bei dieser Gelegenheit eines Aufsatzes zu gedenken, der eine chemisch-physiologische Darstellung des Hautdrüsensecret's dieser Thierclassen zum Gegenstand hat und unser grösstes Interesse in Anspruch zu nehmen geeignet ist. Die Untersuchungen sind von ZALESKY und wurden in dem Laboratorium von HOPPE-SEYLER angestellt; ihre Veröffentlichung fanden sie unter dem Titel: Ueber das Samandarin.

Man findet darin eine ausführliche historische und kritische Beleuchtung des Hautsecret's der nackten Amphibien, so vor Allem von Salamandra, Triton und Bufo. Z. beginnt mit der Aufzählung der von DAUDIN, LATREILLE, DUMÉRIL und BIBRON, GRATIOLLET und CLOEZ, RAINEY und VULPIAN ausgeführten Vergiftungsversuche und betont die ziemlich vollständige Uebereinstimmung ihrer Resultate. Durch subcutane Injectionen von Salamander- und Krötengift ver-



mochten sie bei jungen Säugern, Vögeln und Reptilien sofortige Betäubung oder convulsivische Zufälle mit rasch eintretendem Tod hervorzurufen. Kleinere Dosen veranlassen nur vorübergehende Zufälle. Krötengift, welches beinahe ein volles Jahr eingetrocknet war, zeigte sich bei Zusatz von etwas Flüssigkeit in seinen Wirkungen von frischem Secret nicht verschieden. GRATIOLET und CLOEZ versuchten das wirksame Princip des Giftes zu isoliren und konnten feststellen, dass dasselbe in geringem Grade in Aether, in Alkohol aber sehr löslich ist. Besonders merkwürdig ist die Beobachtung, dass die halbcirkelförmigen Canäle des Ohres bei vergifteten Vögeln stets sofort mit Blut angefüllt getroffen wurden. Nach GEMMINGER's Untersuchungen soll das Secret schon aufs Heftigste wirken, wenn es nur mit dem Schnabel des betreffenden Vogels in Berührung tritt. Ein Sperber, der eine Kröte einigemal mit dem Schnabel gepackt hatte, machte Würgebewegungen, fiel rückwärts und starb. Bei der Section zeigte sich die Schleimhaut des Rachens bläulich gefärbt, auch fanden sich Blutextravasate unter den Gehirnhäuten. — An Tritonengift starben drei Hunde in 3—18 Stunden, ein Meerschweinchen nach 9 Stunden. Dasselbe Gift wirkt auch auf Frösche tödtlich, und zwar sowohl bei innerlicher als äusserlicher Anwendung; es wird von den französischen Forschern mehr als ein Stupefaciens, als ein Excitans betrachtet, da es weder Uebelsein noch ein Erbrechen hervorruft. Dagegen übt es eine starke Wirkung auf das Herz, indem es die Thätigkeit des letzteren hemmt. Für Tritonen selbst ist das Gift unschädlich, ebenso ruft es auf der äusseren Haut der Frösche keine Wirkung hervor. Während wir nun im Tritonensaft ein eigentliches Herzgift zu erblicken haben, gehört das Secret des Landsalamanders zu denjenigen Giften, welche Convulsionen hervorrufen, d. h. eine ausgesprochene Wirkung auf die Nervencentra, besonders auf das Rückenmark haben. Für die eigene Species ist es wirkungslos. Hunde, welchen Krötengift unter die Haut injicirt wurde, starben schon nach einer Stunde; die wichtigsten Symptome waren: starkes Erbrechen, schwankender Gang, Convulsionen und endlich der Tod. »Der innerliche Verbrauch dieses Giftes verursacht nur mehr oder weniger starkes Erbrechen und nach  $\frac{1}{2}$ —1 Stunde ist das Thier wieder gesund. Auf Frösche wirkt das Krötengift energisch; es ruft Convulsionen, Emprosthotonus, dann Paralysis und Verengerung der Pupillen hervor und bewirkt nach einer Stunde den Tod. Dabei ist zu bemerken, dass Krötengift die Bewegung, also auch die Functionen des Herzens paralyisirt. Endlich ist das Krötengift ohne Wirkung auf Kröten selbst. Nicht ohne Interesse ist es schliesslich zu vernehmen, dass das Gift von Kröten die Tritonen tödte und umgekehrt; ferner, dass das

Secret der Erdsalamander giftig sei für Kröten und Tritonen. Ob das Kröten- und Tritonengift auch den Erdsalamander tödte, ist noch nicht constatirt.

ZALESKY, welcher zu seinen Versuchen das Secret von mehr als 1000 Salamandern gesammelt hat, characterisirt den giftigen Stoff [nach dem persischen Wort *Samandar* (gleich Salamander) von ihm *Samandarin* genannt] mit folgenden Worten: »Es ist eine organische nicht unzersetzt flüchtige Base, die sich in Alkohol oder Wasser leicht löst, mit Krystallwasser krystallisirt, in ihren Lösungen stark alkalische Reaction besitzt, mit Säuren neutrale Salze bildet, durch Phosphormolybdänsäure aus ihren Lösungen gefällt, durch Platinchlorid gleichfalls gefällt, aber zugleich zersetzt wird etc.«

Der genannte Forscher fasst seine eigenen Beobachtungen über die Wirkung des Salamandergiftes folgendermassen zusammen: »Nach Verlauf einiger (3—29) Minuten zeigt das vergiftete Thier Unruhe, zittert, bald stellen sich epileptiforme Convulsionen ein, die anfangs nur schwach auftreten und nur an einigen Gliedern zu bemerken sind. Das Thier will sich fortbewegen, geht aber rückwärts statt vorwärts, dabei zeigen sich heftige Kaumuskelkrämpfe (besonders bei Kaninchen) und vor Allem nach der Vergiftung mit frischem Saft bedeutender Speichelfluss. Die Convulsionen nehmen mehr und mehr zu, es stellt sich *Opisthotonus* ein, das Thier kann nicht mehr sitzen, sondern fällt mit Convulsionen und nach hinten gezogenem Kopfe zu Boden. Die Augen stehen offen, die Pupille ist sehr erweitert und ihre Reflexthätigkeit bis zum Tode aufgehoben. Für jeden Reiz scheint das Thier unempfindlich, die Respiration ist schwach, die Herzpulsationen sind unregelmässig, doch kräftig, die Muskeln schlaff. Während der Convulsionen bleibt die Herzthätigkeit unbehindert, die Respiration ist während derselben völlig suspendirt. Die Convulsionen dauern nur höchstens eine bis zwei Minuten, dann tritt für einige Zeit wieder Ruhe ein, das Thier erholt sich, bis ein neuer Anfall es befällt, der oft mit stärkerer Heftigkeit auftritt, als der vorhergehende, so dass das Thier in die Höhe geschleudert wird. Oft lassen die Thiere während der Krampfanfälle Harn oder Excremente; manche schreien mit Eintritt der Convulsionen. Der Tod tritt unter lähmungsähnlicher Ermattung ein.«

»Von den Sectionerscheinungen ist wenig zu sagen, die Todtenstarre tritt sehr schnell ein, wie es nach solchen Convulsionen zu erwarten ist; das Blut ist überall sehr dunkel, sieht dem mit Kohlenoxyd vergifteten Blut etwas ähnlich. In der blassen Lunge finden sich oft kleine Blutungen. Herz und Venen mit Blut überfüllt; das Herz schlägt einige Zeit, wenn man das Thier nach völlig eingetretener Ruhe und suspen-



dirter Respiration öffnet. Hirnsubstanz, sowie andere Organe normal, nur Hyperämie in Gehirn und Leber auffallend.

Z. hat die tödtliche Wirkung des Samandarins auch an Fischen, Fröschen, Schwimmvögeln (Enten) und mittelgrossen Hunden erprobt und überall die oben geschilderten Symptome wahrgenommen. Er macht auf die grosse Aehnlichkeit mit dem Strychnin aufmerksam, »jedoch sind die durch letzteres hervorgerufenen Tetanusanfälle deutlich von den klonischen, wechselnden, den epileptischen so ähnlichen Convulsionen zu unterscheiden. Wie man sich seine Einwirkung zu denken hat, dafür haben sich so wenig als für eine Erklärung der Morphium- und Strychninwirkungen bis jetzt Anhaltspuncte finden lassen. Es scheint das Samandarin seine Wirkung auf die Nervencentra direct auszuüben, ohne die Thätigkeit des Herzens wesentlich zu beeinträchtigen und ohne in den Muskeln andere Veränderungen hervorzurufen, als die andauernde übermässige Anstrengung derselben an sich schon erzeugt«.

Gehen wir endlich an die Deutung jenes Drüsenabschnitts, welcher an die Peripherie des Augapfels zu liegen kommt!

Meiner Meinung nach haben wir wohl zu unterscheiden zwischen jenen Fällen, wo es sich einerseits noch um einen festen Verband der Drüse mit der Haut, andererseits aber um eine Abschnürung von letzterer handelt.

Im ersteren Fall sind wir berechtigt von einer guten Ausprägung jener Drüsen zu sprechen, welche man bei Säugern als MEIBOM'sche zu bezeichnen pflegt; während wir im letzteren Fall eine weitere Fortentwicklung dieser Organe constatiren können. Die Schläuche verlassen ihre ursprüngliche gerade Richtung, beginnen sich mehr und mehr zu knäueln und von der Haut abzuschnüren. Dadurch wird ihr Character als Hautdrüsen, auf die sie allerdings genetisch zurückzuführen sind, verwischt, und ist ihre Abschnürung in so vollkommener Weise erfolgt, wie ich dies z. B. von Batrachoseps berichten konnte, so liegt wohl keine Berechtigung mehr vor, von MEIBOM'schen Drüsen zu sprechen, sondern wir haben es nach Form und Lage mit jenem Organ zu schaffen, das wir bei den Ophidiern als HARDER'sche Drüse kennen gelernt haben.

Somit haben wir auch hier wieder eine neue Stütze für den Satz, zu welchem GEGENBAUR durch seine Studien über den Carpus und Tarsus und ich durch den Schädel der Salamandrina geführt wurde, dass nämlich die Brücke von der Classe der Amphibien zu jener der Reptilien nicht von den Anuren, sondern von den Urodelen aus zu schlagen ist.

Der Unterschied zwischen diesen beiden Ordnungen der Amphibien liegt nämlich darin, dass bei den Anuren jener Theil der Urodelen-drüse sich fortentwickelt, d. h. von der Haut differenzirt und den Epithelcharacter ändert, welcher den inneren Augenwinkel auspolstert, während jener im Bereich des unteren Augenlids seine Bedeutung als MEIBOM'scher Drüsencomplex beibehält.

Dass sich Vögel und Säuger, bei welchen die Nickhautdrüse ebenfalls am innern Augenwinkel liegt, hierin wieder dem Verhalten der Anuren nähern, ist bekannt.

War bis jetzt die morphologische Bedeutung der HARDER'schen Drüse nicht ganz klar, so glaube ich durch ihre Herleitung von dem System der Hautdrüsen (Talgdrüsen der höheren Wirbelthiere) zu ihrer Erklärung wenigstens den Anfang gemacht zu haben. Zugleich aber gelang es mir nachzuweisen, dass secretorische Organe von der Natur der MEIBOM'schen und HARDER'schen Drüsen in der Thierreihe viel früher schon (bei Ichthyoden sogar) auf dem Schauplatz erscheinen, als man bisher vermuthet hatte.

Ueber ihre Verwendung als ein den Bulbus einölender Apparat (man vergleiche das oben über die Fettströmchen Gesagte) kann wohl in Betracht des häufigen oder gar beständigen Aufenthalts dieser Thiere im Wasser kein Zweifel existiren. Ja ich halte einen solchen für absolut nothwendig, um einem so zarten Organ, wie dem Auge, als Schutz vor der directen Einwirkung des Wassers zu dienen; ich kann also nicht die Ansicht theilen, welche man in den verschiedensten Handbüchern vertreten findet, dass nämlich den wasserbewohnenden Geschöpfen schon deswegen ein Drüsenapparat in der Orbita entbehrlich sei, weil ein solcher durch das äussere Medium auf das Natürlichste ersetzt werde.

Ich spreche dies aus, obgleich mir bekannt ist, dass unter allen übrigen nur auf das Wasser angewiesenen Geschöpfen die Cetaceen die einzigen sind, welche Drüseneinrichtungen am Auge besitzen, während solche bei den Fischen noch nicht beobachtet sind.

Aber — kann man fragen — ist es so ganz unmöglich, dass solche dereinst noch, wenn auch nur spurweise, gefunden werden, und wenn dies auch nicht der Fall sein sollte, kennen wir denn die physiologischen Verhältnisse des Fischeauges genau genug, um die capilläre Durchschwitzung eines fetthaltigen Liquidums durch die Wände der den Bulbus umgebenden Hautfalten (rudimentäre Lider) als absolut unmöglich erscheinen zu lassen?

Wie sich die Selachier, welche beide Augenlider und eine Nickhaut besitzen, hierin verhalten, vermag ich nicht anzugeben, glaube aber,



dass hierauf bezügliche Untersuchungen am füglichsten mit dieser Gruppe begonnen werden könnten.

Es sind diese Drüsenapparate von um so grösserem Interesse, als wir ihnen hier, entsprechend der niederen Organisationsstufe dieser Thiere, noch einen, wenn ich mich so ausdrücken darf, anatomisch indifferenten oder neutralen Character vindiciren müssen.

Wie sie bei sämmtlichen Wirbelthieren ontogenetisch auf das äussere Keimblatt zurückzuführen sind, so sehen wir sie hier das ganze Leben hindurch mit ihrem Mutterboden in mehr oder weniger innigem organischem Zusammenhang bleiben und somit auf einem — sit venia verbo — halbfertigen Zustand beharren. In der nächst höheren Thierclassen kommt es für das, was hier nur als Theil oder Theile einer histologisch gleichartigen Bildungsmasse erschien, zu einer histologischen Differenzirung, zu Abschnürungen und Lageveränderungen, bis wir endlich auf jene scharfe Individualisirung der einzelnen Drüsen stossen, wie sie uns am Reptilienschädel entgegentritt.

Würzburg, im Januar 1876.

## Erklärung der Abbildungen. <sup>1)</sup>

### Tafel I.

Fig. 1. Vordere Hälfte des Schädels von *Plethodon glutinosus*. Die Haut ist entfernt, wodurch die schlauchförmigen Drüsen mit ihren verschiedenen Verbreitungsbezirken *DNO* zum Vorschein kommen.

Fig. 2. Submaxillardrüse von *Spelerpes fuscus* (Geotriton) von der Unterfläche gesehen.

Fig. 3. Vorderer Bezirk des Bodens der Mundhöhle von dem kleinen *Spelerpes* aus Vera-Cruz. *D*, Ausführungsgänge der Submaxillardrüse, *M*, Mandibel.

Fig. 4. Ansicht des Schädels von *Chioglossa lusitanica* nach Abziehung der Haut, von oben gesehen. Die Drüsen zeigen sich in ihrer ganzen Ausdehnung; bei *G* erscheint die über die Stirnbeine herüberziehende Commissur; die Partie *C* ist unter dem oberen Augenlid gelegen, während sich die Schläuche bei *R* weit nach hinten vom Bulbus erstrecken.

Fig. 5. Profilsicht des Schädels von *Batrachoseps atten.* nach Wegnahme der Haut. Bei *O* sieht man die Drüsenschläuche in die Orbitalhöhle herabwuchern. *S* stellt die Supramaxillarportion und *MB* den den Bulbus an seiner unteren Circum-

1) Wo nichts extra bemerkt ist, handelt es sich immer um Bilder, welche bei einfacher Loupenvergrößerung angefertigt wurden.

ferenz umgreifenden Drüsenkranz dar. Letzterer ist dadurch in seiner ganzen Ausdehnung sichtbar gemacht, dass der Bulbus nach hinten und oben luxirt worden ist.

Fig. 6. Profilansicht des Vorderkopfes von dem kleinen Spelerpes aus Vera-Cruz. *N*, Nasenöffnung, welche ringsum von Drüsensubstanz umgeben ist.

Fig. 7. Ansicht des Schädels von *Batrachoseps atten.* von oben. *SDF*, Verbreitungsbezirke der Drüsenschläuche.

### Tafel II.

Fig. 8. Längsschnitt durch die Submaxillardrüse von *Plethodon glutinosus*. Man sieht die aus dicht ineinander gefilzten glatten Muskelfasern bestehenden Drüsenkörbe. Das Drüsenepithel ist nur in sehr geringen Spuren erhalten. *E*, Epidermis mit unterliegender Pigmentschicht. *BG*, Blutgefäße. Bei *aaa* sind die Muskelemente theils durchschnitten, theils durch den Messerzug aus ihrer Lage gerissen. HARTNACK VII.

Fig. 9. Querschnitt durch die Submaxillardrüse des kleinen Spelerpes aus Vera-Cruz. HARTNACK VIII.

*S*, Secret,

*MM*, innerhalb der Propria liegende glatte Muskelfasern.

Fig. 10. Mündungen der MEIBOM'schen Drüsen von *Desmognathus fuscus*. HARTNACK VII.

Fig. 11. *aa*, Zellen aus den MEIBOM'schen Drüsen von *Spelerpes fuscus*. *HH*, deren Hakenfortsätze, *F*, fadenartiges Anhängsel (Nerv?).

*bb*, Zellen aus der Intermaxillardrüse von *Rana esculenta*. *NN*, blasse Nervenfasern, welche sie mit dem multipolaren Ganglion *G* verbinden.

*C*, Zellen aus den Ausführungsgängen der Intermaxillardrüse von *Rana esculenta*. *VV'*, varicöse Anschwellungen ihrer fadenartigen Anhänge.

*C'*, andere Zellformen aus derselben Drüsengegend.

*\**, dreieckige Ganglienzelle mit abgerissenen Ausläufern.

Sämmtliche Zellen der Fig. 11 sind durch Vergrößerung mit der Tauchlinse HARTNACK X gewonnen.

Fig. 12. MEIBOM'sche Drüsen des *Desmognathus fuscus*. HARTNACK IV. 3.

### Tafel III.

Fig. 13. Sagittalschnitt durch den Vorderkopf von *Salamandra macul.* und dadurch Eröffnung des Intermaxillarraumes. Die einzelnen Wände sind der Uebersichtlichkeit wegen mit verschiedenen Farben versehen.

*Ci*, Cavum intermaxillare,

*Cc*, Cavum cranii,

*Oi*, zahntragender Theil des knöchernen Zwischenkiefers,

*HH*, Haut,

*Of*, Vordertheil der Stirnbeine,

*E*, Cartilago ethmoidalis (Lamina cribrosa). Dieser starke Knorpelkörper bringt das Cavum cranii nach vorn zum Abschluss und lässt den Riechnerven durchtreten.

*D* und *AE*. Verlängerungen desselben zur Constituirung der knorpeligen Intermaxillar- resp. Nasenkapsel. Erstere wird von oben her fast ganz durch eine Knorpelzunge *D'* geschlossen, während ihr Boden grösstentheils von Seiten der mit rother Farbe bezeichneten Mundschleimhaut gebildet wird.

*S*, Mundschleimhaut.



Fig. 44. Unterfläche des noch mit der Mundschleimhaut überzogenen Vorderkopfes von *Rana esculenta*.

*PP*, Schleimhautduplicatur mit den dem Zwischenkieferende entsprechenden Prominenzen,

*D*, Ausführungsgänge der *Gl. intermaxillaris*,

*SS*, Schleimhaut des Gaumens,

*Ch*, Choane,

*V*, Vomer.

Fig. 45. Auf das Knochen- und Knorpelgerüst präparirter Vorderkopf von *R. esculenta*.

*ZK*, zahntragender Theil des Zwischenkiefers,

*A*, aufsteigender Ast desselben,

*GP*, Gaumenplatte desselben Knochens,

*aaa*, Praenasalraum = Hauptausbreitungsbezirk der *Gl. intermaxillaris*,

*Ng*, knorpeliges Nasengerüst,

*D*, Fortsatz desselben zum vorderen Abschnitt des Oberkiefers *OK*.

*N*, *Os nasale*.

Fig. 46. Unterfläche des auf Knochen und Knorpel präparirten Vorderkopfes von *R. esculenta*.

*GP*, Gaumenplatte des Zwischenkiefers,

*SS*, Knorpelbalkchen, welche sich zwischen der knorpeligen Nasenkapsel und den aufsteigenden Fortsätzen des Zwischenkiefers ausspannen.

*NK*, knorpelige Nasenkapsel,

*P*, *Os palatinum*,

*V*, Vomer.

#### Tafel IV.

Fig. 47. Frontalschnitt durch die rechte Nasenhöhle von *Bombinator igneus*.

*H*, äussere Haut,

*K*, knöcherner Boden des *Cavum nasale*,

*S*, Mundschleimhaut,

*c d e*, Knorpelgerüste der Nase mit einem oberen, mittleren und unteren Nasengang,

*R*, Riechepithel,

*a*, oberer, dunkler gefärbter Theil der in die Nasenhöhle eingewanderten *Gl. intermaxillaris*.

*b*, unterer hellerer Theil derselben, welcher sich lateralwärts in einen Blind-sack *B* einstülpt.

Fig. 48. Sagittalschnitt durch die Vorderkopfgegend von *Bufo viridis*. Der Schnitt ging links an dem *Septum narium* vorbei, so dass letzteres nicht mehr sichtbar und die Nasenhöhle in toto eröffnet ist.

*C*, knorpelige Nasenkapsel,

*H*, äussere Haut,

*Ms*, Mundschleimhaut,

*\**, Gaumenplatte des knöchernen Zwischenkiefers,

*A*, im Praenasalraum gelegene Intermaxillardrüse, welche bei *D* und *D'* im *Cavum nasale* zu Tage tritt.

*R*, Riechepithel.

Fig. 49. Frontalschnitt durch den Vorderkopf von *Triton alpestris*.

*NN*, rechte und linke Nasenhöhle.

- ZZ*, der dazwischen gelegene Intermaxillarraum mit der Drüse,  
*Oi*, Os intermaxillare (Lamin. perpend.),  
*Vp*, das den Boden der Nasenhöhle bildende Vomeropalatinum,  
*NK*, Nasenbein,  
*KK*, knorpelige Nasenkapsel,  
*E*, Epidermis mit unterliegender Pigmentschicht, welche letztere sich arcadenartig zwischen die Hautdrüsen hinab fortsetzt,  
*aa' bb'*, Stratum der Hautdrüsen, welche gegen die Mittellinie zu an Grösse stetig zunehmen,  
*DD*, Glandulae nasales,  
*R*, Riechepithel.  
*WE*, Wimperepithel der Mundschleimhaut,  
*B*, Bindegewebsstratum.



Fig. 1.

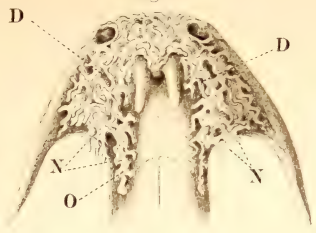


Fig. 2.

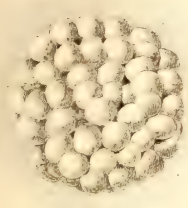


Fig. 3.

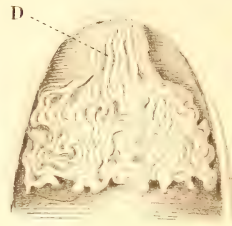


Fig. 4.

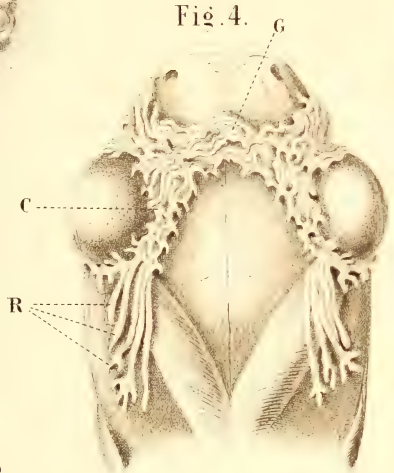


Fig. 5.

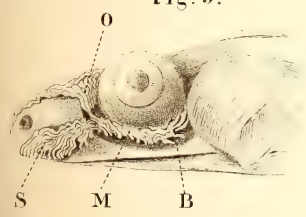


Fig. 6.

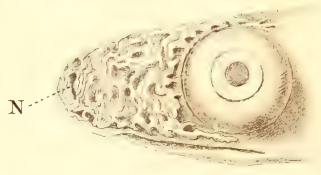
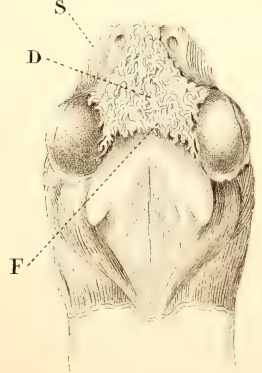


Fig. 7.



BALFOUR LIBRARY  
-- MAR. 90



Fig. 8.

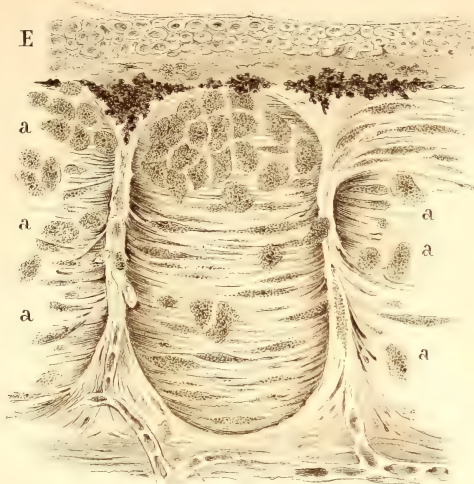
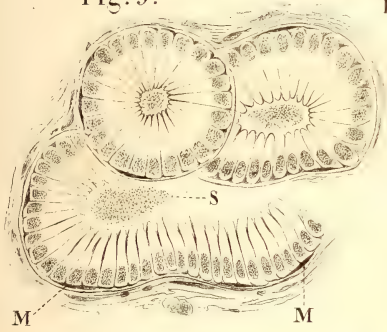


Fig. 9.



BG

Fig. 10.



Fig. 11.

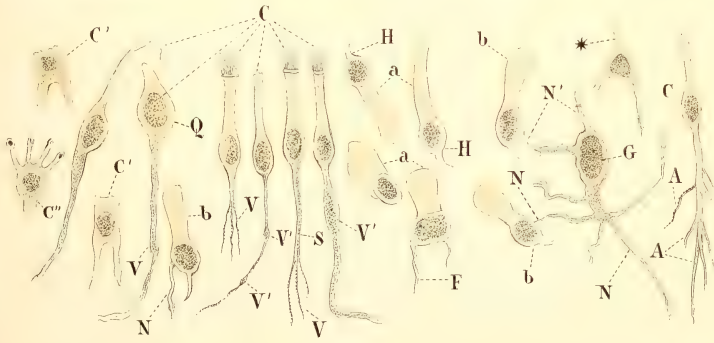
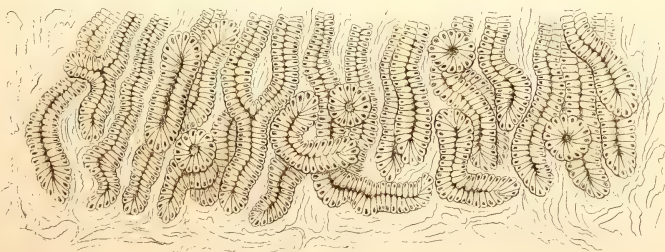


Fig. 12.







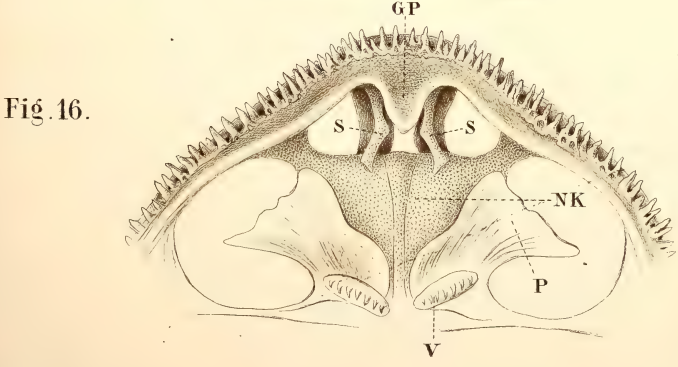
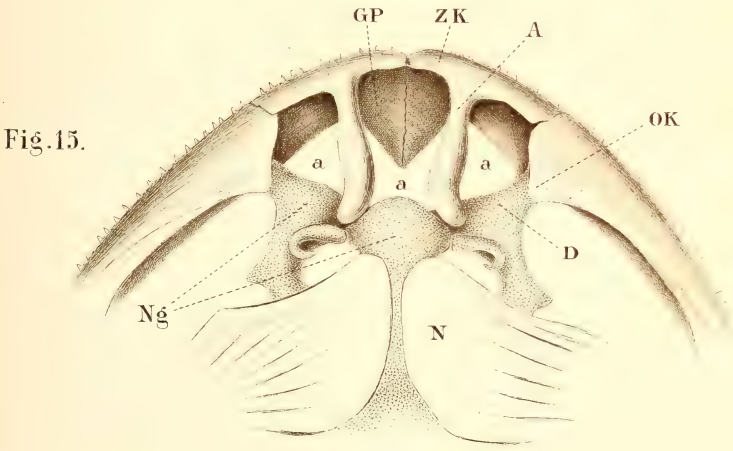
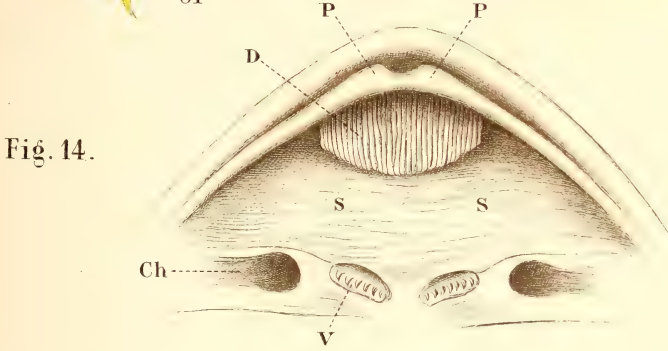
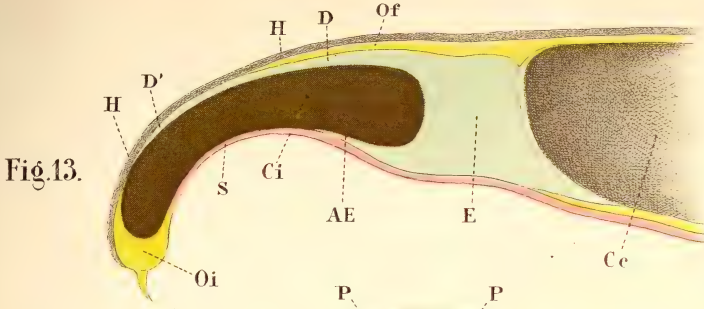






Fig. 17.

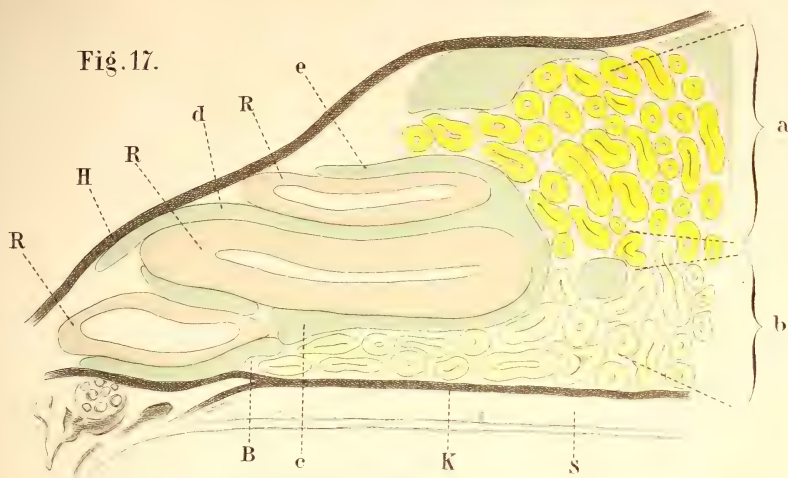


Fig. 18.

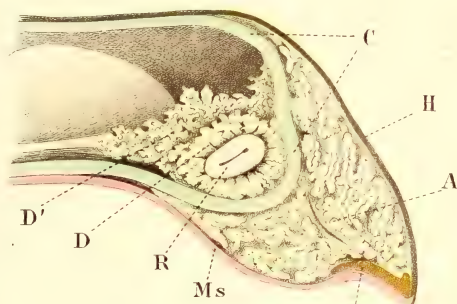
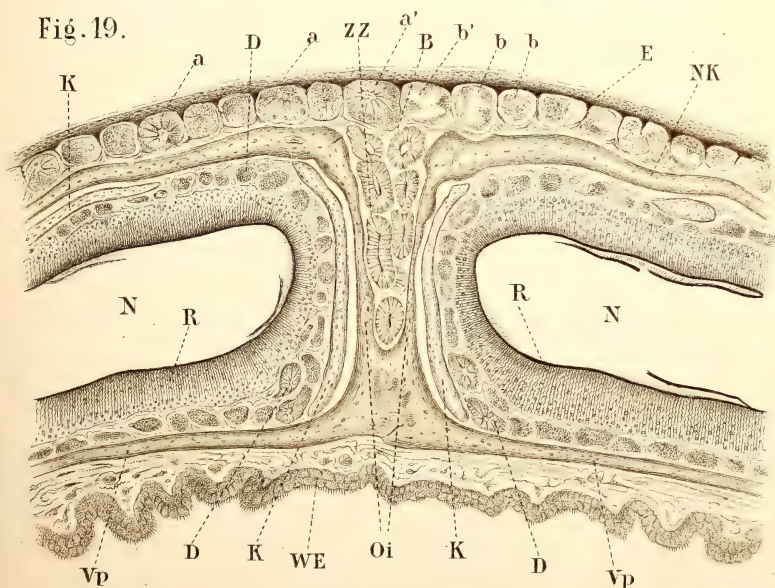


Fig. 19.







# Zur Naturgeschichte der Daphniden.

Von

Dr. August Weismann,  
Professor in Freiburg im Breisgau.

---

## I.

### Ueber die Bildung von Wintereiern bei *Leptodora hyalina*.

---

Mit Tafel V—VII.

---

In einer im Frühjahr 1874 veröffentlichten Abhandlung »über den Bau und die Lebenserscheinungen der *Leptodora hyalina*«<sup>1)</sup> konnte ich nur ungenügende Auskunft geben über den Vorgang der Winter-eibildung bei diesem Thier. Fertige Wintereier hatte ich niemals gesehen, und auch solche, die sich noch im Eierstock entwickelten, glaubte ich nur in zwei Fällen beobachtet zu haben, die beide nicht vollständig ausgebeutet werden konnten, da die Thiere vorzeitig zu Grunde gingen. Ich hoffte damals, »später über diesen Punct Einiges nachtragen zu können«.

Nachdem ich in den zwei folgenden Jahren die Beobachtungen an *Leptodora* fortgesetzt habe, bin ich jetzt im Stande dies zu thun.

Ich knüpfe an die damals mitgetheilte Beobachtung an. Ich hatte in den »beiden Ovarien eines im November gefischten Weibchens neben zwei grossen ovalen Eikammern mit den bekannten vierzelligen Gruppen der Sommereier eine beinahe kreisrunde kleinere Kammer von ganz verschiedenem Bau gefunden (a. a. O. Fig. 25). Während erstere nämlich nur von der gewöhnlichen dünnen Haut des Eierstocks überzogen waren, zeigte diese, ausser einer feinen selbstständigen Cuticula, eine Wand von mächtigen sechseckigen Zellen, aus homogenem Protoplasma und einem kugligen Kern bestehend, dessen Membran deutlich und dessen Inhalt körnig getrübt war«. Innerhalb dieser zelligen Kapsel liess

1) Diese Zeitschrift Bd. XXIV, p. 350.

sich in dem einen Fall nur homogenes, durchsichtiges Protoplasma erkennen, in dem andern Falle aber auch eingestreute Körnchen von dem Aussehen, welches die Dotterkörnchen bei ihrem ersten Auftreten in der Eizelle der Sommereier zeigen. Obgleich ich keinen Kern im Innern dieser nahezu kugligen Protoplasmamasse erkennen konnte und das Präparat zu Grunde ging, ehe Reagentien angewandt worden waren, die darüber Sicherheit hätten geben können, so schien es mir doch nicht zweifelhaft, »dass die beobachtete Bildung eine Kammer für die Entwicklung eines Wintereies war«.

Was mich zu diesem Schlusse bestimmte — den ich übrigens mit allem Vorbehalt gab — war vor Allem die Bemerkung P. E. MÜLLER'S<sup>1)</sup>, dass die Wintereier der *Leptodora* schon im Ovarium eine durchsichtige, gelatinöse Schale besitzen, welche von der verdickten Wand des Ovarium's ausgeschieden wird<sup>2)</sup>. Eine Verdickung der Eierstockswand war nun hier in auffallendster Weise vorhanden, als eine wohl ausgebildete, einschichtige Epithelkapsel. Dazu kam noch die ausdrückliche Angabe MÜLLER's, dass die Wintereier kleiner seien als die Sommereier. Allerdings lässt MÜLLER mehrere Wintereier gleichzeitig ausgebildet werden, während diese kugligen mit Epithelschicht ausgekleideten Kammern zu je einer in jedem Ovarium vorhanden waren, allein gerade in diesem Punkte glaubte ich am ersten noch eine Täuschung des sonst so genauen Beobachters annehmen zu dürfen, da bei gleichzeitiger Ausbildung von Sommer- und Wintereiern eine Verwechslung beider denkbar war. Ich wusste damals noch nicht, was spätere Beobachtungen mich gelehrt haben, dass es Daphniden giebt, welche mehr als zwei Wintereier gleichzeitig hervorbringen, und erblickte gerade in der Zweizahl der kugligen Kammern einen Grund mehr, sie oder vielmehr die Protoplasmakugel in ihrem Innern für Anlage eines Wintereies zu halten.

Man wird mir daraus wohl kaum einen Vorwurf machen. Die nächstliegende Deutung war jedenfalls diese, und ohne Kenntniss der weiteren Entwicklung möchte es schwer gewesen sein eine andere, geschweige eine bessere zu geben oder gar zu begründen.

1) Danmarks Cladocera und Bidrag til Cladocerners Fortplantingshistorie in Naturhistorisk Tidsskrift af SCHIÖDTE. Kjöbenhavn 1868 - 69. p. 346.

2) Ich sehe jetzt nachträglich, dass diese Ansicht in einer Stelle des dänisch geschriebenen Textes — falls ich ihn richtig übersetze — weniger bestimmt ausgesprochen ist, als in der lateinisch geschriebenen, mir allein vollkommen verständlichen »Repetitio brevis«, welche der zweiten Abhandlung beigegeben ist. P. 230 heisst es von der »wasserklaren Lage«, welche »die Wintereier im Ovarium umgiebt«, dass aus ihr »wahrscheinlich« sich die Schale bilde.



Ich habe nun seither das fragliche Gebilde wohl einige hundert Mal beobachtet und kann mit Bestimmtheit erklären, dass meine damalige Deutung unrichtig war; dasselbe entwickelt sich nicht zum Winterei.

Trotzdem aber hängt es mit der Bildung der Wintereier aufs Genaueste zusammen und spielt bei deren Herstellung eine äusserst wichtige und merkwürdige Rolle. Wenn auch der ganze Vorgang, der an dieses Gebilde sich knüpft, bis jetzt nirgends sonst bei der thierischen Eibildung beobachtet worden ist, so kommen doch weit verbreitete Erscheinungen vor, welche zwar nicht der Form, wohl aber ihrer innern Bedeutung nach ihm gleichzustellen sind, und auf diese ist er im Stande ein neues und helles Licht zu werfen.

#### 1. Die morphologischen Vorgänge der Nährkammerbildung.

Es ist ein Irrthum, wenn MÜLLER angiebt, die Wintereier seien seltener bei *Leptodora* als die Sommereier<sup>1)</sup>; in den Monaten October und November werden sogar fast nur noch Wintereier gebildet. Wenn ich dieselben in zwei aufeinander folgenden Jahren trotz der grössten Aufmerksamkeit und der Durchmusterung vieler Hunderte, ja vielleicht Tausende von Individuen nicht aufzufinden im Stande war, so lag dies nur daran, dass ich sie nicht als solche erkannte, während sie mir doch fortwährend in grösster Anzahl unter den Augen lagen.

Auch MÜLLER hat sie nur theilweise als solche erkannt und daher eben den Eindruck empfangen, als bildeten sie die Minderzahl, nur dann nämlich, wenn sie sich in einem gewissen Entwicklungsstadium befanden, in welchem der farblose Dotter von einer dicken Schicht hellen, homogenen Protoplasmas umgeben ist, welche sich scharf von ihm absetzt und fast den Anschein hervorbringt, als sei der Dotter von einer dicken Gelatine eingeschlossen.

Leider und zu meinem grossen Schaden hat MÜLLER diesen Schein für Wirklichkeit genommen und die Wintereier der *Leptodora* schon im Ovarium von einer »dicken gallertigen Schale« umschlossen sein lassen, welche — wie oben schon angeführt wurde — »von der verdickten Wand des Ovariums« ausgeschieden werden soll.

Keine von beiden Angaben ist richtig, die Wintereier der *Leptodora* besitzen im Ovarium so wenig eine Schale, als die irgend einer Daphnide, und auch eine Verdickung der Wandung des Eierstocks ist keine mit der Wintereibildung verknüpfte Erscheinung. Die Wan-

1) Danmarks Cladocera p. 230.

dung eines Ovariums, in welchem sich Wintererier entwickeln, unterscheidet sich in gar Nichts von derjenigen eines Sommereier enthaltenden Eierstocks. Wohl kann eine Verdickung der Ovarialscheide vorkommen, aber nur dann, wenn kurz zuvor mehrere reife Eier aus dem Eierstock in den Brutraum übergetreten sind und die nachrückenden jungen Eizellen die ausgeweitete Ovarialscheide noch nicht völlig ausfüllen. Dieselbe zieht sich dann zusammen, wird runzlich und dicker als gewöhnlich, und trägt nicht selten am blinden Ende einen förmlichen pfpofähnlichen Anhang, aus leerer und zusammengefallener Ovarialscheide gebildet.

Für mich waren diese Irrthümer MÜLLER's verhängnissvoll, denn allein die Angaben MÜLLER's von der Verdickung der Ovarialscheide und der Existenz einer gelatinösen Schale der Eier verhinderten mich so lange Zeit, die Wintererier als solche zu erkennen. Ich suchte nach Eierstöcken, die diese Kennzeichen darböten und fand sie nicht. Wohl beobachtete ich manches Mal die dicke, auffallend hervortretende Protoplasmarinde der Wintererier; dass aber ein so feiner Beobachter wie MÜLLER in den Irrthum verfallen sei, diese Rindenschicht für eine Schale zu nehmen, kam mir lange Zeit gar nicht in den Sinn, und so suchte ich weiter. MÜLLER hat offenbar mit allzu schwacher Vergrößerung gearbeitet; allein daraus lässt sich sein Versehen erklären. Bei Anwendung stärkerer Linsen (HARTNACK Nr. VII) hat es keinerlei Schwierigkeit, die Protoplasmarinde des Eies als solche zu erkennen. Ich werde weiter unten die Entwicklung des Wintereris im Eierstock, seinen Austritt in den Brutraum und die dort erfolgende Bildung einer Schale genauer beschreiben, für jetzt aber zu jenem räthselhaften Gebilde zurückkehren, welches ich früher für die Anlage eines Wintereris gehalten habe.

Eine kurze Orientirung über den Eierstock der *Leptodora* muss ich vorausschicken<sup>1)</sup>.

Das Ovarium der *Leptodora* besteht aus zwei Haupttheilen: dem eigentlichen Keimstock oder Keimlager, d. h. einer massigen Anhäufung junger Eizellen, und aus den Eikammern, d. h. kammerartigen Abtheilungen der Ovarialscheide, innerhalb deren je ein Ei sich ausbildet (siehe z. B. Fig. 46), wie solche bei den Insecten ebenfalls gebildet werden und wie sie auch bei allen andern mir bekannten Daphniden mehr oder weniger scharf ausgeprägt vorkommen. Jede Kammer enthält vier Keimzellen, von denen nur eine, und zwar die dritte vom Keimstock aus gerechnet, sich zum Ei ausbildet, die drei

1) Eine Uebersicht über den ganzen Eierstock geben die Fig. 46 u. 47 auf Taf. VI.



andern aber der einen bevorzugten als Nahrung dienen und daher, wie HUBERT LUDWIG für ähnliche Bildungen bei Insecten vorgeschlagen hat, ganz wohl als Nährzellen bezeichnet werden können, im Gegensatz zur eigentlichen Eizelle. Schon im Keimstock sind die Zellen zu Gruppen von je viere angeordnet, und diese Keimzellen-Gruppen, oder kürzer Keimgruppen ordnen sich wiederum in zwei parallel laufende Reihen oder Säulen, die Keimsäulen. Selten finden sich drei Keimsäulen, noch seltener nur eine einzige, so dass in der Duplicität der Keimsäulen eine scharfe Grenze zwischen Keimstock und der stets einzeiligen Eikammersäule gegeben ist.

Der Keimstock besteht aber nicht blos aus den Keimsäulen, sondern an ihrem den Eikammern entgegengesetzten Ende befindet sich das Keimlager, jene früher schon von mir beschriebene »Blastscheibe«, die eigentliche Quelle für die Bildung von Keimzellen. Sie besteht aus freiem Protoplasma, in welchem eine ziemliche Anzahl von Kernen gewissermassen schwimmen, wie ich dies im letzten Abschnitt dieser Abhandlung noch genauer darlegen werde. Anstatt »Blastscheibe« will ich das Gebilde lieber als Keimscheibe bezeichnen.

Eine Haupteigenthümlichkeit des Eierstocks der Leptodora, die er übrigens mit dem vieler andern Daphniden theilt, liegt darin, dass der Ausführungsgang nicht an dem Ende angebracht ist, an welchem sich die Eikammern befinden, an welchem also auch die Eier reifen, sondern an dem entgegengesetzten, am blinden Ende. Unmittelbar neben der Keimscheibe entspringt der Oviduct, ja man kann geradezu sagen, dass dieselbe in der innern (d. h. dem Ovarium zugewandten) Wand des Oviductes eingebettet ist.

Das räthselhafte Gebilde, um welches es sich hier in erster Linie handelt, die vermeintliche Wintereikammer, liegt nun beinahe immer zwischen Keimstock und Eikammersäule. Die Beschreibung und Abbildung, welche ich früher nach dem einen, nicht völlig ausgenutzten Präparat gegeben habe, ist im Thatsächlichen der Form richtig, aber nicht vollständig, weil sie nur ein einziges Stadium aus einer ganzen Entwicklungsreihe repräsentirt.

Was zuerst die zellige Kapsel angeht, in welcher die kuglige centrale Protoplasmamasse, das vermeintliche Winterei, eingeschlossen liegt, so sind mir allerdings noch öfters genau solche Bilder vorgekommen, wie das war, welches meine frühere Zeichnung wiedergiebt, allein nur auf einem gewissen Entwicklungsstadium kann der Anschein einer kugligen, aus regelmässig sechseckigen Epithelzellen zusammengesetzten Kapsel zu Stande kommen (Fig. 6 A u. B), und auch in diesem Stadium herrscht keineswegs immer eine solche Gleichförmigkeit in der Form

und besonders der Grösse dieser Wandungszellen, wie sie sich mir damals zufällig darbot.

Die Deutung, welche ich diesen Zellen der Wandung gab, ist richtig, sie sind in der That Epithelzellen, allein die kugligen Körper in ihrem Innern, welche ich für ihre Kerne hielt, sind dies nicht, sondern sie sind Protoplasmaballen, welche von aussen in die Zellen eingewandert sind, Stücke jener centralen von der Kapsel eingeschlossenen Protoplasmakugel, von welcher sie sich selbstständig abgeschnürt haben.

Diese Angabe beruht nicht etwa auf Vermuthung, sondern auf directer Beobachtung, wie ich sie schon im Herbst 1874 mehrmals gemacht, in letztem Sommer aber noch oft wiederholt habe.

Ich lasse einstweilen die Frage nach der Natur und Herkunft sowohl der Wandungszellen, als der von ihnen eingeschlossenen Protoplasmakugel ganz bei Seite und wende mich zur Darstellung jener merkwürdigen Vorgänge, welche ich soeben angedeutet habe.

Um bestimmte Bezeichnungen zu haben, greife ich der Untersuchung hier vor und bezeichne das ganze Gebilde, dessen Entwicklung geschildert werden soll, als Nährkammer, die äusseren Zellen derselben als Wandungszellen, den Inhalt der Kammer aber als Nährballen.

Die Gestalt der Nährkammer ist immer sphäroid, manchmal ganz kuglig, manchmal an beiden Polen stark abgeplattet, so dass sie gegen den Keimstock, wie gegen die erste Eikammer hin von einer nahezu geraden Fläche begrenzt wird und nur an den Seiten mit Kugelflächen vorspringt. Ihre Grösse schwankt in ziemlich weiten Grenzen, gewöhnlich aber ist sie kleiner als eine der Eikammern; als mittleren Durchmesser kann man etwa 0,26 Mm. annehmen.

Die Wandungszellen liegen stets nur in einer Schicht. In dem Stadium, welches in Fig. 25 meiner früheren Abhandlung abgebildet wurde und von welchem ich hier ausgehe, umschliessen dieselben den Nährballen meist vollständig; sie bilden eine geschlossene Wand rings herum und kein Theil des Nährballens liegt von ihnen unbedeckt frei unter der dünnen Ovarialscheide.

Diese Zellen sind meist sehr ungleich in der Grösse und von Gestalt rundlich oder polygonal, von der Fläche gesehen nicht selten ziemlich regelmässig sechseckig. Sie erscheinen hell und machen den Eindruck von dünnwandigen Blasen, welche mit wässriger Flüssigkeit prall gefüllt sind. Auch zweifle ich nicht, dass sie eine Membran besitzen, wenigstens sieht man nach Einwirkung verdünnter Essigsäure einen sehr feinen doppelten Contour. Der Hauptinhalt der Zelle trübt sich



dabei nicht, höchstens schlagen sich einige feine Körnchen in der Umgebung des Kernes und auf der Innenfläche der Membran nieder. Auch Ueberosmiumsäure färbt den Inhalt nicht, der also weder Protoplasma noch Fett sein, oder Proteinsubstanzen in grosser Menge enthalten kann. Jede der Zellen besitzt einen kleinen wandständigen Kern von ovaler Gestalt (Fig. 40 *k*). Im lebenden Thier lässt er sich nicht erkennen, ganz wohl aber nach Anwendung von Reagentien.

Ausser diesen den Zellen selbst angehörenden Theilen sieht man nun noch jene früher als Kerne aufgefassten kugligen Gebilde im Innern der Zellen liegen, und zwar keineswegs immer nur eines in jeder Zelle, wie ich es damals beobachtet hatte, sondern oft zwei, drei und vier, ja in einzelnen Fällen sechs und sieben; sehr häufig kommen aber auch ganz leere Zellen zwischen den andern vor (Fig. 6 *A* u. *B*, Fig. 9). Dabei sind diese Kugeln von sehr verschiedener Grösse (19—39 Micro) und von nicht minder verschiedenem Aussehen. Einmal bemerkt man leicht, dass nicht alle die reine Kugelform besitzen, und dann erscheint die eine Kugel ziemlich dunkel, die andere sehr viel heller, und eine dritte zeigt sich so hell, dass sie nur noch an ihrem äusserst zarten und blassen Contour überhaupt zu erkennen ist.

Man erräth leicht, dass das verschiedene Aussehen der Kugeln nicht auf eine Verschiedenheit ihres Wesens zu beziehen ist, sondern dass es verschiedenen Stadien der Entwicklung dieser ursprünglich gleichartigen Gebilde entspricht.

Continuirliche Beobachtung ein und derselben Kugel am lebenden Thier verschafft die Ueberzeugung, dass man es hier mit einem seltsamen Auflösungsprocess zu thun hat.

Die Kugeln sind zuerst dunkel, dann verblassen sie immer mehr und schliesslich lösen sie sich auf und verschwinden vollständig.

Anfänglich, d. h. kurz nach ihrem Eintritt in die Epithelzellen, besitzen sie genau dasselbe Aussehen wie der centrale Nährballen; sie sind gelblich von Farbe, treten scharf hervor und bestehen aus einer hyalinen Grundmasse, in welcher dunklere Körnchen in auffallend gleichmässiger Vertheilung eingebettet sind (Fig. 6 *a*). Ihre Reactionen sind genau die nämlichen, wie die des centralen Ballens: Essigsäure und Salzsäure von 1<sup>0</sup>/<sub>00</sub> machen sie bedeutend dunkler, Ueberosmiumsäure färbt sie braun, später schwarz. Sie zeigen nur einen einfachen Contour und besitzen auch sicherlich keine Membran oder erhärtete Rindenschicht. In ihrem Innern ist kein weiteres Formelement verborgen, sie sind kern- und hüllenlose Protoplasma-ballen, die ich hier gleich als »Secundärballen« oder Secundärzytoden bezeichnen will.

Die erste Veränderung, die an ihnen eintritt, besteht in einer ungleichen Vertheilung der Körnchen. Dieselben häufen sich gegen den Mittelpunct hin an und lassen eine Randzone ganz frei, die also jetzt völlig homogen erscheint. Zu gleicher Zeit bemerkt man Formveränderungen (Fig. 6 a, a', a'', a''', a''').

Die Kugel verzieht sich nach der einen und nach der andern Richtung hin, es bilden sich stumpfe Fortsätze, um später wieder eingezogen zu werden, kurz, es beginnen sehr langsame, amöbenartige Bewegungen der Cytode, welche mehrere Stunden hindurch anhalten. Auffallend ist dabei, dass während dieser Zeit die Körnchen von der Oberfläche zurtücktreten; alle Fortsätze, welche sich bilden, sind vollkommen körnchenfrei, und eine an verschiedenen Stellen ungleich dicke, hyaline Zone umgiebt die ganze Cytode. Diese Thatsache stimmt gut zu der Auffassung, zu welcher AUERBACH durch die Beobachtung des Furchungsprocesses bei Nematodeneiern geführt wurde und nach welcher »das Protoplasma, wo es in lebhafter Bewegung begriffen ist, gern die Dotterkörnchen aus sich herausdrängt<sup>(1)</sup>. Man darf wohl allgemeiner sagen, dass überall, wo das Protoplasma mit Körnchen gemengt ist, partielle Contractionen desselben den Erfolg haben, die Körnchen auszutreiben und in den ruhenden Theil des Protoplasma's hineinzudrängen. Sehen wir doch auch bei Infusorien und Gregarinen dieselbe Scheidung eingetreten und zu einem constanten Strukturverhältniss geworden.

Das Streben, über die Bedeutung und das Wesen der Nährkammerbildung im Ganzen ins Klare zu kommen, hat mich verhindert, den Auflösungsprocess der Secundärcytoden so oft speciell zu verfolgen, als es wünschenswerth gewesen wäre, und ich kann deshalb z. B. nicht bestimmt sagen, ob Theilungen derselben häufig vorkommen, ob vielleicht in allen den Fällen, wo zwei bis sieben Ballen in einer Epithelzelle liegen, diese alle etwa aus nur einer eingewanderten Cytode durch Theilung entstanden sind. Nur ein Mal habe ich die Theilung einer Cytode in zwei Hälften direct beobachtet. Jede der beiden Hälften nahm gleich nach der Trennung Kugelgestalt an, und beide entfernten sich darauf langsam von einander so weit, als es der Binnenraum der Epithelzelle zuliess, in welcher sie lagen.

Ortsveränderungen der Secundärcytoden scheinen überhaupt fast immer mit den Gestaltveränderungen verbunden zu sein. Direct lassen sie sich allerdings nicht wahrnehmen, weil sie zu langsam vor sich gehen, aber sehr oft kann man eine Veränderung in der gegen-

1) Organologische Studien, Heft 2, p. 223. Breslau 1874.



seitigen Lage der Kugeln constatiren, oder beobachten, dass ein und dieselbe Cytode nacheinander in verschiedene optische Querschnitte zu liegen kommt.

Nachdem die amöboiden Bewegungen aufgehört haben, nehmen die Cytoden wieder die Kugelgestalt an, zeigen sich aber jetzt viel blässer und körnchenärmer als vorher. Die Körnchen sind jetzt wieder gleichmässig durch die ganze Kugel vertheilt, aber sie liegen weniger dicht, sind auch nicht mehr alle gleich gross und gleich dunkel. Die meisten erscheinen viel blässer, viele sind nur noch als Pünctchen zu erkennen, während zuweilen auch einzelne zu grösseren Körnern zusammengeslossen scheinen (Fig. 9 *a'*, *a''*). Auch die Bildung heller Vacuolen im Innern der Kugel wurde zuweilen beobachtet (*a'''*), und in einem Falle habe ich bestimmt gesehen, dass um eine Kugel sich eine weit abstehende Membran bildete! (Fig. 9 *b*). Alles Erscheinungen, wie wir sie vom Protoplasma einer Zelle oder auch einer kernlosen Cytode her ganz wohl kennen.

Doch möchte ich sowohl das Auftreten von Vacuolen, als das Abheben einer Membran nicht zum normalen Verlauf der Entwicklung rechnen, da ich sie nur einmal beobachtet habe und zwar bei einem sterbenden Thier.

In der Regel erblasst die Kugel immer mehr, so dass man sie nur bei scharfer Einstellung und Aufmerksamkeit erkennt. So verharret sie noch längere Zeit, zuletzt aber löst sie sich vollständig auf, und zwar scheint hier die Grundsubstanz voranzugehen, denn man sieht häufig rundliche Gruppen der blassen Körnchen beisammen liegen, während der Umriss der Kugel nicht mehr zu erkennen ist (Fig. 7 in Zelle *a u. a'*). Vor dem Verschwinden des Umrisses aber glaubte ich eine ziemlich starke Vergrösserung der Kugel, also wohl ein Aufquellen der Grundsubstanz wahrzunehmen, ohne dass ich indessen im Stande war, es mit dem Micrometer sicher zu stellen.

In dem Stadium der Nährkammer, von welchem ich ausging, findet man wenn nicht in allen, so doch in den meisten Wandungszellen eine oder mehrere Kugeln, früher und später aber verhält sich dies anders, man findet die meisten Zellen leer, früher, weil die Kugeln noch nicht in die Zellen eingedrungen sind, später, weil sie sich bereits wieder aufgelöst haben.

Dass nun diese Kugeln von aussen — oder eigentlich von innen, d. h. vom Centrum der Kammer her — in die Zellen einwandern und dass sie nichts Anderes sind, als Stücke des grossen, im Innern der Kapsel liegenden Protoplasmaballens, leidet keinen Zweifel und lässt sich nicht nur aus der ganzen Reihenfolge von Veränderungen, welche

die Nährkammer durchmacht, erschliessen, sondern auch direct beobachten.

Es gelang mir dies zum ersten Mal bei einer jüngeren Nährkammer (Fig. 5), welche sich in mancher Hinsicht anders verhielt, als eine Nährkammer auf dem bisher betrachteten Stadium.

Einmal hatte das Gebilde im Ganzen noch keine Kugelform, sondern glich mehr einer dicken Scheibe, etwa einem grossen Schweizerkäse, dann aber war der Nährballen noch nicht ganz vollständig von den Wandungszellen eingeschlossen, sondern lag an der einen Seite (bei  $x$ ) noch direct unter der Ovarialscheide, nach vorn und hinten aber stiess er an den Keimstock und die erste Eikammer. Die Wandungszellen überzogen zwar die dem Beobachter zugekehrte Fläche des Nährballens vollständig (in Fig. 5 nicht eingezeichnet!), aber sie machten höchstens in der Flächenansicht den Eindruck einer Epithelschicht, bei tiefer Einstellung des Focus aber zeigten sie sehr unregelmässige Formen und nahmen sich vielmehr aus, wie gewisse blasige Zellen, welche in dem Ovarium aller Daphniden vorkommen und von LEYDIG früher als »Dotterstock« beschrieben worden sind. In keiner einzigen Zelle zeigten sich jene granulirten Protoplasmakugeln, sie waren alle nur prall gefüllt mit einer wasserklaren Flüssigkeit.

Auch die Centralmasse verhielt sich anders. Anstatt einen einzigen grossen, rundlichen Ballen darzustellen, zeigte sie hier einen ganz grossen und vier kleinere Ballen, von denen die Letzteren scheinbar Kugelform besaßen, in Wahrheit aber nur kolbige Auswüchse des grossen Ballens waren. Alle zeigten das oben schon geschilderte feingranulirte Aussehen und liessen keine weiteren Formenelemente in ihrem Innern erkennen.

Zwei Stunden später hatte sich die Gestalt der centralen Ballen bedeutend geändert, sie hatten sich gegeneinander verschoben (Fig. 5 B), und bei zweien konnte ich deutlich einen stumpfen, wurstförmigen, dicken Fortsatz ( $b$ ) erkennen, den sie zwischen die blasigen Wandungszellen hineingeschoben hatten.

Einer dieser Fortsätze lag so oberflächlich, dass ich starke Vergrösserung (HARTNACK Syst. VII) anwenden konnte, und es liess sich so feststellen, dass der allmählig keulenförmig werdende Fortsatz mit seinem kugligen Ende die Wand einer der blasigen Zellen eindrückte und in das Innere der Zelle einstülpte (Fig. 5 C,  $a'$ ); man erkannte deutlich dicht aufeinander den Contour der Kugel und den der Zellmembran.

Das Vorrücken der Kugel in die Zelle geht sehr langsam vor sich und ist von mir nicht continuirlich verfolgt worden, da das Thier mir



sonst während der Beobachtung zu Grunde gegangen wäre. Ich setzte dasselbe wieder in Wasser und liess es sich von dem unvermeidlichen Druck des Deckgläschens erholen. Als ich es nach  $4\frac{1}{2}$  Stunden von Neuem betrachtete, war die Kugel vollständig in die Zelle eingetreten (Fig. 5. C, a''). Ebenso war ein zweiter im Beginn des Processes beobachteter Fortsatz (Fig. 5 B, b) als granulirte Kugel in das Innere einer andern Wandungszelle eingedrungen (Fig. 5 C, b', b'').

Wie sich dabei die Zellmembran verhält, ist mir nicht ganz klar geworden. Doch beobachtete ich bei der einen vollkommen schon im Innern der Zelle liegenden Kugel einen feinen, kreisförmigen Contour in einigem Abstand sie umgeben, und dieser Contour tangirte die Membran der Zelle. Da nun sicher die Kugel bei ihrem Eindringen die Zellmembran vor sich hertreibend und einstülpend beobachtet wurde, so darf aus diesem letzterwähnten Bilde vielleicht geschlossen werden, dass die Kugel kurz nach ihrem Eindringen in einem Einstülpungssack der Zellmembran liegt, dass dieser sich dann aber sehr rasch auflöst. Letzteres anzunehmen, wäre unvermeidlich, da die Kugeln später — wie oben erwähnt — vollkommen frei im Innern der blasigen Zellen schweben.

Auf diese Weise also füllen sich die Zellen der Wandung allmählig immer mehr mit Protoplasmakugeln an. Allerorts erheben sich kurze, kolbige Fortsätze auf der Oberfläche des Nährballens, um in das Innere der Zellen einzudringen, und dieselben müssten ganz überfüllt sein, lösten sich nicht die zuerst eingedrungenen Kugeln bald auf und machten so Platz für später nachrückende.

Der ganze Process macht den Eindruck, als sollten die Epithelzellen mit Protoplasma genährt werden, und in gewissem Sinne geschieht dies auch wirklich, denn die Epithelzellen nehmen während der ganzen Zeit der Protoplasmaauflösung fortwährend an Grösse zu, während ihre Zahl sich nicht mehr vergrössert; sie erreichen nicht selten einen Durchmesser von  $60\ \mu$  und mehr (Fig. 7 Ep), vergrössern sich aber nicht nach allen Richtungen gleich stark, sondern wachsen am stärksten gegen das Centrum der Kammer hin, bis sie schliesslich — wenn auch der letzte Rest der centralen Masse verschwunden ist — dort zusammenstossen. Dann ist also, genau gesprochen, keine Kammer mehr vorhanden, denn es fehlt jeglicher Binnenraum, das Gebilde ist zu einer soliden zelligen Kapsel umgewandelt. Auch in diesem Stadium sieht man zuerst immer noch granulirte Kugeln in einzelnen der Zellen liegen (Fig. 8), nicht selten auch noch in einer derselben zwei oder drei Kugeln, ein Bild, welches ohne Kenntniss der vorhergehenden Zustände rein unverständ-

lich ist. Unter meinen Zeichnungen befindet sich eine, bei welcher alle Zellen der Kapsel leer, d. h. ohne erkennbare Formelemente sind, nur in einer einzigen derselben liegen sieben Kugeln von sehr verschiedener Grösse (Fig. 9).

Auch diese lösen sich später auf und es bleibt dann von der Nahrungskammer nur eine Kapsel übrig, aus grossen blasigen Zellen bestehend, von unregelmässig rundlicher, von der Fläche gesehen polygonaler Gestalt, welche sich dicht ineinander fügen und eine compacte Masse darstellen. Nicht eine jede von ihnen reicht aber bis in den Mittelpunkt der Kapsel, nur die grössten stossen dort zusammen, auch kommt es jetzt nicht selten vor, dass die ursprünglich streng einschichtige Structur der Zellenlage dadurch verwischt wird, dass einzelne der kleineren Zellen durch den Druck ihrer Nachbarn in die Tiefe gedrängt und von der Oberfläche abgeschnitten werden.

Der Inhalt der Zellen ist farblos und wasserklar, es sei denn, dass die Resorption der letzteingetretenen Kugeln sich etwas verzögert hat. In diesem Fall findet sich ein feinkörniges, unbestimmt begrenztes Wesen in einzelnen oder mehreren Zellen, das aber später auch verschwindet. Sobald der Zellinhalt völlig homogen geworden ist, lässt er sich weder mit Essigsäure, noch mit Ueberosmiumsäure trüben oder färben. Ganz wie vor dem Eintritt der Kugeln bekommt derselbe durch Ueberosmiumsäure keine gelbe oder braune Färbung, wie z. B. das Protoplasma der anstossenden Eizellen, und Essigsäure bringt nur einen geringen körnigen Niederschlag in der Umgebung der durch sie kenntlich werdenden Zellkerne hervor. Der Inhalt derselben muss eine wässrige Flüssigkeit sein, d. h. Proteinsubstanzen in nicht grösserer Menge gelöst enthalten, als dieselben auch im Blute vorhanden sind.

Zu gleicher Zeit aber mit dem Verschwinden der letzten Kugeln, meistens sogar schon lange vorher (Fig. 8), beginnt ein langsames Schrumpfen der Zellen und zugleich der ganzen Nahrungskammer. Sehr bald besitzt dieselbe nicht entfernt mehr die Kugelform, sondern ist zu einem breiten und niedrigen, seltner zu einem schmalen und hohen Cylinder geworden, dessen rundliche oder unregelmässig vieleckige Zellen durchaus keine bestimmte, gesetzmässige Anordnung mehr erkennen lassen. Sie verhärten auch nicht in diesem Zustand, sondern nehmen immer mehr an Grösse und vielleicht auch an Zahl ab, bis sie nur noch eine schmale, helle Zone kleiner, wasserklarer Zellen zwischen Keimstock und erster Eikammer darstellen (Fig. 17 B, Nk).

Spätestens um diese Zeit, meistens aber schon früher, sind dann die Wintereier, welche sich in den Eikammern entwickelten, fertig und

reif, in den Brutraum auszutreten. Dies kann nun nur so geschehen, dass sie wieder rückwärts in den Keimstock treten und sich mitten durch denselben ihren Weg zum Oviduct bahnen (Fig. 48). Dabei müssen sie also nothwendig auch die Lage blasiger Epithelzellen durchbrechen, welche als Endergebniss der Nährkammer zwischen Eikammern und Keimstock ihnen den Weg versperrt (Fig. 47 B).

Es fragt sich nun, was bedeutet der ganze bisher geschilderte Vorgang?

Die Beantwortung dieser Frage hängt offenbar in erster Linie von der Beantwortung der zweiten Frage ab: woher kommt und was ist die centrale Protoplasma-masse der Nährkammer?

Die richtige Antwort auf diese zweite Frage lässt sich nur dadurch geben, dass man die Entstehung beobachtet, und dies wiederum ist nur dann mit Sicherheit möglich, wenn man diese Entstehung einer Nährkammer an ein und demselben lebenden Thiere verfolgt. Lange Zeit wollte dies durchaus nicht gelingen; alle Versuche scheiterten an der Zartheit und leichten Hinfälligkeit der Thiere. Sobald ich eines unter dem Deckgläschen beobachtet hatte — und ohne Anwendung eines solchen kann man nicht sicher genug beobachten — wurde es matt, erholte sich zwar wohl einigermaßen, starb aber doch nach 42, höchstens 24 Stunden. Und nicht nur solche gequetschte Leptodoren sterben rasch ab in Gefangenschaft, sondern auch die frischesten, kräftigsten Thiere lassen sich nur bei grosser Sorgfalt und Anwendung einer ganz bestimmten Behandlung längere Zeit am Leben erhalten. Ganz reines, von Stäubchen, Fädchen und dergleichen freies Wasser, das täglich gewechselt wird, täglich frisches Futter von lebenden kleinen Daphnien, Cyclopen u. s. w. und Aufbewahrung der Leptodorenzucht bei Tage in einem stark verdunkelten Raum, sind die Mittel, durch welche ich in einzelnen Fällen Individuen bis zu 44 Tagen vollkommen munter erhalten habe.

Um die Belastung mit dem Deckglas nach Möglichkeit zu vermeiden, beobachtete ich vorher eine sehr grosse Anzahl von Nährkammern in den verschiedensten Stadien, so dass ich sicher war, auch ohne Deckglas und bei schwächerer Linse (HARTNACK Syst. IV) das betreffende Bild richtig zu deuten.

Auf diese Weise konnte ich feststellen, dass der Inhalt der Nährkammern, der grosse centrale Protoplasma-ballen (primärer Nährballen) nichts Anderes ist, als der umgewandelte Inhalt einer gewöhnlichen Eikammer, dass es eine der bekannten Gruppen von vier Keimzellen ist, welche, in bestimmter Weise verändert, schliess-



lich als eine einzige kernlose Protoplasmamasse (Cytode) erscheint, welche sodann von den Wandungszellen resorbirt wird.

Ich greife jetzt zurück und schildere die ersten Vorgänge der Nährkammerbildung bis zu dem Stadium, von welchem ich oben ausgegangen war: der Bildung kolbiger Protoplasmafortsätze, welche in die Epithelzellen eindringen. Diese ersten Vorgänge sind folgende.

Fast bei allen kräftigen Thieren, welche Wintereier produciren, werden in jedem Ovarium mindestens zwei, meist aber drei bis sieben Eikammern gebildet durch gleichzeitiges Vorrücken eben so vieler Keimgruppen vom Keimstock her. Von diesen geht regelmässig die erste (vom Keimstock aus gerechnet) den geschilderten eigenthümlichen Resorptionsprocesse ein, d. h. sie wandelt sich in eine Nährkammer um.

Die erste bemerkbare Veränderung ist eine Formänderung: die Keimgruppe (und natürlich auch die sie einschliessende Kammer), welche vorher die gewöhnliche ovale Gestalt besass, wird jetzt zur Kugel, ja sogar zur stark abgeplatteten Kugel (Fig. 4 *Nk*). Es beruht dies sehr wahrscheinlich auf einer selbstständigen Contraction der Keimzellen, denn während in den andern Eikammern eine jede Keimzelle sich an den Seiten stark vorwölbt, so dass also an den Rändern der Kammer die einzelnen Eizellen durch Lücken von einander abstehen, liegen sie hier so dicht aufeinander, dass sie nur eine Masse zu bilden scheinen. Keine Einbuchtung des Umrisses verräth die Stelle, an welcher zwei Zellen aneinanderstossen, und am lebenden Thier hält es überhaupt schwer oder ist auch ganz unmöglich, die zarten Grenzlinien der Zellen zu erkennen (Fig. 4 *Nk*). Erst nach Zusatz von Essigsäure treten sie scharf und deutlich hervor, man erkennt, dass die vier Eizellen ihre frühere Lagerung gegeneinander noch beibehalten haben, dass sie etwa wie Geldstücke aufeinander liegen (Fig. 4 *A*).

Mit der Contraction der vier Keimzellen zu einer Kugel, geht aber noch eine andere für das Verständniss der ganzen Erscheinung bedeutsame Veränderung an ihnen Hand in Hand, nämlich eine Abnahme ihres Volumens. Durch Messungen kann ich dieselbe allerdings nicht belegen, aber schon das blossе Augenmaass lässt kaum einen Zweifel, dass z. B. in Fig. 4 die Nährkammer (*Nk*) erheblich kleiner ist an Masse, als die erste Eikammer (*Eik*). Diese beiden Keimgruppen waren aber kurz vorher noch gleich gross. Noch bestimmter spricht für eine rasch eingetretene Volumverminderung der Umstand, dass die

Ovarialscheide der Nährkammer nicht mehr straff anliegt, sondern schlaff an ihr herumhängt (*Os*).

In diesem Stadium zeigt das Protoplasma der zu einer Kugel zusammengezogenen Keimzellen noch keine Veränderung, es ist noch völlig homogen und trübt sich erst körnig beim Absterben des Thieres, oder bei Zusatz von Essigsäure (Fig. 1 *B*). Dagegen aber sind die Kerne bereits in voller Metamorphose und zwar in einer regressiven begriffen.

In gewöhnlichen Keimzellen erkennt man die blassen, grossen Kerne auch am lebenden Thier sehr leicht (Fig. 1 *Eik*); nicht so in diesen. Hier sieht man entweder gar kein Formelement im Innern der Zelle, oder doch nur einen kleinen, äusserst blassen rundlichen Körper, den ich für den Rest des zum grössten Theil bereits aufgelösten Nucleolus halte.

Nach Einwirkung verdünnter Essigsäure erkennt man, dass jeder dieser Nucleolusreste im Innern einer hellen Blase liegt, die nichts Anderes ist als die geschrumpfte Kernhülle (Fig. 1 *B*, *k* u. 1 *C*, *k'*, *k''*). Concentrirte Essigsäure macht den wasserhellen Inhalt dieser Kernblase gerinnen, so dass er als eine solide, dunkle Kugel erscheint (*k'''*), eine Reaction, die bei den Kernen unveränderter Keimzellen niemals eintritt. Die Deutung ergibt sich leicht: der Nucleolus, oder besser, die Kernsubstanz (*OSCAR HERTWIG*) löst sich im Kernsaft auf.

Später verschwindet die Kernmembran vollständig, ohne dass ich zu sagen wüsste wo sie hin geräth, und dann finden sich im Innern der Protoplasmakugel nur noch jene vier kleinen, stark lichtbrechenden, rundlichen Körper, nach meiner Auffassung die letzten Reste des Nucleolus, auf deren endliches Schicksal ich zurückkommen werde.

Um diese Zeit bemerkt man auch bereits die ersten Anläufe zur Bildung der zelligen Umhüllung der Nährkammer, der Follikelwandung, wenn man will.

Es treten nämlich am Keimstockrand der Kammer kleine blasige Zellen auf (Fig. 1 *Ep*), zuerst nur in ganz geringer Zahl. Gleichzeitig verdickt sich die Ovarialscheide, soweit sie die Nährkammer überkleidet, und zwar dadurch, dass die vorhandenen zelligen Elemente der Ovarialscheide anschwellen und zu eben solchen blasigen Zellen werden, wie sie zwischen Kammer und Keimstock eingekleibt sichtbar wurden.

Ich muss hier kurz einschalten, dass die Wand des Eierstocks bei *Leptodora* wie bei allen mir bekannten Daphniden äusserst dünn ist, indem sie eigentlich nur aus einer cuticularen, structurlosen Membran besteht, nicht aber — wie z. B. bei den Insecten — unter dieser Cuticula noch eine continuirliche Epithelschicht besitzt. Natürlich muss

eine continuirliche Zellenlage zu einer früheren Entwicklungsstufe vorhanden gewesen sein, da sonst eine Cuticula nicht hätte abgeschieden werden können, und in der That besteht das jugendliche Ovarium aus einem soliden Zellenstrang, allein im fortpflanzungsfähigen Thier finden sich nur noch Reste einer Epithellage. Am lebenden Thier lassen sie sich nicht zur Anschauung bringen, sehr gut dagegen nach Anwendung von Essigsäure und geringem Druck. Die Scheide hebt sich dann von den Eizellen ab und man erkennt, dass auf ihrer Innenfläche zerstreut kleine Zellen festsitzen, deren unregelmässige Gestalt genau der Form der Lücken entspricht, welche sowohl zwischen den Eizellengruppen zweier benachbarter Kammern, als auch zwischen je zwei benachbarten Eizellen ein und derselben Kammer am Rande frei bleiben. Morphologisch können diese Zellen nur als Eierstocksepithel aufgefasst werden, wenn sie auch functionell kein solches mehr darstellen. Ihre Function ist vielmehr hier die des Bindegewebes, es sind Lückenfüller. In meiner früheren Abhandlung über *Leptodora* hatte ich ihnen keine Aufmerksamkeit zugewandt, und nur in der »Erklärung der Abbildungen« kurz auf die »Kerne« auf der Innenfläche der Ovarialscheide hingewiesen. Diese Kerne aber gehören selbstständigen Zellen an, und diese Zellen können unter Umständen zu neuer Thätigkeit erwachen, ihre bisherige Passivität aufgeben und zu einer ziemlich bedeutenden Rolle sich aufschwingen, denn sie sind es, aus denen sich die Wandung der Nährkammer bildet.

Es geschieht dies durch Wachstum und Vermehrung derselben. Die kleinen blasigen Zellen mit wasserklarem Inhalt schwellen an und vermehren sich durch Theilung. Fast immer beginnt ihre Wucherung, wie in Fig. 4, vom Keimstock her, allein ich habe auch gesehen, dass sie umgekehrt von der ersten Eikammer her vorrückten, und fast immer liegen auch einzelne zerstreut an dazwischen gelegenen Punkten der Oberfläche. Sehr bald schon überzieht den grössten Theil der zusammengeballten Eizellen eine continuirliche Zellenlage. Die Zellen stehen offenbar unter einem erheblichen Druck, denn sie erscheinen ganz platt und quetschen sich gewissermassen zwischen Ovarialscheide und der Kugeloberfläche der Keimzellen durch. Sie rücken nicht in völlig geschlossener Linie und in gerader Richtung über die Oberfläche der Eizellenmasse hin, vielmehr springen meist einzelne Zellen ihres Randes stark vor, und sie wuchern nach allen Seiten. Dafür, dass sie nicht alle von einer Stelle herkommen, ist das Vorkommen vereinzelter solcher Zellen beweisend an Punkten, an welchen die vorrückende Hauptmenge derselben, gewissermassen die geschlossene Phalanx, noch nicht hingelangt ist.



Auf diese Weise also vervollständigen sich unter der cuticularen Ovarialscheide die zerstreuten kleinen Epithelzellen zu einer continuirlichen Lage, welche die vier in der Metamorphose begriffenen Keimzellen mehr oder weniger vollständig einschliesst (Fig. 2 A).

Oft beginnt nun der oben geschilderte Resorptionsprocess bereits, ehe die Einschliessung ganz vollendet ist. Vorher aber erleiden die Nährzellen noch weitere Veränderungen: sie verschieben sich gegeneinander, ihr Protoplasma wird granulirt und die Kernreste schwinden vollständig.

Die erstgenannte Veränderung kann nur auf activer Contraction der Zellsubstanz beruhen, wie wir eine solche schon für die oben geschilderte erste Gestaltveränderung der Nährzellengruppen annehmen mussten. Diese Zusammenziehungen dauern also fort und haben schliesslich eine gänzliche Verschiebung der Zellen in ihrer gegenseitigen Lagerung zur Folge. Während sie vorher wie Geldstücke aufeinander geschichtet lagen, drängen sie sich jetzt in verschiedener Weise dicht an- und ineinander, und sind bald schräg über- und nebeneinander gelagert, bald stehen drei von ihnen der Quere nach nebeneinander, die vierte aber darüber. Es mag sein, dass dabei nicht nur active, wenn auch sehr langsame Contractionen der Zellsubstanz, sondern auch in passiver Weise die Spannung mitwirkt, unter welchen diese Kammer augenscheinlich steht. Ohne Zweifel werden auch die wuchernden Epithelzellen diesen Druck vermehren helfen; jedenfalls besteht ein starker intracameraler Druck, wie man am deutlichsten an den sonderbar gestalteten Flächen der aufeinander gepressten Nährzellen erkennt, die den muschligen Bruchflächen eines Feuersteins nicht unähnlich sind (Fig. 2 B, 3 A u. B, Fig. 4).

Direct mit dem Auge verfolgen kann man die Verschiebung der Zellen nicht. Allein ich habe wiederholt beobachtet, wie die Eizellen einer Nährkammer heute noch regulär lagen, morgen aber bereits stark gegeneinander verschoben waren (Fig. 11 A u. B). Mit dem Beginn der Verschiebung tritt zugleich die zweite Veränderung der Nährzellen ein, die vorher völlig homogene, hyaline Zellsubstanz nimmt eine feinkörnige Beschaffenheit an.

Diese feine Granulirung ist sehr characteristisch. Blasse, kleine, rundliche Körnchen, stärker lichtbrechend als die hyaline Grundsubstanz und daher um ein Weniges dunkler, sind in sehr regelmässigen Abständen in diese letztere eingebettet (Fig. 2 A). Der Anblick hat durchaus keine Aehnlichkeit mit der körnigen Trübung, wie sie den Zerfall eines Gewebetheils einleitet und das Absterben desselben an-

zeigt. Von Absterben kann natürlich hier obnehin keine Rede sein, wo die Eizellen noch lange nach dem Körnigwerden so energische Lebensäusserungen wahrnehmen lassen.

Es gelingt aber auch nachzuweisen, dass diese Granulirung nicht auf einer Neubildung von Körnchen beruht, sondern nur auf dem Hervortreten schon vorher vorhandner Elemente. Das Protoplasma aller Keimzellen enthält solche Körnchen, nur dass diese im Lichtbrechungsvermögen mit der Grundsubstanz übereinstimmen und deshalb unsichtbar bleiben. Behandelt man eine nahezu reife Wintereizelle mit Ueberschwefelsäure, so bekommt die dicke protoplasmatische Rinde des Eies dieselbe feinkörnige Beschaffenheit; die beiden Substanzen, welche das Protoplasma zusammensetzen, reduciren die Säure verschieden stark, die Grundsubstanz wird weniger gefärbt als die darin eingebetteten Körnchen (Fig. 14). Auch Essigsäure macht das Protoplasma körnig, und ebenso tritt bei absterbenden, unter dem Deckglase erstickenden Thieren diese Granulirung ein.

Es bleibt nun nur noch eine Frage zu entscheiden, ob nämlich die vier Nährzellen schliesslich miteinander zu einer einzigen Masse verschmelzen? Die Frage ist von keiner grossen, principiellen Bedeutung. Ich werde weiter unten zeigen, dass beliebige Stücke des Protoplasmas einer Eizelle, wenn sie vom Ei losgerissen werden, selbstständig die Kugelform annehmen, obgleich sie keine Spur eines Kernes besitzen, ganz so, wie eine kernlose Amöbe (ein Moner HAECKEL'S) sich kuglig zusammenzieht. Ein »Attractionscentrum«, wofür man oft und zum Theil gewiss mit Recht den Zellkern genommen hat, scheint demnach nicht nöthig zu sein, damit eine gewisse Menge von Protoplasma eine in sich begründete Einheit darstellt und selbst bei äusserem Druck nicht ohne Weiteres mit einer benachbarten Kugel von gleicher Beschaffenheit zusammenfliesst.

Ein solches Zusammenfliessen der vier Eizellen findet indessen hier statt, aber zu ziemlich verschiedener Zeit, gewöhnlich nicht vor Beginn der Auswanderung des Protoplasmas in die Wandungszellen. In diesem Stadium lässt der centrale Protoplasmaballen in der Regel keine Grenzlinien der einzelnen Zellen mehr erkennen, und aus dem Verhalten der von den Kernen noch übrigen Reste darf man auf vollständige Verschmelzung der Zellkörper schliessen. Die vier oder fünf Nucleoli liegen nämlich dann dicht beisammen, und zwar ziemlich dicht unter der Oberfläche der Protoplasmamasse, so dass man an ein Ausstossen derselben denken könnte. Wirklich sah ich auch in einem Falle am lebenden Thier, dass diese Nucleolusgruppe im Verlauf einer Stunde um ein bedeutendes Stück vorwärts gerückt

war und zwar bis dicht unter die Oberfläche des Nährballens. Den wirklichen Austritt konnte ich aber nicht mehr beobachten, da ich anderer Fragen halber das Thier durch Anwendung von Reagentien tötete.

Sehr häufig erfolgt indessen die Verschmelzung der vier Eizellen auch erst später (Fig. 20), und man unterscheidet noch deutlich ein oder die andere ihrer Contoure als äusserst feine, schräg oder quer über die scheinbar ganz einheitliche Masse hinziehende Linie, während schon die meisten der Wandungszellen mit Kugeln gefüllt sind. In einzelnen, seltneren Fällen bilden die Keimzellen überhaupt noch gar keine einheitliche Masse, sondern liegen noch gesondert als kugliger oder unregelmässig gerundeter Ballen neben und übereinander. Soviel ist sicher, dass der Process der Auswanderung in die Epithelzellen ganz unabhängig davon ist, ob eine Verschmelzung der Nährcytoden stattgefunden hat oder nicht.

Es ist übrigens oft ohne Reagentien nicht möglich sich Sicherheit über den Eintritt der Verschmelzung zu verschaffen; am lebenden Thier ist man der doppelten Täuschung ausgesetzt, wirklich noch vorhandene Trennungsflächen zu übersehen oder die ersten kolbigen Fortsätze der Nährcytode für die noch nicht verschmolzenen primären Nährzellen zu nehmen (so z. B. in Fig. 5A). In späterer Zeit, wenn einmal schon bedeutende Mengen des Protoplasmas der Nährzellen resorbirt sind, tritt stets eine völlige Verschmelzung ein; allmählig verliert sich dann auch die Kugelform des Nährballens, und wenn der grösste Theil des Protoplasmas bereits ausgewandert ist, füllt der Rest desselben die centrale Höhlung der Kammer als eine blasse, dünne Schicht, in die die gewaltig angewachsenen und geschwellten Wandungszellen mit abgerundeten Spitzen hineinragen und sie dadurch auf dem optischen Querschnitt sternförmig erscheinen lassen (Fig. 10).

Wenn in dieser Periode noch eine oder zwei grosse granulirte Protoplastmakugeln in der Nährkammer eingeschlossen liegen, wie z. B. auf Fig. 10, so rühren diese nicht von den Keimzellen der Nährkammer her, sondern sind später eingedrungene Elemente, auch Nährzellen, nämlich die zwei proximalen Abortiv- oder Nährzellen der anstossenden ersten Eikammer. Sie sind nicht ein regelmässiger Zuwachs der Nährkammer, sondern kommen nur unter gewissen Umständen hinzu. Doch davon, sowie von andern Modificationen des ganzen Vorgangs soll erst in einem späteren Abschnitt näher die Rede sein, nachdem zuvor die Bedeutung des ganzen Vorganges klar gelegt worden ist.



## 2. Hängt die Bildung von Nährkammern mit dem Befruchtungsprocess zusammen?

Als ich zum ersten Mal die amöboiden Bewegungen sah, mittelst deren die Keimzellen einer Nährkammer in die umgebenden Epithelzellen portionenweise einwandern, kannte ich noch nicht die Natur derselben. Da ich wusste, dass diese Gebilde nur in der Zeit der geschlechtlichen Fortpflanzung der Thiere vorkommen, andererseits amöboide Bewegungen der Samenzellen durch LA VALETTE, LEYDIG und Andere bekannt sind, und bei der grossen Menge gleichzeitig vorhandener Männchen es auffallen musste, dass bei der durchsichtigen Lepidodora nicht sehr leicht und häufig die grossen kugligen Samenzellen im Oviduct oder Ovarium nachweisbar waren, kam ich zuerst auf die Vermuthung, das Gebilde stehe mit der Befruchtung in Beziehung. Die centrale Protoplasmamasse, deren Zusammensetzung aus vier grossen Zellen die damals mir vorliegenden Präparate nicht erkennen liessen, nahm ich für zusammengeflossene oder zusammengeballte Samenzellen, die umgebenden Epithelzellen aber hielt ich für eine Art von Receptaculum seminis, eine Kapsel, bestimmt, das Protoplasma der Samenzellen in sich aufzunehmen und bis zur Reife der Eier aufzubewahren. Da die Eier beim Austreten die Kapsel durchsetzen müssen, war die Gelegenheit zu Vermischung des Inhaltes der Kapselzellen mit dem vorbeiströmenden, flüssigen Ei gegeben.

Spätere Beobachtungen haben dann freilich diese — wenn man will — phantastischen Vermuthungen gänzlich zu Fall gebracht, und ich würde sie nicht erwähnen, wenn nicht der ganze Process, den wir in den Nährkammern ablaufen sehen, etwas so Ungewöhnliches an sich trüge, dass leicht auch Anderen der Gedanke kommen könnte, es handle sich dabei doch noch um etwas Anderes, als einen blossen Ernährungsprocess des Eies. Bin ich doch selbst bis in die letzte Zeit meiner über drei Jahre sich erstreckenden Untersuchungen immer wieder von Neuem in Zweifel verfallen, ob nicht doch die Befruchtung der Winter Eier mit diesen Nährkammern zusammenhänge, wenn auch auf andere Weise, als ich zuerst gedacht hatte.

Dem ist nun ganz bestimmt nicht so.

Ich werde in einem späteren Abschnitt durch Versuche nachweisen, dass die althergebrachte, aber niemals bewiesene Meinung, nach welcher die Winter Eier der Daphniden der Befruchtung bedürfen, um sich entwickeln zu können, vollkommen richtig ist. Die Winter Eier bilden sich zwar im Ovarium völlig aus, ganz unabhängig von männlichem Einfluss, aber sie werden, falls die Befruchtung nicht rechtzeitig eintritt, entweder überhaupt nicht in den Brutraum entleert, und zerfallen

im Eierstock selbst, oder sie gelangen zwar in den Brutraum (das Ephippium), bilden aber dort keine Dotterhaut, sondern zerfallen sehr rasch und vollständig.

Bei der grossen Gleichförmigkeit in den Fortpflanzungserscheinungen der Daphniden, bei welchen allen — wie ich später zeigen werde — Sommer- und Wintereier sich in wesentlich derselben Weise entwickeln, bei welchen allen die Bildung der Wintereier mit massenhaftem Auftreten der Männchen zusammenfällt, darf und muss wohl angenommen werden, dass die bei einigen Gattungen nachgewiesene Befruchtungsbedürftigkeit der Wintereier auf alle Gattungen auszudehnen ist, welche überhaupt Wintereier hervorbringen.

Darauf fussend, habe ich nun den Versuch gemacht, Leptodora-weibchen, welche Nährkammern in ihren Ovarien trugen, so lange in Gefangenschaft am Leben zu erhalten, bis sie ihre Eier in den Brutraum übertreten liessen. Ich wählte Weibchen mit nahezu reifen Ovarialeiern, um sicher zu sein, dass die Eier normal genährt waren. Bei zwei Thieren glückte der Versuch, der Dotter trat in den Brutraum über und zog sich kuglig zusammen, allein anstatt sodann eine Eischale auszuschleiden, löste sich sein Zusammenhalt, er wurde zuerst an der Oberfläche, dann in der ganzen Dicke des Eies locker, verbreitete sich diffus im Brutraum und füllte denselben schliesslich fast aus. Bei den Bewegungen des Thieres auf dem Objectträger floss er schliesslich aus dem Brutraum aus.

In beiden Fällen waren demnach die Eier unbefruchtet, da sie sich genau so verhielten, wie unbefruchtete Wintereier anderer Daphniden, und es darf somit wohl als erwiesen angesehen werden, dass die Bildung von Nährkammern zu der Befruchtung der Eier in keiner Beziehung steht.

### 3. Bedeutung der Nährkammern für die Eibildung.

Hält man alle Thatfachen zusammen, so kann es nicht zweifelhaft bleiben, dass der in Vorigem beschriebene Vorgang nichts Anderes ist als ein eigenthümlicher Ernährungsprocess, ein Process, der den sich entwickelnden Eiern Material zuführen soll, und zwar nicht Dotter (*Deutoplasma* VAN BENEDEEN), sondern vielmehr fertiges Protoplasma.

Dem Beweise dieses Satzes, zu dem ich nun übergehe, schicke ich die eine fundamentale Thatfache voraus, dass bei allen Leptodora-weibchen, welche Wintereier im Ovarium enthalten, auch die Nährkammer nicht fehlt, dass sie dagegen bei Ovarien mit Sommereiern niemals vorkommt.



Schon im ganzen Verlauf des October werden von vielen Weibchen Wintereier gebildet, aber daneben von andern auch noch Sommereier, und zwar in grosser Zahl. Ich würde dies aus dem blossen Befund der Eierstöcke nicht abzuleiten wagen, weil Sommer- und Wintereier bei *Leptodora* weit schwieriger zu unterscheiden sind als bei andern Daphniden, ja weil sie — ehe nicht die Dotterbildung begonnen hat — an sich selbst überhaupt gar kein Unterscheidungszeichen tragen. Dass aber im October noch viele Sommereier erzeugt werden, geht daraus hervor, dass besonders in der ersten Hälfte des October noch massenhaft ganz junge Leptodoren ins Netz gerathen, wie man denn auch bis Ende des Monats immer noch einzelne Weibchen erhält, welche Embryonen im Brutraum enthalten. Im November sind solche Weibchen nur ganz vereinzelt zu finden, beinahe alle bringen Wintereier hervor, und in dieser Zeit beobachtet man beinahe kein Weibchen mehr, welches nicht eine Nährkammer in jedem Ovarium aufwiese. Umgekehrt lässt sich im August, wo die Männchen noch fehlen, oder erst ganz vereinzelt aufzutreten beginnen und wo noch kein Weibchen Wintereier hervorbringt, auch kein solches mit einer Nährkammer auf irgend welcher Stufe der Entwicklung auffinden.

Sobald die Dotterbildung in der Eizelle einigermaßen fortgeschritten ist, kann man Winter- und Sommereier unschwer unterscheiden, nicht daran, dass die Wintereier kleiner seien, wie P. E. MÜLLER irrtümlich angiebt, sondern vielmehr an der Beschaffenheit des Dotters und dem Verhältniss desselben zum Protoplasma des Eies. Wie oben schon bemerkt wurde, bildet sich beim Winterei eine dicke Schicht (bis 10  $\mu$ ) von hellem, farblosem und vollkommen homogenem Protoplasma rund um den Dotter herum, und dieser grenzt sich scharf gegen diese Rindenschicht ab, so dass es in der That den Eindruck macht, als sei der Dotter von einer gelatinösen, dicken Schale umgeben. Dotter (Deutoplasma) und Protoplasma sind beim Winterei scharf voneinander geschieden (Fig. 10 P u. D). Natürlich entsteht das Deutoplasma im Innern des Protoplasma, allein sobald die Dotterbildung beendet ist, findet sich kein Protoplasma mehr zwischen den Dotterkugeln, die letzteren sind eng aneinander gepresst, deshalb auch meist polygonal abgeplattet, und wenn man das Ei nach Behandlung mit Osmiumsäure zerreisst, erkennt man auf der Innenfläche der Protoplasmarinde rundliche Nischen, in welche die Vorsprünge der äussersten Dotterkugeln hineinpassen (Fig. 14), man sieht aber keine Fortsätze des Protoplasma zwischen die Dotterkugeln hineinragen.

Dadurch nun bekommt das Winterei schon im Ovarium ein wesentlich anderes Aussehen als ein Sommerei, bei welchem einmal die Pro-



toplasmarinde nur dünn und nicht so scharf vom Dotter abgesetzt ist, dann aber auch der Dotter selbst sich wesentlich verschieden zeigt. Nicht dass er anders gefärbt wäre, wie dies sonst bei Daphniden häufig der Fall ist, er ist vielmehr hier bei beiden Eiarten farblos; allein das Lichtbrechungsvermögen ist beim Winterdotter weit stärker, ein Sommerei erscheint deshalb weit blasser, die Dotterkugeln, auch hier polygonal abgeplattet, sind von äusserst zarten, bei schwacher Vergrößerung kaum erkennbar feinen Contouren eingefasst, und im Centrum des durchsichtigen reifen Eies liegt eine Gruppe feiner, blasser Körnchen, die bei dem Winterei fehlt.

An solchen Eierstöcken nun, welche unzweifelhafte Wintereier enthalten, habe ich niemals die Nährkammer vermisst, und zwar stets war eine solche in beiden Ovarien vorhanden, wenn auch häufig verschieden weit in der Entwicklung vorgeschritten.

Daraus und aus den vorher angeführten Gründen darf wohl der obige Satz als gesichert angesehen werden, dass die Wintereibildung stets von der Bildung einer Nährkammer begleitet wird, oder besser, dass in einem Ovarium, welches Winter-eier ausbildet, mindestens eine und zwar gewöhnlich die erste Keimzellengruppe sich unter Bildung einer Nährkammer wieder auflöst.

Offenbar schliesst die Regelmässigkeit dieses Vorgangs die Deutung eines zufälligen und bedeutungslosen Missrathens eines Eies von vornherein aus. Was sollte nun aber diese Auflösung der bereits mächtig herangewachsenen, protoplasmareichen Keimzellen für eine Bedeutung haben, wenn nicht die, dieses Protoplasma den andern Eizellen zu ihrer definitiven Ausbildung zuzuführen?

Wir würden allerdings a priori durchaus nicht im Stande sein nachzuweisen, dass diese Eizellen nicht auch für sich allein sorgen und die nöthige Menge von Protoplasma aus dem Blute erzeugen könnten, allein die Erfahrung belehrt uns, dass schon die Sommereier mit der Beschaffung des nöthigen Protoplasma's nicht allein fertig werden, sondern dass eine jede Eizelle die Unterstützung dreier ihrer Schwestern nöthig hat, die sich für sie auflösen müssen und von ihr ohne Zweifel resorbirt werden. Es ist wahr, dass diese vorausgesetzte Resorption nicht direct wahrnehmbar ist, und ich habe selbst früher daran gedacht, ob nicht die ganze Erscheinung blos auf einer historischen Reminiscenz beruhe, etwa der letzte Rest eines unbekanntes Vorganges sei, durch welchen die phyletischen Vorfahren der *Leptodora* ihre Eier gebildet hätten. Die drei Abortivzellen würden dann etwa rudimentären Organen zu vergleichen sein.

Ich werde in einem späteren Abschnitt dieser Untersuchungen zeigen, dass die Gruppierung der Keimzellen des Ovariums zu vierzelligen Keimgruppen allen Daphniden ohne Ausnahme zukommt, sowie, dass bei allen stets nur eine dieser Zellen zum Ei wird, die andern aber sich auflösen. Für viele Arten hat MÜLLER bereits diesen Nachweis geliefert, sie gilt aber auch für diejenigen Gruppen, bei welchen er eine andere Entstehungsweise für möglich hielt.

Aus dieser Allgemeinheit des Vorkommens folgt fast schon mit Gewissheit, dass die drei Abortivzellen der Daphniden nicht bedeutungslos für die Ausbildung des Eies sind. Wären sie blosser Ueberbleibsel eines früheren phyletischen Stadiums, so könnten sie nicht bei einer so grossen Anzahl von weit abweichenden Arten und Gattungen genau in derselben Weise sich wiederholen; sie würden dann, wie rudimentäre Organe dies zu thun pflegen, bei der einen Art mehr, bei der andern weniger vollkommen entwickelt sein. Sie sind aber im Gegentheil bei allen Gruppen der Daphniden in genau derselben Weise entwickelt und gehen genau zu derselben Zeit der Eientwicklung in langsamem Tempo zu Grunde.

Bedeutend verstärkt wird dieses Argument dadurch, dass bei allen der Beginn ihrer Rückbildung zusammenfällt mit dem Beginn der Dotterbildung in der Eizelle.

Ich glaube deshalb, dass man mit voller Sicherheit annehmen darf, dass die Function dieser drei Zellen keine andere ist als die, die vierte und eigentliche Eizelle zu ernähren. Es sind thatsächlich Ei-Nährzellen.

Wenn nun dieses feststeht, und die zum Sommeri sich ausbildende Eizelle der Leptodora schon ausser Stande ist, allein für sich die nöthige Menge von Protoplasma hervorzubringen, wenn andererseits feststeht, dass das grössere Winteri dieser Art ausserdem auch noch eine relativ und absolut weit grössere Menge von Protoplasma enthält als das kleinere Sommeri <sup>1)</sup>, liegt da die Vermuthung nicht nahe, es möchten beim Winteri auch die drei Nährzellen mit der Eizelle zusammen keine genügende Menge Protoplasma hervorzubringen im Stande sein?

Allerdings kommt bei der Winteribildung anderer Daphniden die Bildung einer Nährkammer nicht vor, wie ich später zeigen werde, allein dieselben besitzen auch eine ungleich dünnere protoplasmatische Rinde.

Und wenn wir nun bei Leptodora in allen Eierstöcken, welche

1) Beide Eiarten sind kuglig; das Sommeri hat im Durchmesser 0,48 Mm., das Winteri 0,52 Mm.

Wintereier ausbilden, beobachten, dass die erste Keimgruppe, nachdem sie schon eine bedeutende Grösse erlangt hat, sich vollständig auflöst, sollten wir da nicht berechtigt sein zu der Annahme, dass sie sich zu Gunsten der übrigen Eizellen auflöst, um ihnen das protoplasmatische Material zu liefern, welches sie selbst mit ihren drei Nährzellen in genügender Menge zu liefern ausser Stande sind?

Man erinnere sich nur des Herganges dieser Auflösung. Zuerst verlieren die vier Eizellen ihre Zellnatur durch Auflösung ihres Kernes, sodann senden sie kolbige Fortsätze in die Epithelzellen hinein, die sich abschnüren, kuglig zusammenziehen und dann langsam auflösen. In dem Maasse, als das Protoplasma einwandert und sich auflöst, wachsen die Epithelzellen, und wenn alles Protoplasma der vier Zellen verschwunden ist, sind die Epithelzellen so stark angeschwollen, dass sie mit ihren Spitzen im Mittelpunkt der Kammer zusammenstossen.

Hätte der Vorgang damit sein Ende erreicht, so könnte man glauben, es handle sich hier um eine Ernährung der Epithelzellen. Allein nun schwellen diese ihrerseits eben so allmählig wieder ab, als sie vorher angeschwollen waren, und schrumpfen schliesslich bis auf unbedeutende Reste zusammen.

Wohin könnte nun das aufgelöste Protoplasma gekommen sein, wenn nicht in die gleichzeitig heranwachsenden Eizellen der unmittelbar an die Nährkammer anstossenden Keimgruppen?

Ich habe mich bemüht, durch Messungen festzustellen, ob etwa genau während der Auflösung des Protoplasmas in den Epithelzellen und dem späteren Schwund dieser eine namhafte Anschwellung der Eizellen in den Kammern stattfindet, allein hier, wie in andern Punkten, wo es auf genaue Messungen auf verschiedenen Entwicklungsstufen ankam, vereitelte die Zartheit des Thieres meine Bemühungen. Entweder fiel die Messung nicht hinreichend genau aus, um von Werth zu sein, weil das Thier sich bewegte, oder ich hatte dasselbe fixirt durch einen geringen Druck des Deckgläschens, die Messung gelang, allein der Process verlief weiterhin unregelmässig und das gequetschte Thier starb, ehe derselbe beendet war.

Ich richtete nun meine Aufmerksamkeit darauf, ob etwa stets die Bildung einer Nährkammer mit einem bestimmten Stadium der Eientwicklung zusammenfällt, so dass man hieraus einen Schluss auf die Beziehung beider Vorgänge machen könnte. Unter 98 Eierstöcken mit Nährkammer, von welchen ich die meisten in Zeichnungen vor mir hatte (42 davon blos in genauer Beschreibung), befanden sich die Eikammern bei 56 Ovarien noch ohne jede Spur von Dotterablagerung in der Eizelle, ich bezeichne sie als das erste Stadium der Eient-



wicklung; bei 15 Ovarien zeigten die Eizellen der Kammern bereits mehr oder weniger vorgeschrittene Dotterbildung, vom ersten Beginn derselben bis zu dem Stadium, in welchem die Eizelle anfängt die drei Nährzellen an Grösse zu überflügeln; ich bezeichne dieses Stadium als das zweite der Eientwicklung. Schliesslich befanden sich darunter 27 Ovarien mit nahezu oder ganz fertigen und zum Austritt bereit Eiern: das dritte Stadium der Eientwicklung.

Wenn ich nun auch drei Stadien in der Entwicklung der Nährkammer annehme, und zwar als erstes Stadium die Periode vom Schwinden der Eizellkerne bis zum Beginn der Protoplasmæinwanderung in die Epithelzellen, als zweites Stadium die Zeit vom Beginn dieser Einwanderung bis zur Beendigung derselben, als drittes Stadium endlich die Zeit des Zusammenschrumpfens der leeren Epithelkapsel zum »blasigen Zellenring«, so erhalte ich folgende Zusammenstellung. Im ersten Stadium der Eientwicklung befanden sich die Ovarien von 56 Thieren, im zweiten die von 15, im dritten die von 27. Bei diesen drei Gruppen vertheilten sich die drei Stadien der Nährkammer wie folgt:

## Eizelle

auf Stadium I.	auf Stadium II.	auf Stadium III.
Unter 56 Fällen befand sich die Nährkammer auf:	Unter 15 Fällen befand sich die Nährkammer auf:	Unter 27 Fällen befand sich die Nährkammer auf:
a) Stad. 1 bei 25 = 44,7%	a) Stad. 1 bei 1 = 6,6%	a) Stad. 1 bei 0 Individuen.
b) Stad. 2 bei 21 = 37,5%	b) Stad. 2 bei 12 = 80%	b) Stad. 2 bei 5 Individuen = 18,8%
c) Stad. 3 bei 10 = 17,8%	c) Stad. 3 bei 2 = 13,4%	c) Stad. 3 bei 22 Individuen = 81,4%

Ordnet man diese Daten umgekehrt so, dass die Eistadien den Stadien der Nährkammer untergeordnet werden, so ergibt sich die folgende Tabelle:

## Nährkammer

auf Stadium 1.	auf Stadium 2.	auf Stadium 3.
in 26 Fällen beobachtet; die Eikammern befanden sich auf:	in 38 Fällen beobachtet; die Eikammern befanden sich auf:	in 34 Fällen beobachtet; die Eikammern befanden sich auf:
a) Stadium I in 25 Fällen = 96%	a) Stadium I in 24 Fällen = 55,2%	a) Stadium I in 10 Fällen = 29,4%
b) Stadium II in 1 Fall = 4%	b) Stadium II in 12 Fällen = 31,5%	b) Stadium II in 2 Fällen = 5,8%
c) Stadium III in keinem Fall = 0%	c) Stadium III in 5 Fällen = 13,4%	c) Stadium III in 22 Fällen = 64,7%

Aus diesen beiden Tabellen geht unzweifelhaft hervor, dass in der That eine innere Beziehung zwischen beiden Vorgängen, der Eibildung und der Nährkammerbildung besteht. Zwei Zahlen sprechen besonders schlagend. Einmal, dass das erste Stadium der Nährkammer, also der Beginn des vorausgesetzten Ernährungsvorgangs in der überwiegenden Mehrheit aller Fälle (96 %) mit dem ersten Stadium der Eibildung zusammenfällt, und dann, dass nicht ein einziges Mal der Beginn dieses Vorgangs in das dritte Eistadium fiel. In vollkommener Uebereinstimmung hiermit steht es, wenn 84,3 % der Fälle vom Eistadium III auch die Nährkammer in Stadium 3 aufwiesen, nur 18,7 % im Stadium 2. Ebenso stimmt es damit, dass von den Ovarien mit beginnender Dotterbildung 80 % eine Nährkammer auf Stadium 2 besaßen, nur 6,6 eine solche auf Stadium 4.

Diese Thatsachen heissen in Worten statt in Zahlen ausgedrückt: Die Bildung der Nährkammer beginnt in der Regel, bevor noch die Dotterablagerung innerhalb der Eizellen ihren Anfang genommen hat, selten erst nach Beginn der Dotterbildung, niemals, wenn dieselbe schon nahezu vollendet ist.

Weiter aber geht aus den Zahlen hervor, dass der Ernährungsprocess einer Nährkammer nicht immer die ganze Zeit der Eientwicklung in den Kammern andauert, denn wir finden, dass 17,8 % der Ovarien vor der Dotterbildung bereits Nährkammern im 3. Stadium besaßen, d. h. solche, die sich in voller Rückbildung befanden, der gesammte Process der Nährkammerentwicklung verlief also hier während der ersten Eibildungsperiode. Daraus darf vor Allem dies geschlossen werden, dass dieser Process mit der Dotterbildung direct Nichts zu thun hat, wenn auch 80 % der Ovarien mit beginnender Dotterbildung denselben auf seinem Höhepunct zeigen. Indirect freilich hängen die beiden Vorgänge zusammen, da der Dotter nicht von aussen in das Ei eindringt, sondern ein Product des Protoplasmas ist, seine Menge also von der des Protoplasmas abhängt.

In mancher Beziehung scheinen aber die erhaltenen Ziffern auf den ersten Blick unverständlich. Allerdings sind sie im Ganzen zu gering, um absolute Sicherheit zu gewähren, besonders das zweite Eistadium mit 15 Fällen erscheint allzu schwach vertreten. Aber wenn auch gewiss auf einzelne Procente kein Gewicht gelegt werden darf, so sollten doch keine grösseren Differenzen vorkommen. Wenn wir aber finden, dass nur bei 45 % der Ovarien im ersten Eistadium auch die Bildung der Nährkammer ihren Anfang nimmt, so werden wir — da jedes

Ovarium eine Nährkammer bildet — erwarten, dass die übrigen 55% Nährkammern im zweiten Eibildungsstadium entstehen. Dies ist aber keineswegs der Fall, vielmehr finden wir nur 6% der Ovarien des zweiten Eistadiums im Beginn der Nährkammerbildung! oder mit andern Worten: wir finden, dass nur selten Eizellgruppen, in denen bereits die Dotterablagerung begonnen hat, sich noch zu Nährkammern umwandeln.

Der Fehler liegt in dem Schlusse, nicht in den Zahlen. Offenbar verhält sich die Sache so, dass beinah alle Nährkammern ihren Anfang schon im ersten Stadium der Eibildung nehmen; da nun aber ein Bruchtheil davon schon im ersten Eistadium seine Entwicklung vollendet, so müssten wir dieses erste Eistadium wieder in drei Unterstadien eintheilen, wollten wir die richtige Ziffer dafür erhalten, dass beinahe alle Nährkammern in dieser Zeit beginnen. Dies ist aber unmöglich, da die Eizellen während dieses Stadiums nur Grössenunterschiede aufweisen, welche sich zur Aufstellung von Entwicklungsabschnitten durchaus nicht verwerthen lassen.

Wenn wir aber sehen, dass nur 55% aller Nährkammern auf der Höhe ihrer Entwicklung (Stadium 2) in das erste Eistadium fallen, 31% aber in das zweite, 13% in das dritte Eistadium, so werden wir daraus entweder schliessen müssen, dass der Aufsaugungsprocess in den Nährkammern in sehr verschiedenem Tempo vor sich geht (da sie doch fast alle im ersten Eistadium ihren Anfang nehmen), oder wir werden zu der Hypothese unsere Zuflucht nehmen, dass bei ein und demselben Ovarium mehrere Nährkammern successive gebildet werden können.

Diese letztere Annahme lässt sich nun direct als die richtige erweisen. Ich habe nicht nur öfters Eierstöcke gesehen, bei welchen eine bereits zusammengeschrumpfte Nährkammer neben einer neugebildeten lag, sondern ich konnte auch durch länger fortgesetzte Beobachtung ein und desselben Thieres feststellen, dass zwei Eikammern nacheinander sich in Nährkammern umwandelten.

So zeigte ein grosses, sehr wohlgenährtes Weibchen am 30. October fünf Eikammern im rechten Eierstock, eine jede mit vier Eizellen, an denen sich noch kein Unterschied wahrnehmen liess. Die Eikammern selbst nahmen von der Spitze des Ovariums gegen den Keimstock hin ein wenig an Grösse ab. Am 4. November hatte sich die erste Eikammer (vom Keimstock her gerechnet) mit einer geschlossenen Epithellage umgeben, die Kerne der Eizellen waren geschwunden und das Protoplasma körnig geworden, doch hatte das Einwandern des Letzteren in



die Epithelzellen noch nicht begonnen (Fig. 46). Da die erste Eikammer sich zur Nährkammer umgewandelt hatte, waren also jetzt nur noch vier statt fünf Eikammern vorhanden. Am folgenden Tag (2. Nov.) war die Resorption in vollem Gange, die Epithelzellen voll von ausgewanderten Protoplasma-Kugeln und am 3. November bereits hatte der Process sein Ende erreicht, die Nährkammer war bedeutend zusammengeschrumpft, enthielt keine Kugeln mehr in den Zellen und nur noch einen kleinen Rest von Protoplasma im Centrum. Gleichzeitig aber zeigte die anstossende Eikammer die ersten Symptome der Umwandlung in eine Nährkammer, die Kerne der Eizellen waren geschwunden, die Zellen ineinander geschoben zu einer nahezu kugligen Masse. Am folgenden Tag (4. Nov.) trat bereits die Granulirung des Protoplasma's ein und man sah, wie die Wucherung der Epithelzellen begonnen hatte und einige, ganz plattgedrückte Zellen von der anstossenden ersten Nährkammer aus in diese zweite hineingedrungen waren. Der Tod des Thieres verhinderte die weitere Verfolgung der Entwicklung.

Hier waren demnach von fünf Keimgruppen zwei in Nährkammern umgewandelt worden und gleichzeitig waren auch im andern (dem linken) Eierstock von vier Keimgruppen zwei der Resorption verfallen.

Auch bei frisch eingefangenen, völlig lebenskräftigen Individuen habe ich mehrfach zwei Nährkammern gleichzeitig in jedem Ovarium gefunden, immer aber befand sich die eine schon am Ende, die andre noch im Beginn ihrer Entwicklung. Nur in einem einzigen Falle beobachtete ich gleichzeitig zwei Nährkammern in demselben Ovarium, welche sich auf genau derselben Entwicklungsstufe befanden, hier folgten sie aber nicht — wie sonst immer — unmittelbar aufeinander, sondern es trennte sie eine Eikammer (Fig. 47 *A* u. *B*). In der Regel folgen die beiden Nährkammern rasch aufeinander, häufig so, dass die zweite beginnt, ehe die erste bereits vollständig rückgebildet ist.

Es sei gestattet, auch dafür einen speciellen Fall anzuführen!

Ein frisch eingefangenes Weibchen zeigte in jedem Ovarium zwei Eikammern mit kürzlich erst begonnener Dotterbildung (Fig. 20); in jedem Ovarium folgten dann je zwei Nährkammern (*Nk'* u. *Nk''*), von welchen die erste, dem Keimstock anliegende im linken Ovarium bereits zu einer Scheibe blasiger Epithelzellen zusammengeschrumpft war, während die zweite noch einen ansehnlichen Protoplasma-Ballen im Centrum enthielt und ihre Epithelzellen dermassen mit eingewanderten Protoplasma-Kugeln gefüllt waren, dass sie sich zum Theil drängten und gegenseitig polygonal abplatteten. Im rechten Ovarium dagegen (Fig. 20) fand sich die erste Nährkammer scheinbar noch nicht so weit

rückgebildet, zwei ihrer noch bedeutend grossen Epithelzellen enthielten noch je eine noch dunkle Protoplasma-Kugel, während andre Zellen der Epithelwand schon erblasste, aufgequollene, kurz in Auflösung begriffene Secundärballen enthielten. Bei genauem Zusehen stellte sich freilich heraus, dass diese Ballen nicht mehr Ueberreste des Inhaltes der Nährkammer waren, in welcher sie lagen, sondern dass sie von der zweiten in die Zellen der ersten eingedrungen waren, wovon später noch die Rede sein soll. Für den hier in Frage kommenden Punkt ist dies gleichgültig, jedenfalls hatte sich auch in diesem Ovarium die zweite Nährkammer gebildet, ehe die erste völlig geschrumpft war. Doch war die zweite noch nicht so weit vorgeschritten, als im linken Eierstock; die vier Zellen waren noch nicht von einer Epithelkapsel umschlossen (*Nk''*), liessen noch deutlich ihre Contouren erkennen, zeigten sich aber schon ineinander geschoben, hatten die Kerne verloren und waren granulirt geworden.

In beiden Eierstöcken erfolgte die Bildung einer zweiten Nährkammer, sobald die erste in das Stadium der Schrumpfung eingetreten war und man darf dies als die Regel ansehen bei allen Ovarien, welche mehr als zwei Keimgruppen (Eikammern) anfänglich enthalten.

Alle bisher mitgetheilten Beobachtungen stimmen mit der oben ausgesprochenen Ansicht, nach welcher die Auflösung der Keimzellen in den Nährkammern einen Ernährungsprocess vorstellt, darin bestehend, dass den übrigbleibenden Eizellen fertig gebildetes Protoplasma zugeführt und dadurch ihre Entwicklung zu befruchtungs- und entwicklungs-fähigen Eiern ermöglicht wird. Gewiss steht es damit nicht in Widerspruch, dass dieser Ernährungsprocess sich sehr häufig bis in das zweite, oft bis in das dritte Stadium der Eibildung hinzieht, denn die Anhäufung von Protoplasma in der Eizelle findet mit dem Beginn der Dotterbildung keineswegs ihren Abschluss, sondern sie dauert fort, das Protoplasma vermehrt sich fortwährend bis gegen das Ende der Dotterablagerung hin. Dies darf allein schon daraus entnommen werden, dass gerade während der Dotterbildung die drei Nährzellen, welche eine jede Eikammer enthält, der allmäligen Resorption unterliegen.

Die einzige Thatsache, die mir eine Zeit lang mit dieser Deutung unvereinbar schien, ist die, dass man nicht so gar selten Eierstöcke findet, welche gar keine Eikammern, wohl aber eine Nährkammer besitzen! Der Eierstock besteht dann nur aus dem Keimstock, an dessen Spitze eine oft sehr schön ausgebildete eiförmige Nährkammer sitzt.

Wozu nun eine Nährkammer, wenn gar kein Ei in der Bildung begriffen ist, welches ernährt werden könnte?

Aber bei besserer Ueberlegung sah ich bald ein, dass gerade dieses Vorkommniß deutlicher, als irgend ein anderes, beweist, dass ohne den Beistand von Nährkammern Wintereier sich nicht ausbilden können, dass also die oben gegebene Deutung des Resorptionsprocesses die richtige ist. Wenn solche Ovarien, welche nur eine Eikammer enthalten, diese stets in eine Nährkammer verwandeln, so beweist dies, dass sie eben nicht im Stande sind, ein fertiges Ei auszubilden, dass ohne Zufuhr von Protoplasma, von einer Nährkammer her, die Ausbildung eines Wintereies nicht möglich ist.

Allerdings setzt dies voraus, dass niemals ein nahezu fertiges, oder überhaupt schon dotterhaltiges Winterei als einziges in einem Ovarium gefunden wird, ohne dass daneben auch noch eine Nährkammer vorhanden ist. Diese Voraussetzung wird aber — wie im Anfang schon kurz erwähnt wurde — durch die Untersuchung als richtig bestätigt; man findet nicht selten Ovarien mit nur einem einzigen Winterei, allein stets nur in Begleitung einer Nährkammer, mag dieselbe auch bereits vollständig rückgebildet und nur noch als Scheibe blasiger Zellen erkennbar sein.

Hält man nun diese Thatsache zusammen mit der weiteren, dass man niemals zwei Nährkammern in einem Ovarium findet, welches daneben nur noch eine einzige Eikammer enthält, in welchem also nur ein Ei zur Entwicklung gelangt, so wird man zu der ganz bestimmten Anschauung geleitet, dass zu jedem Ei eine Nährkammer gehört. Bei *Leptodora hyalina* wird ein Eierstock, der Wintereier entwickeln soll, von vornherein zum mindesten zwei Eikammern enthalten müssen, deren eine sich zur Nährkammer umwandelt, während in der andern sich das Ei entwickelt. Die Eizelle der *Leptodora* kann nur dadurch zum Winterei werden, dass sieben andere Eizellen ihr sich aufopfern, dass dieselben das eigne Protoplasma ihr zuführen, nämlich die drei Nährzellen, welche die Eizelle unmittelbar einschliessen, und die vier Zellen, welche sich zur Nährkammer constituiren.

Ganz in Uebereinstimmung hiermit deutet Alles darauf hin, dass bei der Ausbildung von zwei Eiern auch jedesmal successive zwei Nährkammern auftreten. Dafür besitze ich viele positive Beobachtungen, gegen welche die scheinbar widersprechenden



Befunde von zwei Eiern mit nur einer Nährkammer nicht in Betracht kommen können, wie sogleich gezeigt werden soll.

Daraus würde nun weiter hervorgehen, dass die Zahl der Nährkammern, welche in einem Ovarium und während dem Heranwachsen eines einzigen Satzes von Eiern gebildet werden, zwei übersteigen muss, sobald mehr als zwei Eier ausgebildet werden sollen. Direct beobachten liess sich indessen das successive Auftreten von drei Nährkammern nicht, aus dem schon oft angeführten Grunde der schlechten Ausdauer des Thieres in der Gefangenschaft. Auch habe ich niemals nebeneinander drei Nährkammern gesehen. Dies ist jedoch sicherlich so wenig ein Beweis gegen das Vorkommen von drei Nährkammern, als es ein Beweis gegen das successive Auftreten zweier Nährkammern ist, wenn in Ovarien mit zwei Eiern nur eine Nährkammer gefunden wird. Wie oben schon kurz angedeutet wurde, verschmelzen nicht nur häufig, sondern wohl immer zwei aneinander stossende und zeitlich nacheinander auftretende Nährkammern miteinander und lassen sich deshalb nur im Beginn der Bildung der zweiten Nährkammer, später aber nicht mehr als zwei Kammern erkennen. Dies hat vor Allem darin seinen Grund, dass von den blasigen Epithelzellen, die als Rest der ersten Nährkammer zurückbleiben, die Bildung der epithelialen Wand der zweiten Nährkammer zum grossen Theil ausgeht. Dadurch verschieben sich die Epithelzellen der ersten Nährkammer dergestalt, dass es bald nicht mehr möglich ist, sie von denen der zweiten zu unterscheiden. Es erklärt sich daraus nicht nur, dass man niemals drei Nährkammern nebeneinander findet, sondern auch, dass man auch verhältnissmässig selten das Vorhandensein von zwei Nährkammern mit Sicherheit feststellen kann.

Während so der fehlenden Beobachtung von drei gleichzeitig vorhandenen Nährkammern gewiss jede Beweiskraft abzusprechen ist, giebt es andererseits Thatsachen, welche sehr entschieden die Ansicht befürworten, dass in allen Ovarien, welche drei Eier entwickeln, auch drei Nährkammern nacheinander auftreten.

Ich rechne dahin vor Allem den Umstand, dass sehr häufig grosse, kräftige Weibchen im October und November sechs, ja sieben Eikammern in je einem Ovarium zeigen, so lange die Eizellen noch im Beginn der Entwicklung stehen, dass mir aber niemals ein Weibchen begegnet ist, welches mehr als fünf reife Wintererier in einem Eierstock enthielt, gewöhnlich aber sind es nicht über drei. Es müssen also drei, zuweilen selbst vier Eizellgruppen während der Ausbildung der Eier wieder verschwinden, d. h. zu Nährkammern umgewandelt und resorbirt werden.

Die Angabe P. E. MÜLLER's, der eine *Leptodora* mit sieben reifen

Wintereiern abbildet (a. a. O. Taf. VI, Fig. 48), kann dagegen nicht ins Gewicht fallen, da dieselbe ganz schematisch, offenbar nicht nach der Natur, sondern aus dem Gedächtniss gezeichnet ist. Auch wechselte MÜLLER öfters Sommer- und Wintereier miteinander, indem er nur solche Eier als Wintereier erkannte, welche bereits die dicke Protoplasmahinde (seine gelatinöse Eischale) besaßen. Auf Taf. XIII, Fig. 3 ist z. B. ein Ovarium abgebildet, welches nach der Erklärung in Sommereibildung begriffen sein soll. Vor den Eikammern sieht man aber hier ein Gebilde liegen, welches nichts Anderes sein kann, als eine Nährkammer, wie denn auch die beigefügte Erklärung es als ein zerfallenes Ei bezeichnet. Da aber Nährkammern nur bei der Bildung von Wintereiern vorkommen, so war also das abgebildete Ovarium in Wintereibildung begriffen.

Aber noch auf andere Weise lässt sich die Annahme einer dreimaligen Nährkammerbildung stützen. In der Jahreszeit, in welcher die Leptodoren keine Sommereier mehr hervorbringen, findet man nur junge Weibchen (an der halbwüchsigen Schale erkennbar), solche, die zum ersten Mal Eier ausbilden, ohne Nährkammer in ihren Ovarien. Dies bedeutet aber nichts Anderes, als dass bei allen grösseren Thieren, deren Keimstock auch schon grössere und besser genährte Eizellen enthält, die Bildung einer Nährkammer sehr früh schon eintritt, sehr bald schon, nachdem die Eizellgruppen aus dem Keimstock in die Kammern übergetreten sind. Da nun aber weiter die Bildung einer zweiten Nährkammer beginnt, sobald die erste vollständig rückgebildet ist, so werden nicht selten zwei Nährkammern bereits resorbiert sein, ehe noch die Eizellen in ihr zweites Stadium, das der Dotterbildung, eingetreten sind. Nun finden wir aber bei 80 % aller Fälle des zweiten Eistadiums die Nährkammern noch in voller Thätigkeit, ja sogar noch bei 48,8 % des dritten Stadiums, so dass daraus mit einiger Wahrscheinlichkeit zu entnehmen ist, dass unter Umständen den zwei ersten noch eine dritte Nährkammer nachfolgt.

Auf denselben Schluss weist ferner die nur in geringen Grenzen schwankende Grösse der fertigen Wintereier hin. Der Durchmesser des kugligen Eies beträgt nie viel mehr oder weniger als 0,52 Mm. Da nun alle Beobachtungen übereinstimmend ergaben, dass zur Herstellung eines Eies auch nur eine Nährkammer erfordert wird, zur Herstellung von zweien aber zwei, so darf daraus geschlossen werden, dass die Quantität Protoplasma, welche von je einer Keimzelle — verhalte sie sich später als echte Eizelle oder nur als Nährzelle — hervorgebracht werden kann, immer die



gleiche ist. Wir müssen annehmen, dass bei normaler Ernährung des Thieres jede der acht Eizellen, welche das Protoplasma des Winter-eies erzeugen, das Maximum von Protoplasma in sich bilden, dass sie mehr nicht bilden können. Könnten sie dies, so würden die Eier ungleich gross ausfallen müssen, können sie es aber nicht, so folgt aus der gleichen Grösse der Eier, dass ein jedes Ei acht primäre Keimzellen voraussetzt, und dass somit 24 primäre Keimzellen in den Kammern eines Eierstockes gelegen haben müssen, wenn drei Winter Eier sich entwickelt haben, oder was dasselbe ist: sechs Keimgruppen, von welchen drei successive zu Nährkammern wurden, drei aber Eikammern blieben.

Die Ausbildung von vier Winter Eiern in einem Ovarium habe ich nur drei Mal notirt, die von fünf nur ein einziges Mal; Letzteres kommt jedenfalls nur selten vor und zwar wahrscheinlich nur im rechten nach rückwärts gerichteten Ovarium, da das linke nach vorn gerichtete weniger Raum zu seiner Ausdehnung hat, als zur Reifung von fünf Eiern gehören würde. Man beobachtet überhaupt öfters, dass der vordere Eierstock eine Eikammer weniger zählt als der hintere. Dass zur Reifung von vier Eiern vier Nährkammern gehören, zu der von fünf Eiern fünf Nährkammern, würde aus dem Vorhergehenden folgen. In solchen Fällen müssten demnach ursprünglich acht, beziehungsweise zehn Eikammern gleichzeitig aus dem Keimstock vorgerückt sein.

Ich zweifle auch nicht, dass dies — wenn auch selten — vorkommt, kann es aber nicht als thatsächlich beobachtet verbürgen. In meinen Notizen und Zeichnungen finde ich Eisäulen von sieben Kammern angegeben, nicht aber solche von einer noch grösseren Kammeranzahl. Es ist sehr möglich, dass sie mir dennoch vorgekommen sind, aber zu einer Zeit, zu welcher mir die Bedeutung der Nährkammern noch unklar war und ich auf die Zahl der Eikammern kein Gewicht legte. Die bestimmte Ansicht, dass ein jedes Winter Ei eine Nährkammer voraussetzt, hat sich mir überhaupt erst gebildet, nachdem die Beobachtungen schon abgeschlossen waren und ich das gesammte Beobachtungsmaterial durcharbeiten und vergleichen konnte.

Jetzt, wo diese Ansicht fertig vorliegt, würde es nicht schwer halten, die Frage, ob mehr als siebenkammerige Eisäulen vorkommen, durch neue Beobachtungen zu entscheiden, wie auch noch manches Andere, was ich nicht bestimmt angeben konnte, sich ohne grosse Mühe feststellen liesse. Es würde vielleicht sogar gelingen, die Succession von mehr als zwei Nährkammern an ein und demselben Ovarium direct



zu beobachten, wenn man die Aufmerksamkeit speciell auf diesen Punct richten wollte.

Wenn nun die bisher vertretene Anschauung von der Bedeutung des Vorgangs die richtige ist, so ergeben sich daraus mehrere Folgerungen, deren Richtigkeit ihrerseits wieder durch die Beobachtung geprüft werden kann, so dass man also gewissermassen die Probe auf die Richtigkeit der vorhergehenden Deductionen dadurch anstellen kann.

Vorher muss indessen noch eine bisher unerwähnte Thatsache beigebracht werden, dass nämlich die Eier, welche sich in ein und demselben Ovarium bilden, stets auf gleicher Entwicklungsstufe gefunden werden, woraus dann folgt, dass eine sich auflösende Nährkammer nicht blos der zunächst gelegenen Eikammer Material zuführt, sondern allen Eikammern gleichzeitig und gleichmässig.

Wenn wir nun finden, dass zur Herstellung von zwei Eiern zwei Nährkammern, zur Herstellung von drei Eiern aber drei, von vieren vier Nährkammern erforderlich sind, dass aber die Nährkammern nur ausnahmsweise (ein einziger Fall!) gleichzeitig auftreten, in der Regel aber successive, so werden wir daraus schliessen müssen, dass die Reifung mehrerer Eier bedeutend mehr Zeit in Anspruch nimmt als die eines einzigen Eies. Oder anders ausgedrückt: wenn für jedes Ei die Zufuhr des fertigen Protoplasmas von je einer Nährkammer erforderlich ist, damit dasselbe mit der Ablagerung von Dotter beginnen und dieselbe durch weitere Zufuhr von den drei Nährzellen derselben Eikammer vollenden könne, so werden wir ein Zusammenfallen der Stadien der Nähr- mit denjenigen der Eizelle nur dann beobachten dürfen, wenn nur ein einziges Ei sich im Ovarium entwickelt. Sobald mehrere Eier zur Entwicklung gelangen sollen, wird die Auflösung der ersten Nährkammer die Eizellen noch nicht so reichlich mit Protoplasma versehen, als es zum Beginn der Dotterbildung nöthig ist; die Nährkammer wird in ihr zweites und drittes Stadium (das der Rückbildung) treten, während die Eizellen immer noch auf dem ersten Stadium verharren. Nehmen wir den häufig vorkommenden Fall von zwei Eikammern an, so wird hier die Resorption der ersten Nährkammer jeder der beiden Eizellen nur halb so viel Protoplasma zuführen, als sie zum Beginn der Dotterabscheidung bedarf; diese wird vielmehr erst eintreten können, wenn eine zweite Nährkammer resorbirt wird. Sollen drei Eier in einem Ovarium zur Ausbildung gelangen, so wird auch die Resorption einer zweiten Nähr-

kammer jeder der drei Eizellen nicht hinreichend protoplasmatisches Material liefern, sondern nur zwei Drittel der für die Dotterbildung nöthigen Menge, und die Dotterabscheidung wird erst bei der Resorption der dritten Nährkammer ihren Anfang nehmen können.

Diese letztangenenommenen Fälle lassen sich nun nicht leicht feststellen aus den oben angeführten Gründen, wohl aber lässt sich feststellen, ob eine Nichtcoincidenz der Stadien der Nährkammer und des Eies lediglich dann vorkommt, wenn mehrere Eier ausgebildet werden, ob dagegen überall da, wo nur ein Ei sich entwickelt, beide Bildungen gleichen Schritt in der Entwicklung halten.

Alle diese Postulate der Theorie werden nun vollständig durch die Beobachtung als zutreffend nachgewiesen.

Was den ersten Punct betrifft, den der häufigen Nichtcoincidenz in der Entwicklung von Nährkammer und Eizelle bei Ovarien mit mehreren Eiern, so könnte ich ihn mit zahlreichen Beispielen belegen. Sehr häufig findet man Ovarien mit vier, fünf oder sechs Eikammern, die sich alle noch auf dem ersten Stadium der Entwicklung befinden, während die einzige gleichzeitig vorhandene Nährkammer auf dem zweiten oder dritten Stadium steht (z. B. Fig. 16). Aber auch solche Fälle liegen mir in Zeichnung vor, wo nach der ersten bereits eine zweite Nährkammer entstanden ist und dennoch die vier Eikammern noch auf dem ersten Stadium verharren.

Nach der Theorie müsste aber weiter auch in Ovarien mit mehrfacher Eibildung Nährkammer und Eizellen auf gleichem Stadium getroffen werden, wenn die Zahl der Nährkammern mit der der Eizellen stimmt; also bei dreifacher Eibildung müsste die dritte Nährkammer, bei zweifacher die zweite den Eiern sich parallel entwickeln, und auch dieses habe ich in einzelnen Fällen (doch nur bei zweifacher Eibildung) constatiren können. Der einzige Fall, der damit nicht stimmte, erwies sich schliesslich nur als eine scheinbare Ausnahme und diente somit nur zur besseren Bestätigung der Regel. In einem Ovarium eines frisch gefangenen Weibchens fanden sich zwei Nähr- und zwei Eikammern. Die Eizellen der letzteren zeigten die ersten Anfänge von Dotterabscheidung. Demgemäss hätte man erwarten müssen, die eine Nährkammer bereits leer, die andere im Beginn der Resorption zu finden. Die erste enthielt aber thatsächlich noch Protoplasmakugeln in ihren Epithelzellen, die zweite schien noch auf dem ersten Stadium zu stehen und mit der Resorption noch nicht begonnen zu haben. Bei genauerem Zusehen aber ergab sich, dass von der zweiten aus Protoplasmafortsätze in die erste hinein-

gewachsen waren und die angrenzenden, bereits leeren Epithelzellen derselben aufs Neue mit Kugeln gefüllt hatten, die nun theilweise schon wieder in Resorption sich befanden. In Wahrheit verhielt sich also der Thatbestand ganz so, wie die Theorie es verlangte: der Protoplasmgehalt der ersten Nährkammer war bereits resorbirt, der der zweiten hatte mit der Resorption begonnen, und demgemäss konnte auch die Dotterabscheidung in den Eizellen ihren Anfang nehmen.

Das dritte Postulat der Theorie ist das der Coincidenz von Ei- und Nährkammerentwicklung in Ovarien mit nur einem Ei.

In 34 Fällen, welche ich theils in Zeichnung, theils in genauer Notiz vor mir habe, trifft dies vollständig zu. Ueberall, wo die Eizelle sich auf dem ersten Stadium befindet, ist dies auch bei der Nährkammer der Fall, oder dieselbe ist wenigstens eben erst in das zweite Stadium eingetreten, es liegen schon Protoplasmakugeln in den Epithelzellen, aber dieselben sind noch nicht in Resorption begriffen. In allen Fällen aber, in welchen die Dotterabscheidung der Eizelle begonnen hat, findet sich auch die Nährkammer auf Stadium 2, d. h. in voller Resorption, und je weiter diese letztere vorgeschritten ist, um so bedeutender ist auch bereits die Dotterablagerung in der Eizelle. In einem Falle nur war die Dotterbildung noch ziemlich im Anfang, während die Nährkammer schon im Stadium der Rückbildung sich befand; allein ein ausnahmsloses, ganz strictes Zusammengehen von Nährkammer und Eizelle kann schon deshalb nicht erwartet werden, weil die Protoplasmamenge, welche der Eizelle zufließt, nicht blos von der Resorption der Nährkammer, sondern auch von der der Nährzellen der Eikammer selbst abhängt. In der Regel nun beginnt diese letztere gleichzeitig mit der Dotterabscheidung, zuweilen aber verzögert sie sich etwas, und dies verhielt sich gerade in dem angeführten Falle so. Daraus muss dann eine solche Nichtcoincidenz zwischen Nährkammer und Eizelle entstehen, die Entwicklung der Eizelle muss etwas zurückbleiben.

In allen andern Fällen befand sich das Ei immer schon auf dem dritten Stadium, d. h. nahe seiner vollen Ausbildung, wenn die Nährkammer völlig entleert war.

Bei solchen Ovarien mit nur einem Ei gelang es auch öfters, die ganze Entwicklung an einem Thier ablaufen zu sehen und ich theile hier, am Schlusse dieses Abschnitts, einen solchen Fall mit, weil er ein sehr klares Bild des ganzen Vorganges gewährt.

Ein am Abend des 2. October gefangenes Thier zeigte noch am 4. October je eine Eikammer in jedem Ovarium auf Stadium 4 (Eizelle



dotterlos), sowie je eine Nährkammer, welche sich in der Mitte des ersten Stadiums befand, d. h. die Auswanderung des Protoplasmas in die Epithelzellen hatte noch nicht begonnen, die vier Eizellen aber waren bereits zu einer Masse conglomerirt und überzogen von dünner Epithellage. Am 5. October erfolgte die Resorption und gleichzeitig begann die Dotterabscheidung in der Eizelle (Stadium 2 des Eies und der Nährkammer). Am 6. October war die Dotterabscheidung bereits weit vorgeschritten, die Nährkammer ganz leer (Stadium 3), und die Nährzellen der Eikammer auch schon ganz klein im Verhältniss zu der kuglig geschwellten Eizelle. Diese zeigte bereits eine scharfe Trennung der dicken protoplasmatischen Rinde vom Dotter.

Am 7. October war das Ei in jedem Ovarium fertig zum Uebertritt in den Brutraum, die Nährzellen gänzlich resorbirt und das Keimbläschen verschwunden, die leere Nährkammer aber, wenn auch noch mehr geschrumpft, noch sehr gut erkennbar. Am 8. October traten beide Eier in den Brutraum über.

Ich bemerke ausdrücklich, dass während dieser ganzen Zeit das Thier vollkommen munter und ausnahmsweise gut ernährt blieb, so dass man auch die Zeitdauer der hier beobachteten Entwicklung als normal ansehen darf.

Danach dauert die Entwicklung eines einzelnen Eies im Ovarium, von der Mitte des ersten Nährkammerstadiums an gerechnet bis zum Austritt des Eies vier volle Tage, vom Beginn der Nährkammerbildung an gerechnet wahrscheinlich fünf Tage. Davon kommen zwei auf das erste Stadium, einer auf das zweite und zwei auf das dritte Stadium, und die drei Stadien der Eientwicklung fallen genau zusammen mit denen der Nährkammer.

Fasse ich schliesslich die in diesem Abschnitt gewonnenen Ergebnisse zusammen, so hat sich gezeigt, dass die Umwandlung einzelner Keimgruppen in Nährkammern ein Vorgang ist, der mit der Ausbildung von Wintereiern auf das Genaueste zusammenhängt, bei der von Sommereiern aber nicht vorkommt. Ein Winterei ist nicht nur grösser als ein Sommerei, sondern es enthält auch eine weit grössere Menge von Protoplasma. Wie schon bei Bildung der Sommereier je vier Keimzellen zur Bildung eines einzigen Eies zusammenwirken müssen, so bedarf es hier der doppelten Anzahl, damit ein Ei zu Stande komme. Ein jedes Winterei bildet sich aus acht Keimzellen, nicht etwa durch Verschmelzung derselben — die morphologische Einheit der Eizelle bleibt völlig intact — sondern durch endosmotische Aufnahme des aufgelösten Protoplasmas der Nährzellen.

Für jedes Winterei muss eine Keimgruppe sich zur Nährkammer

constituiren und auflösen, so dass also die Zahl der Eier eine entsprechende Zahl successiv auftretender Nährkammern bedingt. So weit die Beobachtungen reichen, kommen nie mehr als fünf Wintereier gleichzeitig in einem Eierstock zur Ausbildung, welche demnach zehn primäre Keimgruppen voraussetzen. Bei solchen Ovarien, bei welchen nur eine Keimgruppe aus dem Keimstock vorrückt und zur Eikammer wird, vermag diese nicht sich zum Ei zu entwickeln, sondern bildet sich zur Nährkammer um und wird wahrscheinlich zur Ernährung der noch im Keimstock liegenden Keimgruppen verwendet.

#### 4. Andere Resorptionsvorgänge im Ovarium der Leptodora.

Oefters beobachtete ich Weibchen, bei welchen ein Ei nicht vollständig in den Brutraum ausgetreten, vielmehr gerissen und zum grössten Theil im Ovarium zurückgeblieben war. Es scheint dies besonders dann vorzukommen, wenn das Thier während der Geburt der Eier heunruhigt (z. B. im Netz gefangen) oder gar gequetscht wird. An solchen Fällen lassen sich mehrfach interessante Erscheinungen beobachten, welche geeignet sind, Licht auf die oben besprochenen Ernährungs-Vorgänge zu werfen.

Zuerst zeigt es sich, dass abgerissene Stücke des Ei-Protoplasma sofort Kugelgestalt annehmen, ganz ebenso wie die freiwillig sich absehnürenden Wanderstücke der Nährkammerzellen. Es kommen auf diese Weise oft Bilder zu Stande, die auf den ersten Blick ganz unerklärlich scheinen.

So fand ich bei einem grossen, frisch eingefangenen Weibchen (Fig. 49) das linke Ovarium ohne Eikammern, nur aus Keimstock bestehend, wie dies gewöhnlich unmittelbar nach dem Austritt reifer Eier der Fall ist. Im Keimstock aber klafften die beiden, sehr ungleich starken Keimsäulen weit auseinander und in der geräumigen Höhle zwischen ihnen lagen siebzehn matte, feingranulirte Kugeln (*P, P, P*) von sehr verschiedener Grösse, von 0,12 Mm. an bis herab zu 0,006 Mm. Sie glichen vollkommen der centralen Protoplasma-Masse in den Nährkammern, die kleineren den Protoplasma-Kugeln in den Epithelzellen der Nährkammer und sie waren in der That auch nichts Anderes als Protoplasma der Eizelle, freilich nicht der Nährzellen, sondern Stücke der Rindenschicht eines reifen Wintereies, welches auf seinem Weg nach dem Brutraum verunglückt und theilweise im Ovarium zurückgeblieben war. Deutoplasma (Dotter) war nicht mehr zu sehen, wohl aber eine bräunlichgelbe, ziemlich dunkle feinkörnige Masse, theils zu mehreren rundlichen Klumpen geballt und mit Protoplasmaaballen gemengt (*DP*)

im Eingang des Oviducts, theils als feinkörnige Schleimschicht im Oviduct selbst (*D*). Spätere Befunde klärten mich über deren Natur auf; sie ist nichts Anderes als umgewandelter Dotter.

In diesem Falle war die Resorption des zurückgebliebenen Dotters der der Protoplasma-Stücke vorausgegangen, in einem andern aber fand ich den Eileiter noch vollgepfropft mit Dotterkugeln bis in den Eingang des Ovariums hinein (Fig. 22). Dort aber fanden sich neben gelbbraunen Klumpen körniger Zerfallmasse acht bis zehn der oben beschriebenen feingranulirten Protoplasmakugeln; tief im Innern des Keimstockes aber füllte wieder zerfallener Dotter eine grosse Lücke zwischen den Keimzellen aus (*a''*).

Auch hier bestand das Ovarium nur aus Keimstock; Eikammern fehlten, ein Hinweis darauf, dass reife Eier kurz vorher ausgetreten waren.

Dass solche Reste verunglückter Eier resorbirt werden, kann nicht überraschen, interessant ist nur, dass sie — zum Theil wenigstens — auf ganz ähnliche Weise resorbirt werden, wie die Eizellen der Nährkammern. Von den Protoplasma-Stücken habe ich dies zwar nicht beobachtet, weil die betreffenden Thiere alle zu früh starben, wohl aber von den Dotterresten.

Ich sah wiederholt an der Spitze solcher Ovarien, welche kurz zuvor Eier entleert hatten, eine ziemlich regelmässig gebildete Epithelkapsel, welche, einer Nährkammer sehr ähnlich, einen Ballen gelbbrauner körniger Zerfallmasse einschloss. In einem Fall konnte die Natur derselben, als zurückgebliebener Dottersubstanz, direct festgestellt werden, freilich auch zugleich, dass die Epithelkapsel nicht Neubildung war, sondern vielmehr der Rest einer vorher schon dagewesenen Nährkammer, welche vorher geschrumpft sich jetzt wieder aufs Neue zu einer Kammer umgebildet hatte.

Ob auch hier die zu resorbirende Masse in die Epithelzellen einwandert, habe ich nicht gesehen, halte es aber für wahrscheinlich, sobald dieselbe nicht bloß aus Dotterkugeln, sondern auch aus Protoplasma besteht. Thatsache ist jedenfalls, dass eine ganz ähnliche gelbbraune körnige Substanz, zum Theil schon halb aufgelöst, in den Zellen enthalten war.

Haben wir es hier mit der physiologischen Correction eines pathologischen Vorgangs zu thun, so gehört ein zweiter Resorptionsprocess, dessen ich Erwähnung thun möchte, vollends ganz auf pathologisches Gebiet.

Bei hungernden, gefangen gehaltenen Thieren beobachtet man nicht selten, dass gar kein Ei mehr zu voller Entwicklung gelangt, sondern



dass eine Eizellengruppe nach der andern der Resorption verfällt. Dabei beginnt aber die Rückbildung stets in der dem Keimstock zunächst liegenden Eikammer; diese wandelt sich zu einer Nährkammer um und ihr protoplasmatischer Inhalt wird vollständig resorbirt.

Soweit ist der Vorgang nicht von dem physiologischen Vorgang der Nährkammerbildung zu unterscheiden, nun aber zeigt es sich, dass trotz dieser Nahrungszufuhr die zweite Kammer nicht im Stande ist, ein Ei auszubilden, auch sie beginnt sich aufzulösen und wieder unter genau denselben Erscheinungen, wie sie bei jeder Nährkammerbildung zu beobachten sind.

Fig. 44, A u. B veranschaulichen diesen Vorgang, die Veränderungen, welche dort die zweite Kammer ( $Nk''$ ) eingeht, können aber zugleich den normalen Verlauf der ersten Stadien einer Nährkammer darstellen. Mit andern Worten: die durch schlechte Gesamternährung des Thieres veranlasste Atrophie eines Eifollikels (einer Eikammer) verläuft genau unter denselben Erscheinungen, wie die bei der Wintereibildung normaler Weise eintretende Resorption einer Keimzellengruppe.

In andrer Weise gestaltet sich der Rückbildungsprocess, wenn ungenügende Ernährung des ganzen Organismus sich erst dann geltend macht, wenn das Ei bereits nahezu ausgebildet ist. Die protoplasmatische Rinde des Eies zerfällt dann und wird gelöst zugleich mit den Dotterelementen, ohne dass es zur Bildung einer umschliessenden Epithelwand kommt. In diesem Fall lässt sich indessen auch der Auflösungsprocess nicht weit verfolgen, da er bald durch den Tod des Thieres unterbrochen wird und der ganze Vorgang hat nur insofern Interesse, als er zeigt, dass die Eizelle nicht auf dem einmal erreichten Stadium stehen bleiben kann, sondern entweder zu voller Ausbildung gelangen oder zerfallen muss.

Hier mag auch schliesslich noch eine Beobachtung ihre Stelle finden, welche sich auf das endliche Schicksal der drei Nährzellen der Eikammer bezieht.

Wenn nämlich die Resorption dieser Zellen schon weit vorgeschritten ist, dieselben also an Volumen ganz bedeutend abgenommen haben und als beinahe verschwindend kleine Körper am Pol der Eizelle in nischenartigen Gruben versteckt liegen, zeigen sie dieselben Veränderungen, welche die Keimzellen der Nährkammer gleich im Anfang aufweisen, sie werden granulirt und ihr Kern erscheint als eine grosse, helle Blase ohne festen Inhalt. Wahrschein-

lich hat sich der Nucleolus (die Kernsubstanz) im Kernsaft aufgelöst (Fig. 8 A).

### 5. Physiologische Erklärung der Nährkammer-Resorption.

Wenn in Folgendem versucht werden soll, die beobachteten Vorgänge physiologisch zu erklären, so möge dies auch nur als ein Versuch gelten, unternommen mehr, um die sich ergebenden Fragen zu stellen, als sie wirklich schon genügend zu beantworten. Der ganze Vorgang der regelmässigen Resorption einer Anzahl von Keimzellen im Innern von Epithelzellen enthält so viel Ungewöhnliches, dass der Versuch wenigstens gewagt werden muss, die Erscheinungen in Verbindung mit bekannten Vorgängen zu bringen und die Ursachen wenigstens anzudeuten, welche der Erscheinung zu Grunde liegen.

Die erste Frage, welche sich aufdrängt, ist offenbar die: Was giebt den Anstoss zur Umwandlung einer Eikammer in eine Nährkammer? was veranlasst die Keimgruppe der einen Eikammer im Wachsthum plötzlich still zu stehen und einen Auflösungsprocess einzugehen, während die Keimgruppe der benachbarten Eikammer fortfährt zu wachsen und ein Ei in sich auszubilden? Warum können nicht beide in gleicher Weise auf Kosten des beide umspülenden Blutes sich vergrössern?

Ich glaube, die richtige Antwort darauf liegt in der Thatsache, dass in solchen Ovarien, welche nur eine einzige Eikammer enthalten, kein Ei gebildet wird, sondern diese einzige Kammer der Resorption verfällt und zur Nährkammer wird, obgleich doch keine Eikammer ausser ihr da ist, deren Eizelle sie zu ernähren bestimmt sein könnte. Der Grund ihrer Umwandlung kann somit nicht in einem idealen »Zweck«, sondern nur in ihr selbst liegen und da eine einzelne Eikammer sich in Nichts von andern zu einer Eikammersäule gruppirtten Kammern unterscheidet, so müssen wir aus dieser Thatsache den Schluss ziehen, der weiter oben schon gezogen wurde: dass eine einzelne Keimgruppe für sich allein nicht im Stande ist, ein Winterei auszubilden, dass sie vielmehr der Resorption verfällt, sobald sie eine gewisse Höhe des Wachsthums erreicht hat. Die Antwort auf die oben gestellte Frage: weshalb bei Vorhandensein von zwei Eikammern nicht beide ein Ei entwickeln können, lautet demnach: Sie können es nicht beide, weil keine von ihnen allein für sich und ohne äussere Nachhülfe dazu im Stande ist.

Gewiss wäre es falsch, wollte man sich das Wachsthum einer bestimmten, specifischen Zelle als unbegrenzt denken, man wird sich im

Gegentheil vorstellen müssen, dass es für jede Zellenart eine Maximalgrösse giebt, über die hinaus sie nicht wachsen kann. Das Verhältniss der Oberfläche zum Volum wird hier von hervorragender Bedeutung sein und in der physischen Constitution der Zelle selbst muss es liegen, wenn dieses Verhältniss bei verschiedenen Zellenarten ein und derselben Species, wie bei denselben Zellenarten verschiedener Species in sehr verschiedenen Grenzen schwanken kann.

Bei der grossen Mehrzahl aller Thierarten sind die Eizellen ihrem Volum nach die grössten des Körpers und es bedarf keines besondern Hinweises, warum sich dies meistens so verhält. Es scheint aber, dass sie diese bedeutende Grösse nicht immer auf dem gewöhnlichen Wege der Ernährung aus den Blutbestandtheilen erreichen können, sondern dass besondere Wege ihnen bereits fertiges protoplasmatisches Material zuführen müssen, sollen sie anders die nöthige Stoffmasse in sich ansammeln.

In diesem Sinne, scheint mir, muss das Auftreten von Nährzellen, mögen sie nun eine besondere Kammer bilden oder mit der Eizelle in derselben Kammer eingeschlossen sein, aufgefasst werden: sie sind bestimmt, der Eizelle das Wachstum über das Maximum ihres »Eigenwachstums« hinaus möglich zu machen. Die erwähnte Thatsache, dass die einzig vorhandene Eikammer bei *Lepidodora* niemals ein Winterei ausbildet, sondern nach der Erreichung einer gewissen Grösse den Auflösungsprocess eingeht, lässt keine andere Auslegung zu, als dass diese Keimzellen durch blosser Ernährung vom Blute aus nur bis zu einer gewissen Grösse wachsen können, dann aber stillstehen und — falls nicht von anderswoher Protoplasma-Zufuhr eintritt — der Rückbildung und Auflösung verfallen.

Umgekehrt zwingt das zeitliche Zusammenfallen des Schwindens der Nährzellen und der Dotterabscheidung in der Eizelle zu dem Schlusse, dass das weitere Wachstum der Eizelle durch Aufnahme des gelösten Protoplasmas der Nährzellen stattfindet.

Es lässt sich kaum Etwas gegen diese Folgerung einwenden. Man könnte vielleicht meinen, dass die Wachstumsgrenze eine absolute sein müsse, die auf keine Weise überschritten werden könne, man wird dies aber schwerlich erweisen können und im Gegensatz dazu zeigt ja die Beobachtung, dass solche Eikammern, denen Nährkammern zur Seite stehen, über die Grösse hinaus zu wachsen fortfahren, welche isolirte Keimgruppen als Maximum erreichen können, dass also die Maximalgrösse des Wachstums bei einfacher Bluternährung thatsächlich hier



überschritten wird. Auch hat es theoretisch nichts Unwahrscheinliches, dass der Organismus einer Zelle sich vom Blute aus, also gewissermassen aus eigener Kraft nur bis zu einem gewissen Maximum vergrössern kann, dieses Maximum aber überschreitet, wenn ihm von andern Zellen bereitete, fertige Zellsubstanz zugeleitet wird. Die complicirten chemischen Vorgänge, durch welche die Zelle Protoplasma erzeugt, sind doch wohl jedenfalls andere, als die einfach physikalischen Vorgänge der Aufsaugung einer bereits vorhandenen Protoplasma-Lösung, selbst wenn die Löslichmachung des Protoplasmas mit chemischen Umwandlungen verbunden sein sollte.

Wenn aber die oben gemachte Annahme richtig ist, so erklären sich aus ihr in sehr einfacher Weise nicht nur die Erscheinungen der Wintereibildung bei *Leptodora*, sondern zugleich alle jene Eibildungen, welche mit der Auflösung von Nährzellen verknüpft sind, so die der meisten Insecten, die mindestens einiger Branchiopoden und die aller Daphniden. In allen diesen Fällen würde dann die Erscheinung der Nährzellen anzeigen, dass die Eizelle ein Volumen erreichen muss, welches sie allein für sich durch Assimilation aus dem Blute nicht erreichen könnte. Es ist mir sehr wahrscheinlich, dass diese Art des Eiwachsthums noch viel weiter verbreitet ist, als man bis jetzt mit Sicherheit weiss. Sehr möglich z. B., dass die Bilder, auf welche GÖTTE seine Darstellung von der Eibildung der Unke gründete<sup>1)</sup>, dereinst in dieser Weise gedeutet werden müssen.

Ich sehe für jetzt von einer weiteren Verfolgung dieser Idee ab und wende mich wieder zu der Erklärung des hier zunächst behandelten Gegenstandes der Bildung besonderer Nährkammern.

Nach der gewonnenen Anschauung wird eine Eikammer sich stets dann zur Nährkammer umwandeln, d. h. ihre Keimzellen werden sich in Cytoden verwandeln und endlich auflösen, wenn sie das Maximum ihres Eigen-Wachsthums erreicht haben, ohne dass die Zufuhr fertigen Protoplasmas eintrat und ihnen ein weiteres Wachstum ermöglichte. Wenn nur eine Eikammer vorhanden ist, muss diese sich also stets auflösen, wie es auch thatsächlich der Fall ist, sind aber deren zwei vorhanden, so muss die eine von Beiden sich auflösen und die Bildung des Eies in der andern vermitteln.

Ein Punct bleibt dabei aber unklar. Was giebt die Entscheidung, welche von beiden sich aufopfern muss? und warum ist es immer die erste Keimgruppe (vom Keimstock aus gerechnet), welche zur Nährkammer wird? Ich glaube, dass kleine

1) Entwicklungsgeschichte der Unke (*Bombinator igneus*), Leipzig 1875.

Ernährungsdifferenzen hier den Ausschlag geben. Die eine Eikammer mag vor der andern einen kleinen Vortheil in dem Bezug der ernährenden Stoffe aus dem Blute voraus haben und es muss dieser Vortheil in ihrer Lage begründet sein. Man kann auch noch weiter gehen und sagen, dass nicht die etwas zurückgebliebene, sondern gerade die begünstigte und im Wachsthum vorseilende Keimgruppe es sein muss, welche zur Nährkammer wird. Wenn wenigstens die oben aufgestellte Theorie richtig ist, so muss sich diejenige Keimgruppe auflösen, welche zuerst das Maximum des Eigenwachsthums erreicht hat, die andre aber, die im Wachsthum zurückgebliebene, hat dann keinen Grund mehr zur Rückentwicklung, da ihr neues, fertiges Protoplasma durch die Auflösung der ersten Keimgruppe zugeführt wird.

Ausserlich lässt sich indessen an den Eikammern ein verschiedenes rasches Wachsthum nicht erkennen und wo eine Grössendifferenz sichtbar ist, da ist gewöhnlich die dem Keimstock nächste Eikammer die kleinste. Dies widerspricht scheinbar der Theorie, denn gerade diese wird zur Nährkammer, sollte also am weitesten voran sein. Der Widerspruch ist aber nur scheinbar, weil die geringere Grösse auf dem Beginn des Resorptionsprocesses beruht; solche Eikammern fangen schon an zu schwinden, ehe sie noch von einer Epithelwand umkleidet sind, wie im ersten Abschnitt dargelegt wurde.

Soviel scheint mir gewiss, dass man die Regelmässigkeit, mit welcher stets die je erste Eikammer der Resorption verfällt, nicht etwa als eine vererbte Eigenthümlichkeit bestimmter Keimgruppen ansehen darf. Ob eine oder zwei, oder ob sechs oder acht Keimgruppen gleichzeitig aus dem Keimstock vorgeschoben werden, ist in gewissem Sinn Sache des Zufalls, d. h. es ist Folge von Ursachen, welche erst im Laufe des Wachsens des Keimstocks eintreten, nicht aber von vornherein fest und unabänderlich bestimmt sind. Auch folgen sich ja mehrere Eikammern in der Umwandlung und Resorption, sobald die Kammern der Eissäule zahlreich sind und mehrere Eier ausgebildet werden sollen, und in diesem Falle ist es auch stets die je erste Eikammer, welche sich umwandelt. Nur in einem einzigen Falle sah ich eine Nährkammer an anderer Stelle (Fig. 47). Endlich wird diese Auffassung noch befestigt durch das Verhalten der Eikammern bei schlechter Gesamternährung des Thieres, wo auch die erste Kammer der zweiten in der Atrophie vorausgeht. Die zweite nimmt so lange zu, als ihr Nahrung von der ersten aus zugeführt wird. Erst wenn diese ganz aufgezehrt ist, beginnt sie die Folgen der ungenügenden Ernährung vom Blute aus ebenfalls zu empfinden und schwindet nun ihrerseits auch.



Viel eher könnte man an eine (durch Vererbung bedingte) Prädestination bei der ganz parallelen Erscheinung der Nährzellen innerhalb der Eikammer denken. Hier wird eine der vier Keimzellen zum Ei, und zwar stets die dritte, vom Keimstock aus gerechnet, und zwar nicht nur bei *Leptodora*, sondern bei allen *Daphniden*! Da die Keimgruppen stets dieselbe Zahl von Zellen enthalten und sich im Keimstock gerade vorwärts schieben, d. h. derart, dass sie sich nicht wohl vollständig umdrehen können, dass also die erste Zelle nicht wohl zur vierten werden kann, so hätte man die Bevorzugung der dritten Zelle als eine historische Berechtigung auffassen können, gegründet auf irgend welche Verdienste oder doch Bevorzugungen der Vorfahren dieser Zelle drei und ich gestehe, dass ich nach Spuren dieser Verdienste längere Zeit, aber vergeblich gesucht habe. Jetzt halte ich diese Erklärungsweise auch hier nicht mehr für die einzig mögliche, nicht etwa, weil der Nachweis, dass diese dritte Zelle in phyletischer Vorzeit schon eine besondere Rolle spielte, einstweilen misslungen ist, sondern vielmehr, weil die so genau entsprechenden Vorgänge der Nährkammer-Bildung diese Berufung auf die Vergangenheit entschieden ausschliessen und eine Erklärung aus den jetzt vorhandenen Verhältnissen fordern.

Es kommen übrigens auch hier Ausnahmen vor. So habe ich bei *Leptodora* zwei Mal gesehen, dass die zweite anstatt der dritten Zelle einer Keimgruppe zum Ei wurde und dasselbe habe ich in einem Falle bei *Sida crystallina* beobachtet. Daraus allein dürfte schon hervorgehen, dass die vier Zellen an und für sich gleich fähig sind, zum Ei zu werden, sowie dass kleine Ernährungsdifferenzen den Ausschlag geben und bestimmen, welche von ihnen thatsächlich die Rolle der Eizelle zu übernehmen hat. Vergeblich aber wäre es, diesen Differenzen nachspüren zu wollen, es kann nicht einmal daran gedacht werden, durch Messungen die Frage zu entscheiden, ob die spätere Eizelle im Anfang um ein Geringes hinter den andern im Wachsthum zurückbleibt. Die ungleiche Form der vier Zellen lässt keine directe Vergleichung ihres Volumen zu.

Nach Analogie der Vorgänge bei den Nährkammern werden wir auch hier annehmen müssen, dass die vier Zellen so lange wachsen, bis sie das Maximum erreicht haben, welches sie vermöge ihrer physischen Constitution bei Ernährung vom Blute aus erreichen können, dass aber diejenigen unter ihnen, welche dieses Maximum zuerst erreicht haben, sofort den Rückbildungsprocess eingehen und durch ihre Auflösung die vierte Zelle zu weiterem Wachsthum befähigen. Wenn ich übrigens auch geneigt bin, in den jetzt obwaltenden Ernährungsverhältnissen



einen Theil der Ursachen zu sehen, welche die dritte Zelle zur Eizelle stempeln, so will ich doch keineswegs bestreiten, dass nicht ausserdem noch historische Ursachen dieser Erscheinung zu Grunde liegen. Eine Einrichtung, die sich mit solcher Präcision bei einer so formenreichen Gruppe, wie die Daphniden es sind, wiederholt, muss seit einer sehr langen Reihe von Generationen vererbt und dadurch befestigt worden sein, die Tendenz, zum Ei zu werden, muss bei der dritten Zelle von vornherein grösser sein, als bei den drei andern. Ich werde in einem späteren Abschnitt auf diese Frage zurückkommen.

Die Grundlage aller dieser secundären Ernährungsvorgänge, wenn ich sie unter diesem Namen der primären Ernährung durch das Plasma des Blutes entgegenstellen darf, beruht auf der Eigenthümlichkeit der Keimzellen, auf dem Maximum des Eigenwachstums nicht stehen bleiben zu können. Ich versuche nicht, diese Erscheinung physiologisch zu erklären, ich beschränke mich auf die Feststellung der Thatsache, die wir zwar weder aus dem Verhalten der Nährzellen der Eikammer, noch aus denjenigen der Nährkammer mit Sicherheit herleiten könnten, wohl aber aus der ohne Ausnahme eintretenden Umwandlung einer einzeln vorhandenen Eikammer zur Nährkammer. Dass auch hier die Resorption aller vier in der Kammer eingeschlossenen Zellen eintritt, beweist, dass ein Stillstand auf dem einmal erreichten Maximum des Eigenwachstums nicht möglich ist. Entweder tritt Zufuhr fertigen Protoplasmas ein, die Eizelle fährt fort zu wachsen und wird zum Ei, oder die Zufuhr bleibt aus und dann bilden sich sämmtliche vier Keimzellen bis zu völliger Resorption zurück.

Ich betrachte dies als die fundamentale Thatsache, von deren Erkenntniss das Verständniss aller folgenden Erscheinungen der Nährkammerbildung abhängt. Aus ihr folgt vor Allem, dass die beginnende Auflösung der Keimzellen ihre Ursache nicht in äusseren, etwa auflösenden Agentien hat, sondern lediglich in innern Verhältnissen. Es muss in der chemisch-physikalischen Constitution dieser Zellen liegen, dass ihr Protoplasma von dem Moment des erreichten Maximum an beginnt sich in der umgebenden Parenchymflüssigkeit zu lösen.

Dass dies geschieht, kann man sowohl an den Nährzellen der Eikammer, als an denen der Nährkammer feststellen, die unmittelbare Wirkung dieser Auflösung ist aber bei beiden nicht dieselbe.

Die Nährzellen der Eikammer, welche — bis zur Erreichung des Maximums — der Eizelle vollkommen gleich waren, nehmen dann allmählig an Volumen ab, während die Eizelle in demselben Maasse zunimmt (vergl. z. B. Fig. 16 u. Fig. 17A). Am reinsten erkennt man dies bei andern Daphniden, bei welchen nicht, wie bei der Wintereibildung von *Leptodora*, das Hinzutreten einer Nährkammer den Vorgang verwickelter macht. Dort ist es unzweifelhaft, dass das gelöste Protoplasma der drei Nährzellen nur der Eizelle zu Gute kommt, denn diese allein fährt fort zu wachsen — keine andern Elemente der Eikammer.

Anders bei der Bildung einer Nährkammer. Auch dieser Vorgang wird eingeleitet durch eine partielle Lösung der Keimzellen. Ehe noch das Epithel begonnen hat, die umhüllende Kapsel zu bilden, nehmen die Keimzellen an Volumen ab! Das gelöste Protoplasma aber fliesst hier nicht unmittelbar der Eizelle zu, da diese nicht direct an die Nährkammer angrenzt, sondern dasselbe wird — wie man schon a priori schliessen darf — den zunächst anstossenden histologischen Elementen, d. h. den beiden angrenzenden Nährzellen der Eikammer und den winzigen Epithelzellen zu Gute kommen, welche vereinzelt der Wandung der Nährkammer ansitzen. Damit aber ist der Anstoss zur Wucherung dieser Zellen gegeben, die sodann zur Bildung einer geschlossenen Epithelkapsel führt.

Bis dahin zeigen die vier Keimzellen keine Bewegungserscheinungen, als die einer allgemeinen Zusammenziehung zu einer einzigen kugelförmigen Masse, sie nehmen die Gleichgewichtsform an, welche auch beliebig abgerissene Stücke einer Eizelle annehmen; ihre Kerne sind geschwunden oder im Schwinden begriffen, und die Zellen sind somit auf dem Wege Cytoden zu werden.

Sobald nun die wuchernden Epithelzellen sich über diesen Cytodenballen ausbreiten, beginnen die amöboiden Bewegungen derselben. Die rasch wachsenden und sich vermehrenden Epithelzellen müssen es sein, welche als Reiz auf das lebendige Protoplasma der Cytoden einwirken und sie zu diesen Bewegungen veranlassen. Alle Erscheinungen sprechen dafür, dass dieselben nicht etwa von innen heraus erfolgen, dass sie nicht das Resultat einer weiteren, inneren Entwicklung der Cytoden sind, sondern dass sie von aussen angeregt werden und zu jeder Zeit stattfinden könnten, sobald diese Anregung einträte.

Der Ruhe- oder Gleichgewichtszustand ist die Kugelgestalt, und zwar keineswegs bloß für eine mit dem lebendigen Centrum des Kerns versehene Zelle, sondern ganz ebenso auch für eine Cytode, d. h. für

ein Protoplaststückchen irgend welcher Herkunft. Den Beweis dafür liefern die im vorigen Abschnitt besprochenen, mechanisch von einem aus dem Ovarium austretenden reifen Ei losgerissenen Protoplaststücke. Sie alle nehmen, ob gross oder klein, die Kugelgestalt an, und so lange sie frei in der Flüssigkeit des Eierstocks schweben, zeigen sie keinerlei Bewegungserscheinungen; der Reiz fehlt, der die Bewegung auslöst!

Umgekehrt fallen die Bewegungen der Cytoden einer Nährkammer stets mit der Wucherung des Epithels zusammen. Noch deutlicher aber zeigt sich die Abhängigkeit der amöboiden Bewegungen von einem äussern Reiz bei den folgenden Beobachtungen.

Im dritten Abschnitt wurde angeführt, dass bei der Bildung einer zweiten Nährkammer diese stets im Anschluss an die erste entsteht, so zwar, dass die Wucherung der Epithelzellen hauptsächlich von der schon halb zusammengeschrumpften Zellkapsel der ersten Nährkammer ausgeht. Dabei kann man nun Zweierlei beobachten: Einmal beginnt die Amöbenbewegung der Nährcytoden nicht gleichzeitig auf ihrer ganzen Oberfläche, sondern immer da zuerst, wo bereits Epithelzellen liegen, während sie sonst unverändert bleibt, und dann werden nicht selten schon Amöbenfortsätze ausgestreckt, ehe noch die Wucherung irgendwie vorgeschritten ist, aber nur auf der Fläche der Cytoden, welche an die Epithelkapsel der ersten Nährkammer anstösst, also nur da, wo eine unmittelbare Berührung zwischen dem Protoplasma der Cytoden und den Epithelzellen stattfindet. Ich habe gesehen, dass in diese alten Epithelzellen Fortsätze hineinwachsen und sich zu Kugeln abschnürten, während sonst noch nirgends der Process der Auswanderung begonnen hatte (siehe Fig. 20 *Nk'*).

Beweisend für diese Auffassung ist ferner das gelegentliche Verhalten der Nährzellen der Eikammer. In der Regel lösen diese sich langsam und unmerklich auf an dem Orte, wo sie von Anfang an lagen, d. h. innerhalb der Eikammer. In manchen Fällen aber wandern sie aus, und zwar dann, wenn an die Eikammer direct eine Nährkammer anstösst, deren Zellen noch nicht vollständig rückgebildet und geschrumpft sind. Es geschieht dies zu einer Zeit, in welcher der Dotter grossentheils schon gebildet, die Nährzellen demgemäss in voller Rückbildung befindlich sind. Zu dieser Zeit verlieren auch diese Nährzellen der Eikammer ihren Kern und werden Cytoden, und ich habe sie dann mehrmals eingedrungen gesehen mitten in die anstossenden blasigen Epithelzellen der geschrumpften Nährkammer (Fig. 40 *Nz*). Während sie sonst Eiform besitzen, waren sie jetzt unregelmässig,



höckerig, mit stumpfen Fortsätzen nach allen Richtungen hin versehen mit einziger Ausnahme derjenigen Richtung, in welcher keine Epithelzellen lagen, d. h. gegen die Eizelle hin. Die Fortsätze veränderten sich allmählig, und wenn ich auch hier nicht kontinuierlich beobachten und deshalb das Eintreten der Fortsätze in die Epithelzellen nicht direct feststellen konnte, so steht dasselbe doch ausser Zweifel, da dicht neben diesen Fortsätzen zwei grössere Protoplastmakugeln in den Epithelzellen lagen. Während  $4\frac{1}{2}$  Stunden veränderte die Nährzelle in einem Falle fortwährend langsam ihre Gestalt und zog sich schliesslich beim Absterben des Thieres auf die Kugelform zusammen.

Der eben beschriebene Fall war kein normaler, da in Folge schlechter Ernährung des ganzen Thieres das fertige Ei der Eikammer in Zerfall gerathen war, für den Punct aber, der hier belegt werden sollte, ist dies irrelevant, auch habe ich in andern völlig normalen Fällen ebenfalls gesehen, wie die zwei Nährzellen sich zwischen die Epithelzellen der Nährkammer eindrängten (Fig. 10).

Nach alledem würden die amöboiden Bewegungen des Cytodenprotoplasmas von dem Reiz ausgelöst, welchen das Eindringen immer mehr anschwellender und sich vermehrender Epithelzellen zwischen Ovarialscheide und Cytodenoberfläche auf diese letztere ausübt. Dieser Reiz dauert an, so lange noch ein Rest der Cytoden vorhanden ist, weil die Epithelzellen durch die überreiche Nahrungszufuhr so lange auch fortfahren zu wachsen und einen Druck auf die Cytode auszuüben.

Es wäre nun die Frage aufzuwerfen, aus welcher Ursache die Amöbenfortsätze der Nährcytoden gerade in die Epithelzellen hineindringen und nicht etwa zwischen sie. Da indessen diese Zellen sehr bald eine geschlossene Lage bilden, so möchte wohl der Locus minoris resistentiae nicht an den Verkittungsflächen derselben zu suchen sein. Wenn aber weiter gefragt wird, aus welcher Ursache die Fortsätze sich schliesslich vom übrigen Cytodenkörper abschnüren und zu selbstständigen Kugeln zusammenziehen, so können wir zwar überzeugt sein, dass auch dieser Erscheinung einfache mechanische Momente zu Grunde liegen, möchten aber wohl nicht im Stande sein, dieselben anders als mit allgemeinen Ausdrücken, Cohäsion, Gleichgewichtslage u. s. w. anzudeuten, jedenfalls würde die Lösung dieser Frage nur durch besonders darauf gerichtete Untersuchungen möglich sein.

Einige Zeit nach dem Abschnüren bleiben die Protoplastmakugeln, die ich oben schon als secundäre Nährballen oder Nährcytoden be-

zeichnete, unverändert, dann treten leise Form- und Mischungsveränderungen ein, welche mit völliger Auflösung der Kugeln enden. Ist dies nun eine Art von Verdauungsprocess, eingeleitet von der Epithelzelle, in deren Innerem er sich abspielt, oder ist die Epithelzelle nur der zufällige Ort; an welchem die aus innern Gründen erfolgende Auflösung der secundären Cytoden vor sich geht?

Ich glaube das Letztere. Es scheint mir keine Thatsache dafür zu sprechen, dass eine Verflüssigung und Resorption festen Protoplasmas nur in den Epithelzellen des Ovariums vor sich gehen könne, wohl aber scheinen mir zwei Umstände die Annahme zu rechtfertigen, dass das Protoplasma auf einer gewissen Entwicklungsstufe sich an jeder Stelle des Ovariums aufzulösen geneigt ist. Diese sind: das Verhalten der Nährzellen in der Eikammer und die Volumabnahme der Keimzellen im Beginn der Nährkammerbildung, ehe noch eine Epithelkapsel vorhanden ist. In beiden Fällen löst sich das Protoplasma, ohne dass irgend äussere Agentien besonderer chemischer Natur auf dasselbe einwirkten. Man darf geradezu behaupten, dass solche Agentien nicht vorhanden sind, denn wären sie es, so müsste auch die Eizelle selbst, welche ja mitten zwischen den Nährzellen liegt, angegriffen und aufgelöst werden. Nährzellen und Eizelle sind von derselben minimalen Menge einer vorauszusetzenden Parenchymflüssigkeit umgeben. Mit dem Mikroskop ist dieselbe zwar nicht als besondere Schicht zu erkennen, wohl aber muss sie als eine osmotische Strömung zwischen Blut einerseits und Zelloberfläche andererseits angenommen werden.

Ich betrachte deshalb die Epithelzellen der Nährkammer nicht als besondere Resorptions- oder Verdauungsorgane in dem vorhin angegebenen Sinn, sondern lediglich als zufällig sich darbietende günstige Orte für den Auflösungsprocess. Der Process wird nicht von ihnen eingeleitet, denn er hatte schon begonnen, ehe secundäre Cytoden in die Epithelzellen eingewandert waren, und zwar an den primären Cytoden; wohl aber darf man vermuthen, dass die Resorption durch Bildung secundärer Cytoden bedeutend beschleunigt wird. Muss doch die Auflösungsgeschwindigkeit wesentlich vom Verhältniss der Oberfläche zum Volum des aufzulösenden Protoplasmaaballens abhängen. Durch die Bildung secundärer Cytoden aber wird eine einzige grosse Protoplasmaugel in zahlreiche kleine zerlegt. Darin mag der Vortheil des ganzen, zuerst so seltsam erscheinenden Vorganges liegen.

Untersuchungen, welche sich speciell auf diese physiologischen



Vorgänge bei der Ernährung des Eies richteten, würden gewiss noch weit bessere Anhaltspunkte für die vorgebrachte Ansicht ergeben. Ich selbst war noch zu sehr mit dem Groben und der Feststellung des rein Morphologischen in Anspruch genommen, als dass ich meine Aufmerksamkeit auf die feineren Einzelheiten des physiologischen Vorganges hätte richten können. Soviel aber konnte ich wenigstens feststellen, dass die secundären Cytoden einige Zeit nach ihrem Eindringen in die Epithelzellen sich gegen Reagentien anders verhalten als die grossen primären Cytoden; während diese Letzteren von Salzsäure von 4 per Mill dunkler werden, lösen sich die Ersteren sehr bald völlig auf.

Complicirte moleculare Vorgänge müssen die Auflösung des Protoplasmas und später wieder seine Rückverwandlung in den festweichen Zustand begleiten; wir wissen nichts über sie.

Fasse ich die Ergebnisse dieses Abschnitts zusammen, so müsste nach ihnen die Erscheinung der Nährzellen im Allgemeinen und der Nährzellen in einer eigenen Kammer im Besondern darauf zurückgeführt werden, dass die Eizelle hier eine Grösse erreichen und ein Material von Protoplasma in sich anhäufen soll, wie sie es durch Assimilation aus dem Blute zu thun nicht im Stande ist. Sie wird aber dazu befähigt, wenn ihr fertiges Protoplasma in gelöstem Zustande zugeführt wird, und dies geschieht durch Auflösung der Nährzellen.

Die Ursache dieser Auflösung wurde darin gefunden, dass alle Keimzellen (auch die spätere Eizelle) nicht auf dem Maximum ihres Eigenwachsthums stehen bleiben können, sondern entweder durch Aufsaugung fertigen Zellmaterials weiter wachsen (secundäres Wachstum), oder aber sich zurückbilden und auflösen.

Diese Rückbildung, welche auf den Verhältnissen des intracellulären Stoffwechsels beruhen muss, giebt sodann den Anstoss zur Bildung einer Epithelkapsel, indem das aufgelöste Protoplasma nicht nur der ferner liegenden Eikammer, sondern zuerst den unmittelbar von ihm umspülten Epithelzellen zu Gute kommt. Diese Zellen wachsen, vermehren sich und bilden eine geschlossene Kapsel um die zu Nährcytoden veränderten Keimzellen. Der Druck, welchen ihr schwellender Körper auf die Nährcytoden ausübt, bildet einen Reiz, der von den Cytoden durch amöboide Bewegungen, durch Aussenden kolbiger Fortsätze erwidert wird.

Dass diese in die Epithelzellen eindringen, beruht wohl darauf, dass kein anderer Raum vorhanden ist in den sie leichter eindringen könnten, dass sie sich aber vom Mutterkörper abschnüren, muss auf den Eigenschaften des Protoplasmas beruhen und kann vorläufig nicht näher analysirt werden.



Die sodann folgende Auflösung dieser secundären Nährcytoden aber beruht nicht auf einer besondern verdauenden Thätigkeit der Epithelzellen, sondern ist nur die Fortsetzung des bereits vorher eingeleiteten Auflösungsprocesses, der aber durch die Vertheilung des gesammten protoplasmatischen Inhalts der Nährkammer in zahlreiche kleine Ballen wesentlich beschleunigt wird.

In letzter Instanz beruht die Nothwendigkeit einer derartigen complicirten Nahrungszufuhr darauf, dass das Winterei von *Leptodora* nicht nur an Volumen das Sommerei übertrifft, sondern auch eine bedeutend grössere Menge von Protoplasma enthält. Die Nothwendigkeit einer so bedeutenden Menge von Protoplasma aber ist einerseits durch die Menge des von diesem auszuscheidenden Dotters bedingt, andererseits aber auch durch die relativ massive Schale, welche, wie im nächsten Abschnitt gezeigt werden soll, hier lediglich vom Ei selbst gebildet wird.

#### 6. Der Austritt des Eies und die Bildung der Eischale.

Ich habe schon in meiner früheren Abhandlung über *Leptodora* in Uebereinstimmung mit P. E. MÜLLER das Austreten der reifen Eier in den Brutraum beschrieben<sup>1)</sup>. Ich füge jetzt noch hinzu, dass der flüssige Strom des von zäher Protoplasmarinde zusammengehaltenen Dotters nicht nur zwischen Keimstock und Ovarialscheide sich durchquetscht, sondern dass er mitten durch den Keimstock hindurchgeht, so dass die beiden Säulen der Keimgruppen durch ihn auseinander gedrängt werden (Fig. 18). Daher kommt es auch, dass man nicht selten eine klaffende Spalte zwischen den beiden Keimsäulen findet (Fig. 24 *sp*), die sich einige Zeit nach dem Durchtritt der Eier entweder schliesst oder durch blasige Epithelzellen ausfüllt, ganz ähnlich denjenigen, welche die Wand der Nährkammern bilden. Die beiden Abbildungen, welche MÜLLER von diesem Vorgange giebt, sind nicht genau (Tab. VI, Fig. 17 u. 18). Niemals behalten die Wintereier so ihre Form bei, wenn sie durch den Keimstock und den Oviduct hindurch gleiten. MÜLLER giebt ihnen auch hier seine »gelatinöse Schale« als breite, weisse Umhüllungsschicht bei. Gerade aber bei dem Ueberströmen der Eier kann man sich am besten überzeugen, dass die vermeintliche Schale nichts Anderes ist, als das Protoplasma des Eies, denn in diesem Moment wird die Masse des Eies ungemein in die Länge gezogen und ausgedehnt, und dem entsprechend verdünnt sich auch die protoplasmatische Rinde so erheblich, dass sie nicht mehr als ein schalenähnlicher

1) a. a. O. p. 402.

breiter Rand erscheint, sondern als eine ganz dünne, homogene Schicht, in die sich die Dotterkugeln mehr oder minder hineindrängen (Fig. 18).

Auch der Oviduct ist bei MÜLLER nicht richtig gezeichnet, weder was seine Gestalt, noch was seine Mündung betrifft. Niemals ist derselbe während des Durchgleitens von Eiern ein so dünner Strang wie in Fig. 18 dicht vor dem austretenden Ei, sondern er erweitert sich ganz ungemein und mündet unmittelbar hinter dem zweiten Abdominalsegment, so dass der Rand der Schale des Thieres gerade noch über ihn weggreifen kann. Bei MÜLLER reicht die Schale in beiden Abbildungen nur bis zur Hälfte des zweiten Segments nach hinten, und in Fig. 17 ist es direct dargestellt, wie ein Sommerei ins Wasser entleert wird, statt in den Brutraum!

Doch will ich dem trefflichen Forscher damit keinen Vorwurf machen! Wer hätte jemals ein Thema vollständig erschöpft oder jeden Irrthum vermieden? Und derartige Irrthümer konnten ihm um so leichter mit unterlaufen, als er nicht nur seine Zeichnungen in allzu minutiösem Massstab ausführte, sondern auch offenbar mit viel zu schwacher Vergrößerung arbeitete.

In Bezug auf die Beziehung der Eier zum Brutraum habe ich übrigens selbst früher Ansichten ausgesprochen, die ich später als irrig erkannte. Ich fand nämlich bei allen untersuchten Individuen die Schale frei vom Körper abstehend, wie dies auch MÜLLER drei Mal so abbildet. Natürlich lag die Frage nahe, wie denn die Eier in dem Schalenraum vor dem Herausfallen bewahrt bleiben könnten, und ich glaubte sie durch »helle, feine Fäden« befestigt gesehen zu haben. Dies war ein Irrthum, die Fäden waren feine Falten, die Eier liegen frei im Brutraum, und dieser ist, wie bei allen andern Daphniden, so auch bei *Leptodora* hermetisch geschlossen.

Wenn man die Schale fast immer frei abstehend findet, so liegt das nur an den heftigen Bewegungen, welche die Thiere auf dem Objectträger ausführen, um sich zu befreien. Bringt man sie recht schonend nur in wenig Wasser, so dass sie durch Adhäsion am Glase an heftigen Bewegungen gehindert werden, so sieht man, dass die Schalenränder ganz genau der Oberfläche des Rückens angepasst sind und dass ausserdem noch der Rand der Schale in der Mittellinie sich in Gestalt einer Falte nach vorn umschlägt. Diese Falte oder Klappe (Fig. 23 *Kl*), welche ich auch früher schon gesehen hatte, ohne aber ihre Bedeutung zu verstehen, spielt genau dieselbe Rolle, wie die zipfelförmigen Fortsätze des Rückens, welche bei *Daphnia* den Brutraum hinten verschliessen. Mit ihrer Fläche liegt dieselbe genau der Haut des Rückens auf, klebt ihr sogar (lediglich durch Adhäsion) ziemlich fest an und

rutscht bei nicht allzu starken Bewegungen des Thieres vor und zurtück, als ob sie in Schienen liefe (Fig. 23 *Kl*). Es existirt also auch hier, wie bei den andern Daphniden, eine besondere Verschlussvorrichtung des Brutraums.

Noch in zwei andern Puncten kann ich meine früheren Angaben vervollständigen.

Ich gab an, dass »der Oviduct sich an der Spitze des Ovariums anheftet, ganz in der Nachbarschaft der Keimscheibe«, und ferner, dass an dieser Stelle die Eierstöcke »durch Chitinbänder und durch Verwachsung mit dem Fettkörper fixirt« sind, so dass sie »einem Druck, der von den benachbarten Muskeln auf sie ausgeübt wird, nicht erheblich ausweichen können, so veränderlich auch sonst die Lage ihres freien Endes ist«.

Dies ist vollkommen richtig, und die ganze Einrichtung hat für das Austreten der Eier die grösste Bedeutung. Ich kann jetzt noch hinzufügen, welcher Art die Verwachsung des Oviducts mit dem Fettkörper (dem pericuteralen Rohr) ist. Der Fettkörper, der sonst als ein einziges breites, scharfrandiges Blatt neben dem Magen herzieht, weicht an dieser Stelle in zwei Blätter auseinander und bildet dadurch einen Ring grosser, polyedrischer, blasser und gänzlich fettloser Zellen, der einerseits mit der Ovarialscheide verwachsen ist, andererseits aber direct sich unter plötzlicher, starker Verdünnung in den Oviduct fortsetzt (Fig. 21). Dieser Ring — ich bezeichne ihn als Ovarialmund (*Ovm*) — ist in der Regel geschlossen und erscheint dann in Gestalt zweier wulstiger Lippen, die eine feine Längsspalte begrenzen, oft aber habe ich ihn auch geöffnet gefunden und dann ist er mehr oder weniger eiförmig bis kreisförmig (Fig. 24).

Es sei hier gleich seine Beziehung zum Keimlager erwähnt. Dieses erscheint hier — wie ich schon früher angab — in Gestalt einer ziemlich dünnen und ganz scharf begrenzten Scheibe (Keimscheibe) und liegt »in der umgeschlagenen Spitze des Ovariums« und, wie ich jetzt hinzufügen möchte: mehr oder weniger entfernt vom Keimstock, d. h. dem Theil des Ovariums, welcher bereits Keimzellen enthält. Es liegt in der medianen Wand des Ovarialmundes (Fig. 24 *Ks*). Diese Keimscheibe verändert nicht nur ihre Gestalt, wie ich früher beobachtet hatte, wird »bald oval, bald kreisrund, bald aber unregelmässig gestaltet mit buchtigen Rändern«, sondern auch die Kerne in ihrem Innern können den Platz verändern.

Ich habe einmal gesehen, und zwar am lebenden Thier, wie diese Kerne sich in lebhafter Bewegung gleichsam tanzend in Kreisen umeinander bewegten. Die Lippen des Ovarialmundes waren halb geöffnet



und man sah im Innern der gegenüberliegenden Wand derselben diese wirbelnden Bewegungen einige Minuten anhalten, dann schwächer werden und völlig aufhören. Die Bewegungen schienen veranlasst zu sein durch krampfhaftes Zuckungen der kleinen Muskelbündel, welche sich an dieser Stelle dem Ovarium anheften, sie erfolgten nicht gleichmässig anhaltend, sondern rhythmisch; indirect waren sie wohl durch den Druck des Deckgläschens hervorgerufen. Jedenfalls aber sind sie ein eclatanter Beweis, dass das Protoplasma dieser Keimscheibe vollkommen flüssig ist und noch durchaus nicht zu Zellenleibern um die Kerne herum verdichtet; es ist die denkbar einfachste und ursprünglichste Form eines Keimlagers.

Ein weiterer kleiner Zusatz zu meinen früheren Angaben betrifft die Mündung des Oviducts nach aussen. Diese ist nämlich mit einem kleinen Kranz strahlig gestellter Muskelfäden umgeben und kann in Form einer niedrigen Papille sich über die Haut erheben (Fig. 23). Dies mag insofern von Bedeutung sein, als beim Manne der Ausführungsgang des Hodens durch ganz ähnlich angeordnete Muskeln in Form einer kegelförmigen, kurzen Papille über die Haut hervortreten kann. Ohne solche Vorragungen würde eine Begattung wohl unmöglich sein. Dass dieselbe aber in der Weise stattfindet, dass Samen in den Oviduct des Weibchens gelangt, soll später genauer dargelegt werden.

Ich kehre zu den weiteren Schicksalen der Wintereier zurück, welche aus dem Ovarium in den Eileiter gelangt sind. Sie treten sodann in den Brutraum über, der durch die den Körper fest anschliessende Schale gebildet wird. Hier zieht sich die Eimasse langsam zusammen und nimmt schliesslich, frei schwebend in der Flüssigkeit des Brutraums, die Gleichgewichtslage, d. h. die Kugelgestalt an. Alsdann aber erhärtet die oberflächlichste Schicht der dicken Protoplasmarinde und bildet eine  $3\mu$  dicke, aus zwei etwa gleich dicken Lagen bestehende derbe und feste Schale (Fig. 13 A u. B), die einzige Hülle, welche das Ei vor der Einwirkung winterlichen Klimas schützt. Nachdem dieselbe gebildet ist, werden die völlig farblosen, wasserklaren und im Wasser nahezu unsichtbaren Eier ins Wasser abgesetzt und sinken sofort unter, es sei denn, sie wären durch einen Zufall mit Luft in Berührung gekommen. In diesem Fall schwimmen sie auf der Oberfläche und können nur dadurch zum Sinken gebracht werden, dass man sie untertaucht und so mit Wasser die ihnen adhärende Luftschicht abspült. Auch die Sommerer der *Leptodora* bilden eine cuticulare Schale; dieselbe ist aber so dünn, dass sie ein genaues Messen nicht mehr zulässt, ihre Dicke mag etwa 0,0005 Mm. betragen.

Ich glaube, dass die Wintereier das Austrocknen vertragen. Ein Winterei, welches bis zum December in Wasser, dann aber während sechs Wochen in einem trocknen Glasschälchen im Zimmer aufbewahrt wurde, zeigte sich nach dem Anfeuchten mit Wasser in seiner Gestalt, wie auch in seinem Inhalt völlig unverändert; ein Embryo hat sich allerdings bis jetzt noch nicht aus ihm entwickelt.

Ob im Freien die Eier an den Strand gespült werden und dort im Schlamm überwintern, oder ob sie bis zu einer gewissen Tiefe unter-sinken und dort schwebend den Winter über ausdauern, weiss ich nicht. Die weite Verbreitung der Art macht es aber wahrscheinlich, dass auch der erste Fall vorkommt, da auf andere Weise eine Verschleppung von einem See in den andern nicht geschehen könnte.

Einige Zeit nach der Ablage der Eier geht noch eine Veränderung mit ihnen vor, die ich nicht ganz unerwähnt lassen kann. Während nämlich Eier acht Tage nach dem Ablegen noch eine breite Zone jenes hellen, homogenen Protoplasmas unter der durchsichtigen, farblosen Schale zeigten, fehlte diese Zone vollständig bei Eiern, welche schon vier Wochen im Wasser gelegen hatten. Hier waren die grossen, unregelmässigen Dotterballen bis dicht unter die Schale herangetreten oder waren doch nur durch eine Schicht kleinerer Dotterballen und Körnchen von ihr getrennt (Fig. 15). Das homogene Protoplasma hatte sich also gleichmässig mit den übrigen Dotterelementen gemischt, nachdem es seine einstweilige Aufgabe, die Schale zu bilden, erfüllt hatte. Ohne allen Zweifel wird im Frühjahr dasselbe sich wieder an der Oberfläche sammeln, wie ja bei allen Crustaceen mit Deutoplasma das Protoplasma im Beginn der embryonalen Entwicklung die Rindenschicht des Eies bildet. Dass dasselbe sich aber während des Winters zwischen die andern Elemente des Dotters zurückzieht, darf vielleicht auch als eine Schutzeinrichtung aufgefasst werden.

So wird also die Hülle des Wintereies bei *Leptodora* lediglich vom Ei selbst gebildet, ganz so, wie dies für die Sommereier der Daphniden schon lange bekannt ist. Morphologisch ist sie nichts anderes als eine Zellmembran, ihre Zusammensetzung aber aus zwei Schichten bietet insofern besonderes Interesse dar, als sie der erste Schritt zu den viel weiter gehenden Schalendifferenzirungen ist, wie ich sie später von einigen andern Daphniden beschreiben werde und wie sie kürzlich CLAUS für *Argulus* nachgewiesen hat<sup>1)</sup>. Die Eier von *Argulus* besitzen

1) Ueber die Entwicklung, Organisation und systematische Stellung der Arguliden. Diese Zeitschr. Bd. XXV. p. 217 (1875).

eine doppelte Schale, von denen auch die äussere nicht von aussen hinzukommt, sondern vom Ei selbst gebildet wird, trotzdem dieselbe auffallend dick und von sehr ungewöhnlichen physikalischen Eigenschaften ist.

### Erklärung der Abbildungen.

Wo es nicht ausdrücklich anders angegeben ist, sind die Zeichnungen nach dem lebenden Thier entworfen, und zwar mit dem Zeichenapparat.

Folgende Bezeichnungen haben auf allen Figuren dieselbe Bedeutung:

- Ks* = Keimscheibe,
  - Kst* = Keimstock,
  - Nk* = Nährkammer,
  - Eik* = Eikammer,
  - Os* = Ovarialscheide,
  - Ep* = Epithelzellen,
  - Nz* = Nährzelle,
  - Kz* = Keimzelle,
  - Sb* = secundärer Nährballen,
  - P* = Protoplasma
  - D* = Deutoplasma
- } des Eies,
- Od* = Oviduct,
  - Ovm* = Ovarialmund.

#### Tafel V.

Fig. 1. Linker Eierstock; von fünf Eikammern (*Eik*) sind nur zwei und ein Stück der dritten gezeichnet; die erste (*Nk*) ist im ersten Stadium der Umwandlung in eine Nährkammer begriffen; Grenzlinien ihrer Nährzellen kaum erkennbar, ebenso die blasigen Kerne; Ovarialscheide (*Os*) abgehoben, Epithel (*Ep*) im Beginn der Wucherung. HARTNACK 2/VII.

Fig. 1A. Dieselbe Nährkammer nach Einwirkung von Essigsäure. Ovarialscheide (*Os*) mit den Epithelzellen deutlich, von welchen eine (*Ep*) in eine entsprechende Vertiefung der Nährzelle passt. Die drei hellen Kerne (*k*) bei schwacher, der dunkle (*k''*) bei starker Essigsäurewirkung gezeichnet.

Fig. 1B. Kerne einer um Weniges jüngeren Nährkammer bei schwacher Essigsäurewirkung; *k'* zeigt noch den doppelten Contour der Kernmembran, der bei *k''* schon fehlt; *n*, Rest des Nucleolus.

Dieselbe Vergrösserung.

Fig. 2A. Eine etwas weiter vorgeschrittene Nährkammer. Grenzlinien der Nährzellen nur an einer Stelle noch erkennbar (*x*), Protoplasma gleichmässig granulirt; die Umwachsung durch helle, blasige Epithelzellen beinahe vollständig, doch liegt an mehreren Stellen — so bei *a* — das Protoplasma der Nährzellen noch unmittelbar unter der cuticularen Ovarialscheide. *kz* eine einzelne Keimzelle des Keimstocks, wie sie nur sehr selten vorkommt, sonst stets Keimzellgruppen (*kgr*).

Fig. 2B. Dieselbe Nährkammer nach Essigsäurezusatz und Anwendung geringen Druckes. Nährzellen (*Nz*) noch völlig gesondert, aber stark ineinander geschoben, keine Kernreste mehr sichtbar. Vergrösserung HARTNACK 2/VII.



Fig. 3. Dasselbe Stadium einer Nährkammer nach Einwirkung von Essigsäure.

A, ventrale,

B, dorsale Ansicht.

Die vier Nährzellen stark ineinandergeschoben, jede mit Nucleolusrest. Vergrößerung HARTNACK 3/IV.

n, ein Nucleolusrest bei HARTNACK 2/VII.

Fig. 4. Eine Nährkammer des gleichen Stadiums, deren Inhalt ausser den gewöhnlichen vier grossen Keimzellen, deren noch vier kleine enthält, die vom Keimstock her in die Nährkammerbildung herbeigezogen wurden.

Die Lage der Nährkammer in Fig. 3 u. 4, wie in den übrigen Figuren, d. h. Eikammern nach oben, Keimstock nach unten gerichtet.

Fig. 5A. Eine Nährkammer nach völliger Verschmelzung der Nährcytoden, im Beginn der Bildung von kolbigen Fortsätzen des Protoplasmas, welche hier von oben gesehen als vier Kugeln erscheinen. Die Epithelkapsel ist nur bei *x* noch nicht geschlossen, doch ist dieselbe auf der Oberfläche weggelassen und nur an den Seiten eingezeichnet (*Ep*).

Fig. 5B. Dieselbe Nährkammer zwei Stunden später. Kolbige Vorsprünge des Nährballens bedeutend verändert, bei *b* ein solcher in Profilsicht zwischen (oder in?) die Epithelzellen eingezwängt. Vergrößerung HARTNACK 2/VII.

Fig. 5C. Von derselben Nährkammer eine halbe Stunde später:

*a'*, ein Protoplasmafortsatz, die Wand einer Epithelzelle einstülpend. Vergrößerung HARTNACK 3/VII.

*a''*, dieselbe Epithelzelle  $1\frac{1}{2}$  Stunden später, der Protoplasmaaballen liegt im Innern der Zelle.

*b'*, der Fortsatz *b* von Fig. 5B 2 Stunden später, liegt als Kugel im Innern einer Epithelzelle,

*b''*, dieselbe Epithelzelle nach Einwirkung von Essigsäure.

Fig. 6. Eine Nährkammer auf der Höhe des zweiten Stadiums. Wandung der Epithelzellen, den Nährballen völlig einschliessend. Eine Menge von secundären Nährballen im Innern der Epithelzellen, theils dunkel granulirt und rein kugelförmig, theils verzogen zu unregelmässigen Formen, theils schon ganz blass und nahe der völligen Auflösung.

A, Flächenansicht,

B, optischer Querschnitt.

Nur wenige Epithelzellen sind leer (ohne Secundärballen), alle bereits stark in centripetaler Richtung angeschwollen, bei *x* wird die Wand durch Verschiebung der Zellen beim Wachstum doppelschichtig.

*a*, die grösste der Epithelzellen, etwas unterhalb der optischen Querschnittsebene gelegen. Vergrößerung von A u. B HARTNACK 2/VII.

Fig. 6C. Ein einzelner Secundärballen in amöboider Bewegung:

*a* um 10 Uhr 15 Min.

*a'* » 10 » 40 »

*a''* » 10 » 55 »

*a'''* » 11 » 6 »

*a''''* » 11 » 30 »

Während der Bewegungen hat sich eine helle, homogene Randzone gebildet, welche vorher fehlte. Vergrößerung HARTNACK 3/VII.

Fig. 7. Nährkammer am Ende des zweiten Stadiums. Die Epithelzellen, auf das Maximum angeschwollen, erfüllen den ganzen Raum der Nährkammer, der primäre Nährballen ist ganz verschwunden, in der grössten der Epithelzellen (Durchmesser  $99\ \mu$ ) liegt noch ein Secundärballen, der aber auch der Auflösung nahe ist. In Zelle *a* und *a'* die letzten Reste von Secundärballen zu erkennen, in allen andern völlig homogener Inhalt. Ausser der oberflächlichen Lage sind auch einige der tiefer liegenden Zellen angegeben. Vergr. HARTNACK 3/VII.

Fig. 8. Nährkammer am Anfang des dritten Stadiums (der Schrumpfung). Epithelzellen mit wasserklarem Inhalt, bedeutend geschrumpft, trotzdem in zweien noch verspätelte Secundärballen liegen. Von den zwei Eikam-

mern sieht man ein Stück der ersten (*Eik*) mit den beiden proximalen Nährzellen (*Nz*, *Nz'*) und einem Stück der Eizelle (*Eiz*); *D*, Deutoplasma (Dotter), *P*, Protoplasma derselben. Vergrößerung HARTNACK 2/VII.

Fig. 8A. Eine Nährzelle in sehr geschrumpftem Zustand, nahe der völligen Auflösung.

Fig. 9. Nährkammer (*Nk*) am Ende des zweiten Stadiums. Alle Epithelzellen noch prall mit homogener Flüssigkeit gefüllt, nur in einer noch sieben Secundärballen. Optischer Querschnitt, zum Theil mussten aber auch tiefer liegende Linien eingezeichnet werden. *Nz'* die erste Nährzelle der anstossenden Eikammer. Thier sterbend.

- a'*, der Ballen *a* eine halbe Stunde später; zwei grössere Körner und ein heller centraler Fleck (Vacuole?) haben sich gebildet,  
*a''*, derselbe Ballen eine Stunde später,  
*a'''*, derselbe nach  $\frac{5}{4}$  Stunden (Herz des Thieres noch schlagend),  
*b*, einer der andern Ballen, von dem sich eine Membran abgehoben hat.

#### Tafel VI.

Fig. 40. Eine Nährkammer am Ende des zweiten Stadiums. In der angrenzenden Eikammer ein beinahe völlig reifes Ei, dessen Protoplasmarinde (*P*) sich scharf vom Dotter (*D*) absetzt. Die beiden proximalen Nährzellen der Eikammer (*Nz*) sind aus dieser in die Nährkammer übergetreten als granulirte Kugeln ohne erkennbare Kerne. Sie sind eingebettet in dem Rest des Nährballens (*Nb*), der sich noch im Centrum der Nährkammer befindet und in welchen die Epithelzellen (*Ep*) rundlich vorspringen. Auch die oberflächliche Lage der stark geschwellten Epithelzellen ist grossentheils eingezeichnet, bei dreien auch ihre Kerne (*k*) angegeben, die indessen erst nach Zusatz von Essigsäure hervortreten. Vergrößerung HARTNACK 3/VII.

Fig. 41. Linkes Ovarium eines am 5. October eingefangenen Thieres, welches an diesem Tage noch eine Eikammer mit Keimgruppe, sodann eine Nährkammer am Ende des ersten Stadiums enthalten hatte. Vergrößerung HARTNACK 3/VII.

*A*, das Ovarium am 8. October. Die Nährkammer (*Nk*) ist bis auf einen Ring blasiger Epithelzellen zusammengeschrunpft, die Eikammer aber befindet sich nun auch im Beginn der Umwandlung zu einer Nährkammer (*Nk''*), die vier Keimzellen erscheinen granulirt, ihre Kerne (*n*, *n'*) geschrumpft, ihr Contour wellig, den Anfang der Contractionen anzeigend, welche die Verschiebung und Zusammenballung der Keimzellen herbeiführen. In eine der Epithelzellen ist bereits ein Secundärballen (*Sb*) eingetreten; *ep*, vereinzelt Epithelzellen. Thier matt.

*B*, dasselbe Ovarium (aber von der andern Seite gesehen!) am 9. October. Die Keimzellen der Nährkammer II stark gegeneinander verschoben, ihre Kerne klein, oberflächlich gelegen. Der Rest der Nährkammer I tritt in dieser Ansicht stärker hervor; *f*, Fortsatz, den das Protoplasma der einen Zelle der zweiten Nährkammer in die angrenzende Epithelzelle der ersten entsendet.

Fig. 42. Ovarium eines frisch eingefangenen Thieres, nur aus Keimstock und einer Nährkammer bestehend. Letztere am Ende des zweiten Stadiums, centraler Nährballen bereits völlig geschwunden, in einigen der Epithelzellen noch Secundärballen auf verschiedenen Entwicklungsstufen. Vergrößerung HARTNACK 3/VII.

Fig. 43. Ein bereits mit Schale versehenes Wintereiaus dem Brutraum. *S*, Schale, *P*, Protoplasmarinde, *D*, Dotter.

*A*, ein Stück des unverletzten Eies, optischer Querschnitt.

*B*, dasselbe Ei nach Behandlung mit Osmiumsäure zerrissen. Schale deutlich zweischichtig. *N*, Nischen in der Rinde für die Dotterkugeln. Vergrößerung HARTNACK 3/VII.

Fig. 44. Ein fertiges, mit Schale versehenes Wintereia nach Behandlung mit Osmiumsäure von 0,2 Proc. *P*, protoplasmatische Rinde, bei *a* in Flächenansicht, bei *b* in Profil; die Körner darin gelblich, die Grundsubstanz farblos. *N*, Nischen,

aus denen die Fettkugeln *F* herausgefallen; diese grünlich-schwarz; *N'*, ebensolche kleinere Nischen von der Fläche gesehen. Vergrößerung HARTNACK 3/VIII.

Fig. 15. Ein Winterei, welches vier Wochen im Wasser gelegen hat. Die grossen Dotterballen (*D*) reichen bis nahe unter die Schale, die Protoplasmaschicht ist verschwunden und durch kleine Dotterballen und -körnchen ersetzt. Optischer Querschnitt. Vergrößerung HARTNACK 3/VII.

Fig. 16. Ovarium eines Weibchens, welches zwei Tage früher noch fünf ganz gleiche Eikammern gehabt hatte. Jetzt sind noch vier vorhanden, indem die erste sich zur Nährkammer (*Nk*, optischer Querschnitt) umgewandelt hat. Dieselbe befindet sich am Ende des ersten Stadiums, die vier Eikammern ebenfalls noch im ersten Stadium.

Bei HARTNACK 3/IV aus freier Hand gezeichnet.

Fig. 17A. Rechtes Ovarium eines frisch gefangenen Weibchens am 30. October. Drei Eikammern (*Eik'*, *Eik''*, *Eik'''*), in jeder eine schon bedeutend gewachsene Eizelle (*Ei'*, *Ei''*, *Ei'''*), in welcher die Dotterbildung in vollem Gange. Das Keimbläschen (*K*) liegt auf der Oberfläche des Dotters. Zwei Nährkammern (*Nk'*, *Nk''*), beide ausnahmsweise auf gleichem Stadium und durch eine Eikammer getrennt. Die drei Nährzellen jeder Eikammer schon sehr reducirt.

Bei HARTNACK 3/IV aus freier Hand gezeichnet.

Fig. 17B. Dasselbe Ovarium fünf Tage später (4. November). Die Nährkammern zu einem Ring blasiger Zellen geschrumpft, die Eier legereif, zwei (*Ei'''* u. *Ei''*) zeigen bereits die Gestaltveränderungen, die sie beim Austreten annehmen und die hier durch den Druck des Deckglases hervorgerufen sind.

Die Figuren 16, 17A u. B sind halbschematisch, d. h. zwar direct nach der Natur skizzirt, aber nicht in allen Einzelheiten durchaus dem Original entsprechend.

Fig. 18. Reife Wintereier im Moment des Austretens in den Brutraum. Das erste (*Ei'*) zwingt sich mit seinem mittleren Theil zwischen den Keimsäulen des Keimstocks durch (*Kst*), während sein vorderster Theil bereits weit in den Oviduct (*Od*) vorragt. *O*, Oeffnung des Oviducts, *F*, Fettkörperstrang, der in Verbindung mit Muskeln (*M*) den Eierstock fixirt und der während des Austritts der Eier bedeutend angespannt erscheint. Bei *x* sieht man deutlich, wie er continuirlich in die Wand des Oviducts übergeht. *Ks*, Keimscheibe in der Tiefe gelegen. Das zweite Ei ebenfalls bereits bedeutend vorgeschoben und unter dem Druck der Muskeln sanduhrförmig geworden; scharfe Trennung von Protoplasma (*P*) und Deutoplasma (*D*). *H*, Haut des Genitalsegments. Vergrößerung HARTNACK 2/VII.

#### Tafel VII.

Fig. 19. Das ganze Ovarium eines Weibchens, welches kurz zuvor reife Eier in den Brutraum entleert hatte. Durch irgend einen zufälligen Stoss oder Druck ist ein Ei während des Austretens zerrissen und die zurückgebliebenen Reste liegen theils im Oviduct, theils in einem weiten Hohlraum (*H*) zwischen den Keimsäulen des Keimstocks. Es sind Protoplaststücke sehr verschiedener Grösse (bis 0,128 Mm.), alle kuglig und fein granulirt (*P*, *P'*, *P''*), und zerfallener Dotter, eine dunkelkörnige bräunlich-gelbe Masse (*D*), zum Theil auch mit Protoplastklumpen gemengt (*DP*). Die Keimzellen der beiden Keimsäulen sehr ungleich gross. Nur die in der Tiefe liegende Lippe des Ovarialmundes (*Ovm*) ist in ihrer ganzen Breite gezeichnet, die obere (*Ovm'*) nur als feine Linie angegeben. Mehrere Protoplastballen, welche in der Tiefe der Ovarialhöhle lagen, sind weggelassen. Vergrößerung HARTNACK 3/VII.

Fig. 20. Theil eines Ovarium mit zwei Nährkammern, von denen die erste (*Nk'*) in Stadium 3, die zweite (*Nk''*) in Stadium 4. Trotzdem die Zellgrenzen in Nährkammer 2 noch völlig deutlich, hat doch schon die Auswanderung des Protoplasma begonnen, und zwar in die Epithelzellen der anstossenden ersten Nährkammer, in welchen zwei frisch eingetretene Secundärballen und zwei in Auflösung begriffene. Vergrößerung HARTNACK 3/VII.

Fig. 21. Keimstock eines Ovariums mit dem Ansatz des Oviducts, um die Verbindung des Letzteren mit dem Fettkörper (*F*) zu zeigen. Die Zellen des Fett-



körpers bilden die Lippen des Ovarialmundes (*Ovm* u. *Ovm'*), die cuticulare Hülle des Fettkörpers setzt sich direct in die Wand des Oviducts fort. *Ch*, chitinisirte feine Fäden zur Fixation des Eileiters an der Haut.

Fig. 22. Das rechte Ovarium eines während des Eiaustritts verletzten (gequetschten?) Thieres, Ei theils in der Höhle des Keimstocks, theils im Oviduct zurückgeblieben. Letzterer prall gefüllt mit grossen, blassen, völlig homogenen Dotterkugeln, stellenweise auch feinkörnige, gelbliche Zerfallmasse (bei *a*); dieselbe auch im Grunde des Ovarialeingangs (*a'*), daneben feinkörnige Protoplasma-kugeln (*P*), die Keimsäulen des Keimstocks noch durch eine enge Spalte getrennt, durch welche das Ei austrat, und im Grunde des Keimstocks feinkörnige, gelbliche Zerfallmasse (*a''*). Vergrösserung HARTNACK 3/IV.

Fig. 23. Die weibliche Geschlechtspapille (*P*), durch Vorstülpung des Oviducts (*Od*) gebildet, in Profilsicht. Vergrösserung HARTNACK 3/IV.

Fig. 24. Keimstock und Ovarialmund (*Ovm*), letzterer aus grossen Zellen des Fettkörpers gebildet; in denselben eingebettet: die Keimscheibe (*Ks*), aus freiem Protoplasma mit zahlreichen, frei in demselben schwimmenden Kernen bestehend. Dieselbe ist hier in der Ovariallippe auf der Kante stehend zu sehen, biegt sich aber von da ab in die Tiefe so, dass mehr von der Fläche sich darstellt. *K*, Kern einer Fettkörperzelle der Ovariallippe; *sp*, Spalte zwischen den Keimsäulen des Keimstocks.

Fig. 25. Rechte Niere (Schalendrüse) einer Leptodorenlarve (Wintergeneration). Die Schale (*S*) beginnt als Hautfalte hervorzuwachsen und innerhalb der Duplicatur zieht sich die Hypodermis (*Hy*) zu feinen Fäden aus, den später chitinisirenden »Stützfasern« der Schale. Eben solche Fäden spannen sich auch zwischen der Hypodermis und den Drüsenschläuchen der Niere. *lo*, laterales Ohr der Drüse, viele dunkle, feine Körnchen in der Umgebung der Zellkerne aufweisend, *Vg*, Verbindungsgang nach dem »medianen Ohr«. Beide Theile der Drüse besitzen annähernd schon die spätere Gestalt, dagegen ist *grD*, der »gerade Drüsenschlauch« weit voluminöser und viel kürzer als im ausgebildeten Thier, und der Ausführungsgang setzt sich scharf von ihm ab, was später nicht der Fall ist. Schale und die beiden Drüsenohren sind im optischen Querschnitt, der gerade Theil der Drüse in der Flächenansicht gezeichnet, so dass man die grossen sechseckigen Zellen erkennt, welche ihn zusammensetzen. Vergrösserung HARTNACK 3/VII.

Fig 9.

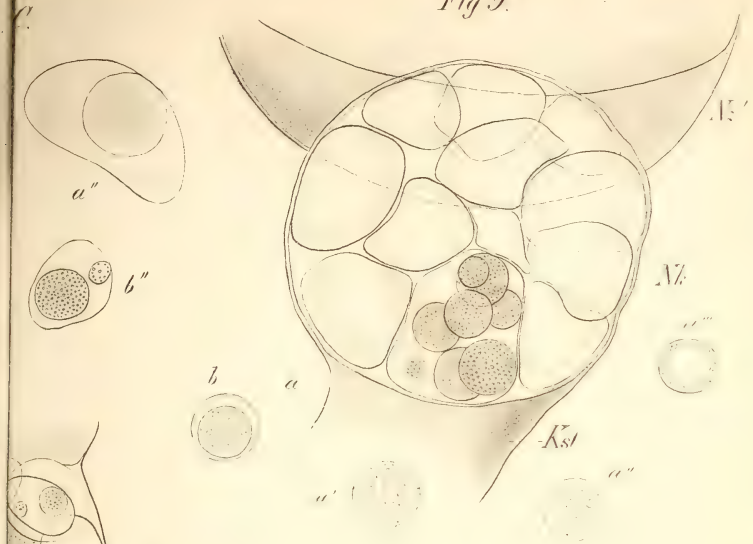
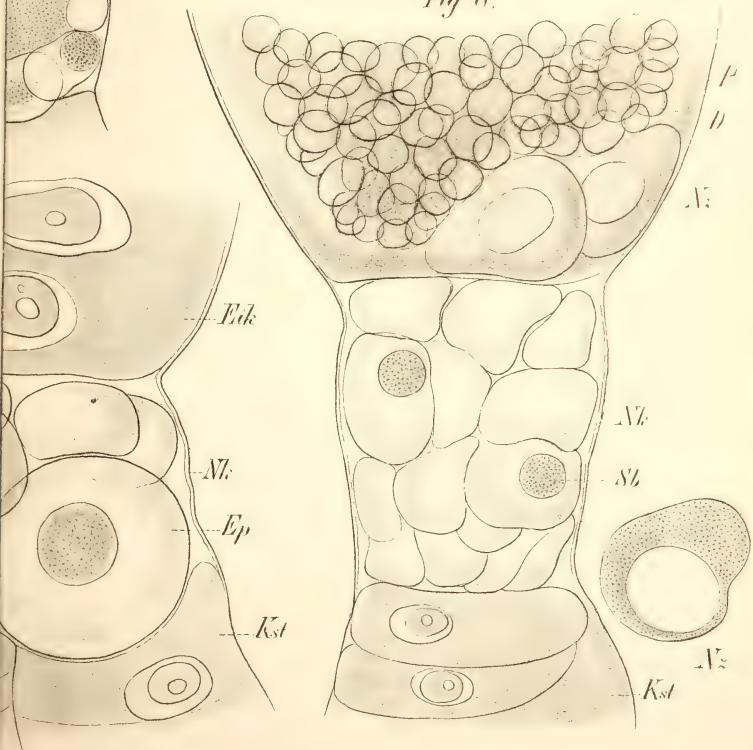


Fig 8.











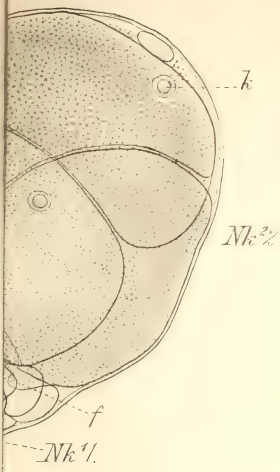


Fig. 12.

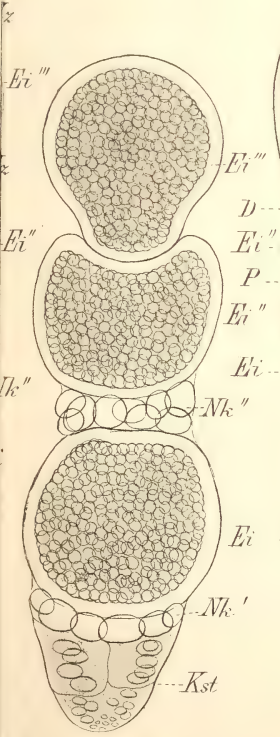
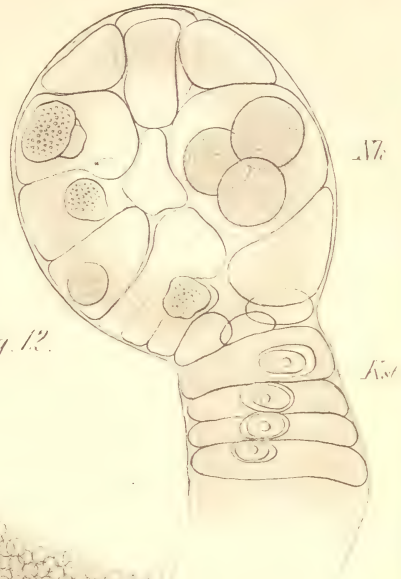


Fig. 14.

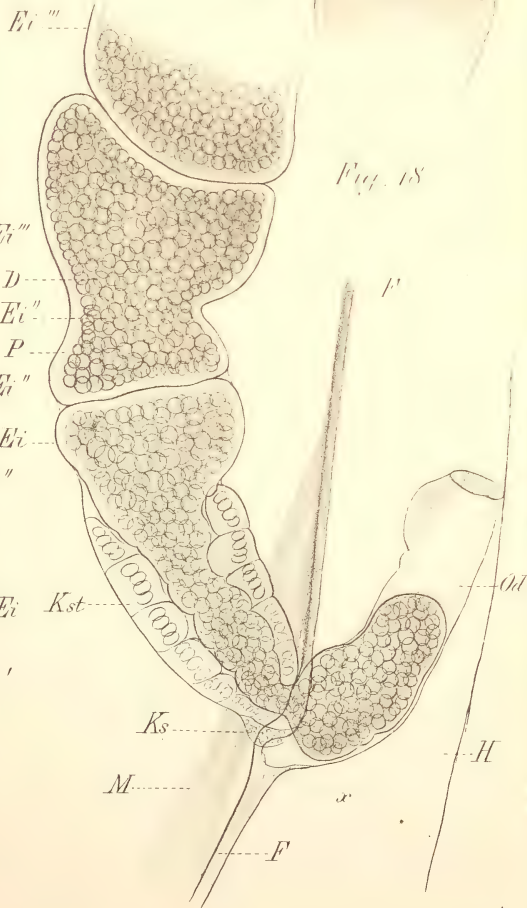


Fig. 15.



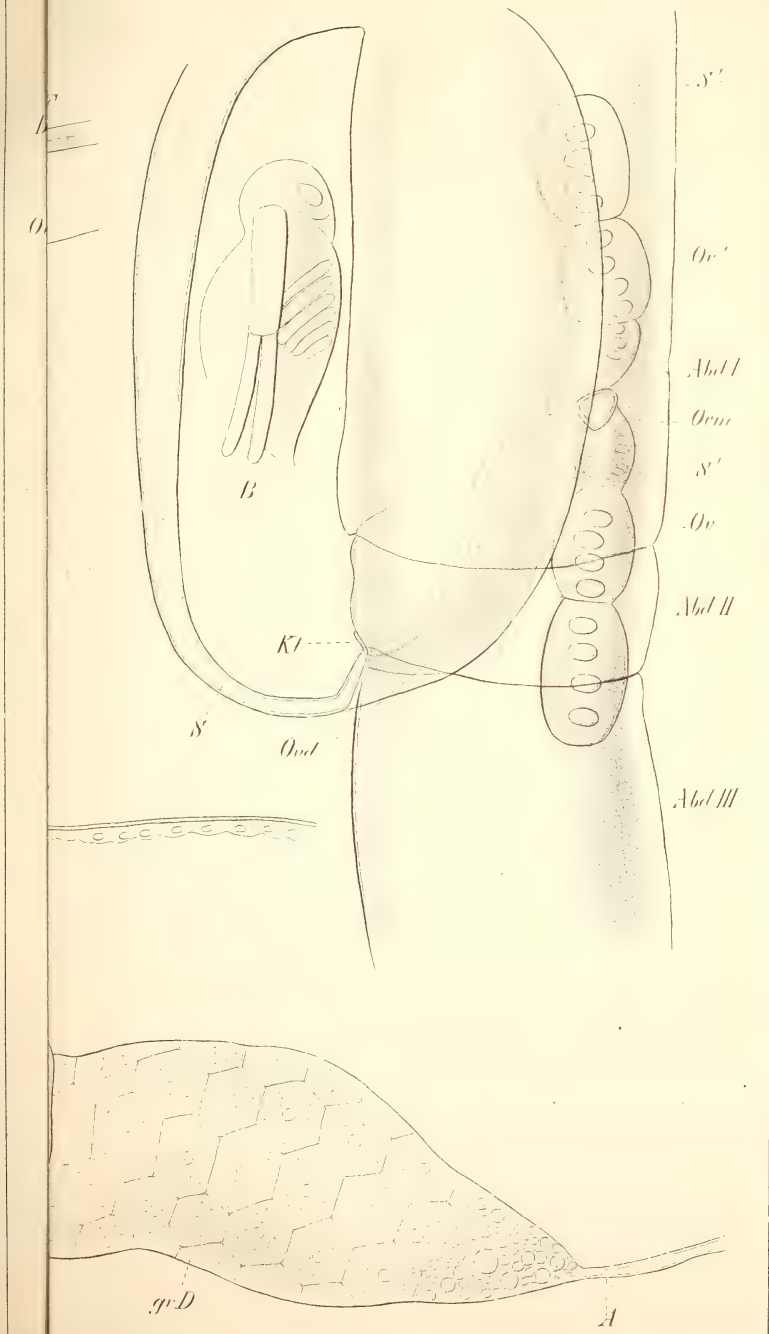








Fig. 26.











# Ideen über die Verwandtschaftsverhältnisse der Hexactinelliden.

Von

Dr. **William Marshall** in Weimar.

Vor Kurzem habe ich in dieser Zeitschrift die Resultate, zu denen ich bei Untersuchung und Vergleichung einer grösseren Anzahl von Hexactinelliden gekommen bin, mitgetheilt; ich habe es an jener Stelle vermieden, meinen Gedanken über die Verwandtschaft der Hexactinelliden unter sich und mit andern Schwämmen bestimmten Ausdruck zu geben, weil ich das empirisch bis jetzt gewonnene Material für noch unzureichend zur Beantwortung solcher Fragen erachtete. Wenn ich zwar auch jetzt noch derselben Meinung bin, so sehe ich mich doch besonders durch CARTER's neueste Publication über die Systematik der Spongien veranlasst, aus dieser abwartenden Haltung herauszutreten und nun auch meine Ansicht über die systematische Stellung der Glasschwämme den Fachgenossen zur Prüfung vorzulegen. Dass ich dieser Ansicht eine nur provisorische Geltung beilege, bedarf kaum der Erwähnung. So lange wir noch der Kenntniss über die Vorgänge bei der phylogenetischen wie ontogenetischen »Werdung« der Hexactinelliden entbehren, so lange uns die Entwicklungsgeschichte, die Mutter der modernen Systematik, hier nicht leuchtet, werden wir noch in der Dämmerung umhertappen. Aber soviel steht wohl jetzt schon fest, dahin, wohin CARTER will, geht der Weg nicht!

Da ich an erwähnter Stelle meine Meinung über die systematischen mehr oder weniger verunglückten Versuche GRAY's, BOWERBANK's, S. KENT's und die früheren CARTER's des Weiteren entwickelt habe, so will ich mich darauf beschränken, das, was mir in dieser Hinsicht seit Abschluss meiner Abhandlung, also seit Januar 1875, bekannt geworden ist, kritisch zu referiren.

CLAUS hat in der dritten Auflage seines Handbuchs sein System der Schwämme gegen das in der zweiten Auflage angenommene wesentlich und, wie mir scheint, nicht mit Unrecht modificirt. Während er früher sieben Gruppen annahm, wobei die Hexactinelliden den vollen Werth

einer Gruppe erhielten, führt er dieselben jetzt als zwölfte Familie der ersten Gruppe der Fibrospongien auf, in welche Gruppe er mit (HARTING und) HAECKEL sämtliche Spongien, mit einziger Ausnahme der Kalkschwämme, aufnimmt. Die Hexactinelliden stellt er ans Ende der Gruppe der Fibrospongien (=Autospongien, HARTING) und, indem er sie auf die Familien der Lithistiden, Geodiiden und Ancoriniden folgen lässt, zeigt er, ohne weitere Worte, seine Ansicht von der Verwandtschaft genannter Familien untereinander und zugleich wohl auch, dass er die Hexactinelliden für die höchst entwickelten Fibrospongien hält.

CARTER<sup>1)</sup> hat aus der Systematik der Spongien ein verwickeltes Bauwerk geschaffen und nimmt die massgebenden Charactere bald da, bald dort her. Zunächst stellt er acht Ordnungen (ordres) auf, die er vorläufig (da sein System der Kalkschwämme noch zu erwarten ist) in 22 Familien, und diese weiter in 66 Gruppen zerlegt.

Die Hexactinelliden, die uns hier zunächst interessiren, sind seine siebente Ordnung (als achte folgen die Kalkschwämme) der als sechste die Holorhaphidota, das sind die Renierida, Suberitida, Pachytragida, Pachastrellida und Potamospongida, vorangehen. Die Pachytragida und Pachastrellida umfassen die Lithistiden und den grössten Theil der früheren Corticaten O. SCHMIDT's. Hieraus lässt sich ungefähr entnehmen, dass CARTER wie SCHMIDT und CLAUS diese Schwämme für mit einander und mit den Hexactinelliden mehr oder weniger verwandt ansieht und die letzten als die am höchsten stehenden betrachtet. Was ihn freilich veranlasst haben mag zwischen Lithistiden und Hexactinelliden die Spongillen (Potamospongia) einzuschieben, ist mir vollständig unerfindlich geblieben; er müsste sich etwa durch die Anwesenheit der verhängnissvollen Amphidiskien bei Spongilla haben bestimmen lassen!

Die Ordnung der Hexactinelliden zerfällt nun bei CARTER, wie in seinem früheren systematischen Entwurfe in drei Familien:

1. Vitreohexactinellida,
2. Sarcohexactinellida,
3. Sarco-vitreohexactinellida.

Die erste Familie umfasst drei Gruppen: Patulina (*Dactylocalyx*), Tubulina (*Euplectella aspergillum*) und Scopulifera (*Aphrocallistes Bocagei*), die zweite zwei: Rosettifera (*Crateromorpha* und *Rosella*) und Birotulifera (*Hyalonema*, *Holtenia Carpenteri*, *Meyerina*, *Labaria*), die dritte Familie endlich besteht aus einer namenlos gebliebenen Gruppe mit einer Art »*Euplectella cucumer*«!

In der einen Familie des CARTER'schen Systems ist also besonders

1) Ann. and Mag. nat. hist. 1875. Vol. 16, p. 4, 126, 177, besonders p. 499.



die äussere Gestalt, in der andern die Beschaffenheit gewisser »fleshspicula« massgebend! Dass die äussere Gestalt relativ von der geringsten Bedeutung für die Systematik der Spongien ist, dürfte doch wohl aus den Arbeiten SCHMIDT'S, HAECKEL'S und MICLUCHO'S zur Genüge hervorgehen.

Gegen die Anordnung und Begründung der Familien des CARTER'Schen Hexactinellidensystems habe ich mich anderweitig schon ausgesprochen, und kann ich hier nur wiederholen, dass die Verbindung der einzelnen Kieselkörper durch vom Syncytium abgeschiedene Kieselsubstanz ein systematisch durchaus nebensächlicher Character ist. Ich will zur Begründung dieser Ansicht nicht die von mir beschriebene Euplectella Owenii und das junge Exemplar von Eupl. aspergillum anführen, da CARTER die bei letzterem vorliegenden Verhältnisse unmöglich kennen konnte, aber ich will ihm bekannte Formen anführen und fragen, was wird bei einer Eintheilung nach solchen Characteren aus Habrodictyon, was aus Sympagella?

Habrodictyon ist, wie mir jeder zugehen wird und was selbst GRAY hervorgehoben hat<sup>1)</sup>, in makro- wie mikroskopischer Hinsicht mit Euplectella ausserordentlich nahe verwandt, aber den Anforderungen, welche die CARTER'Sche Familie »Vitreohexactinellida« an eine Spongie stellt, wenn dieselbe in ihren Schooss aufgenommen werden will, kann sie nicht entsprechen. Umgekehrt würde Sympagella nach CARTER'S Maximen sich nur mit Euplectella cucumer vereinigen lassen, obwohl es sonst wohl Niemanden einfallen dürfte, einer so nahen Verwandtschaft beider Schwämme mit einander das Wort zu reden.

Und nun dieses unglückliche Zwitterding, diese Euplectella cucumer selbst! Ich kenne sie nur aus der Abbildung, die OWEN von ihr gegeben hat, und nach einem Präparate, das ich der Güte SEMPER'S verdanke, aber aus beiden, glaube ich, ganz abgesehen von den Thatsachen, die mir durch Untersuchung von Eupl. Owenii und aspergillum bekannt geworden sind, entnehmen zu können, dass die Unterschiede zwischen cucumer und aspergillum lediglich quantitativer Natur sind, d. h. sich auf die in geringerer Menge auftretende, die Nadeln zusammenkittende Kieselsubstanz zurückführen lassen; vielleicht beruht dieser Mangel auf einem höheren Grad von Maceration, dem cucumer ausgesetzt war, vielleicht auch auf dem Alter oder auf localen Einflüssen des Fundorts. Verschiedene Species mag man meinerwegen aus beiden Schwämmen machen, das beruht auf individueller Anschauung, und bekanntlich »de gustibus non est disputandum«, aber beide in verschiedene Gruppen

1) Proc. z. S. 1867. p. 527 ff. Freilich nimmt er diese richtige Ansicht später zurück. Ann. and Mag. of nat. hist. Vol. IX; 1872, p. 457.

(oder Familien) bringen zu wollen, damit kann ich mich niemals einverstanden erklären!

Während es leicht ist, in dem Gewebe des CARTER'schen Hexactinellidensystems die Lücken und die Fehler im Einschlage nachzuweisen, ist es auf der andern Seite sehr schwer etwas Besseres dafür an die Stelle zu setzen, und bin ich selber der Erste, der bezweifelt, dass mir dies gelungen sei.

Man muss bei dem gegenwärtigen Standpuncte unserer Wissenschaft immer ziemlich weit ausholen, wenn man seine systematischen Ideen entwickeln und begründen will, da jene schöne Zeit vorbei ist, in der man noch an die Existenz von »in sich abgeschlossenen Gruppen« glaubte. Ich bitte um Entschuldigung, wenn ich diesem allgemeinen Zug der Zeit folge, ja mich selbst, — ich gestehe es offen, ich thue es nur mit einem gewissen inneren Widerstreben, — den empirischen Boden verlassend, zur Entwerfung eines Stammbaums versteige.

Den phylogenetischen Entwicklungsgang der Hexactinelliden und zunächst ihres Kieselskelets denke ich mir in folgender Weise: Bei einem, nach HAECKEL's Terminologie chalynthusförmigen, Schwamme entwickelten sich im Syncytium des Ectoderms parallel zu einander verlaufende, aus einer mehr festeren Modification der Sarcodine bestehende Längszüge und eben solche Ringzüge, die sich in rechtem Winkel kreuzten. Die so zu Stande gekommenen Fachwerke mit quadratischen Maschen wurden durch, von der facialem zur gastral Seite der Wandung verlaufende, Stränge verbunden, die sich mit jenen beiden ersteren, wie diese, unter sich und an denselben Puncten rechtwinklig kreuzten. Dass jene Stränge oder Züge als Längs- und Ringzüge verliefen, liegt in der Art und Natur des Wachstums des schlauchförmigen Chalynthuskörpers, und diese Anordnung erhärteter Sarcodinstränge findet sich, wenn auch verwischt, in dem Arrangement der Fasern gewisser Hornschwämme, die möglicher Weise von einer ähnlichen Chalynthusform abstammen, wieder.

Die Ursache, dass jene verschiedenen Züge zunächst parallel verliefen, wird in der regelmässigen Anordnung der die Wandungen des Chalynthuskörpers durchsetzenden Hautporen zu suchen sein; dadurch ferner, dass jene Stränge sich schnitten, und zwar unter rechten Winkeln schnitten, resp. verbanden, wird der Körper eine grössere Widerstandsfähigkeit gegen Druck etc. erhalten haben, als wenn dieselben in verschiedenen Ebenen verlaufen wären. Ebenso musste die Festigkeit des Schwammes erhöht werden, wenn die radiären Stränge nicht beliebig von einer Stelle der Längs- und Ringstränge an eine andere treten,

sondern wenn sie die Kreuzungspuncte der Längs- und Ringzüge auf dem kürzesten Wege mit einander verbanden. Möglich auch, und bei der bekannten »radiären« Wachsthumstendenz der Coelenteraten durchaus nicht unwahrscheinlich, dass die radiären Stränge zuerst auftraten, und dass die Ringzüge die zuletzt erworbenen sind.

Dieses Sarcodinegitterwerk konnte sich nun auf verschiedene Art weiter befestigen; entweder die Stränge wurden aus der Sarcodine heraus mit hornartiger Substanz (Stammform der Hornschwämme *Luffaria* Duch. de F. & Mich., mehr noch *Aplysina* Schm.) überzogen, in welchem Falle, bei der grösseren Nachgiebigkeit des Materials, die ursprüngliche Regelmässigkeit bald und ohne grossen Schaden für die Existenz der betreffenden Schwammindividuen beeinträchtigt werden konnte, oder aber es schied sich Kieselsubstanz, diese weit verbreitete skeletogene Material niederer Wasserthiere, auf den Strängen aus dem umgebenden Syncytium (und vorher von den Strängen selbst aus) ab, und zwar zunächst, wie ich früher schon hervorgehoben habe, an den Kreuzungsstellen der verschiedenen Stränge, in deren Winkeln, bei der Beweglichkeit der Hautporen, die Sarcodine die meiste Ruhe hatte. Bei der Starrheit und Sprödigkeit der Kieselsubstanz war ein unregelmässiges Wachsthum des Skelets mehr als bei den weicheren und nachgiebigeren Hornfäden ausgeschlossen.

In der Festigkeit des das Skelet bildenden Materials lag auch die Ursache, dass in die Sarcodine keine zu Gittern vereinigte Stränge mehr auftraten; diese wurden bei ihrer den Kieselgebilden gegenüber weichen Beschaffenheit unnütz und nach einem grossen Gesetz der Sparsamkeit, das in der Natur herrscht, traten sie mit ihrer functionellen Bedeutung zurück.

Nach den Gesetzen der Vererbung aber blieben die Gitterwerke wenigstens als Rudimente, als sechsstrahlige Nadeln nämlich zurück, die in der ersten Anlage wohl überall lediglich aus Sarcodine bestehen werden. Die Vererbung ist jauch Ursache, dass die entsprechenden Schenkel benachbarter Nadeln parallel zu einander verlaufen und dass durch das Aneinanderlegen der Nadelspitzen kubische Maschen, wie im Urgittergewebe, zu Stande kommen. Durch die Anforderungen nun, welche die verschiedenen Lebensbedürfnisse, — die Nahrungsaufnahme und die Bewegung der dazu erforderlichen Organe, die passive Vertheidigung, die Befestigung des Individuums oder Cormus selbst und seiner Skelettheile untereinander — an die Hexactinelliden stellten, wurden jene ursprünglich rein sechsstrahligen Kieselgebilde den mannigfaltigsten Umbildungen unterworfen.

Jene Fähigkeit der Sarcodine, Kieselsubstanz abzuscheiden, scheint



nie völlig zu erlöschen, und wo sich nur die Nothwendigkeit dazu einstellt, tritt sie sofort in Wirkung, sei es, dass sie, die isolirten Nadeln verstärkend, auf diese ihre Lagen absetzt, oder dass sie, gleichsam das ursprüngliche Verhalten wiederholend, die isolirten Nadeln alle oder theilweise zu festen Gittern verbindet, eine Rolle, die bei andern mit den Hexactinelliden sehr weit entfernt verwandten Kieselschwämmen statt durch Kiesel-, durch gleichfalls in Schichten angeordnete Hornsubstanz (in einigen wenigen Fällen indessen, wie bei *Callites Lacazii* Schm. und *Ancorina tripodarium* Schm., gleichfalls durch Kieselsubstanz) wiederholt wird.

Die höchst merkwürdige *Darwinella*<sup>1)</sup> ist wie zur Begründung dieser noch sehr hypothetischen Ansichten geschaffen, sie ist gewissermassen als Hornschwamm dasselbe, was *Sclerothamnus* als Kieselschwamm ist. Für besonders nah verwandt mit den Hexactinelliden oder besser mit dem gemeinsamen oben erwähnten chalythusförmigen Stammvater der echten Hornschwämme und Hexactinelliden, halte ich *Darwinella* nicht, — es giebt im Gegentheile Hornschwämme mit continuirlichen Skeletgeflechten, bei welchen eine wohl differenzirte, gleichfalls zusammenhängende Achsensubstanz (Achsenfaden oder Achsen canal) in den Hornfasern auftritt, — die den Glasschwämmen näher stehen. Das Interessante und Bedeutungsvolle bei *Darwinella* liegt aber in dem Auftreten regelmässig gestalteter, isolirter Horngebilde mit Achsen, resp. Strahlen, die in rechten Winkeln aufeinander stehen und die einen besondern, geschichteten Hornmantel und eine davon getrennte Achsensubstanz besitzen. So wenig wie SCHMIDT glaube ich, dass (zu welcher Ansicht FRITZ MÜLLER neigt) die Kieselnadeln Prototype von Hornsubstanz bedurften, wohl aber wird in beiden Fällen, bei den Nadeln und Geflechten der Kieselschwämme, wie bei den Geflechten der echten Hornschwämme (*Luffaria* z. B.) und den Nadeln von *Darwinella* ein Sarcodinegitter oder eine Sarcodinenadel vorangegangen sein. Sehr interessant für eine derartige Betrachtung ist auch SCHMIDT's Genus »*Pseudochalina*« (Grundzüge p. 32), die das Gewebe von *Euspongia* hat, »aber mit Nadelhöhlungen oder sich aus der Fasermasse isolirenden Centralfäden«. Diese *Pseudochalina* würde sich *mutatis mutandis* zu *Eurete*, wie *Darwinella* zu *Sclerothamnus* verhalten!

Diese Hypothese, dass die Gestalt der regelmässigen Hexactinellidennadeln und, wie ich glaube, aller Schwammnadeln auf Vererbung beruht, streitet einigermaßen gegen die Anschauung von SCHMIDT und

1) Vergl. auch die höchst interessante »*Aplysina corneostellata*«. CARTER. Ann. and Mag. of nat. hist. Vol. X, 1872. p. 404, Taf. VII.

HAECKEL, die in diesen Nadeln starre, den anorganischen Krystallen mehr oder weniger vergleichbare Gebilde sehen möchten. Nach meiner Meinung, muss ich wiederholen, ist die organische Grundlage für die Form der Nadel in allererster Linie massgebend; es kann freilich auch die Kieselsubstanz vom Centrifaden unabhängige Gestalten, wie in den Ankeren von Euplectella, den Amphidiskiden etc., annehmen, aber jene Kieselsubstanz ist doch immer mit organischer Substanz, mit Spiculin, auf das Innigste verbunden und als amorphe Kieselerde wohl von ganz anderer Beschaffenheit, als die Substanz der Kieselkrystalle. Anders mag sich die Sache bei den Sclerodermiden der Gorgonien etc. verhalten, denen ein Centrifaden oder eine andere organische Grundlage zu fehlen scheint (nach KOELLIKER mit einer einzigen Ausnahme); sie mögen, wenn ihre Gestalt auch weniger regelmässig ist, viel eher wahre »Biokrystalle« sein, als die regelmässigste Hexactinellidennadel.

Es sind auch sämmtliche Kieselgebilde von Schwämmen, die ich untersucht habe, und es ist deren keine kleine Anzahl, stets einfach, niemals doppelt brechend. Für diejenigen, die, wie die Nadeln der Hexactinelliden, nach dem tesserale System, wenn wir uns in unserer Terminologie auf einen »krystallographischen« Standpunct stellen wollen, gebaut sind, eine allerdings auch mineralogisch nothwendige Thatsache. Wäre aber jene krystallographische Anschauung richtig, dann müssten diejenigen Spongiennadeln, die nach dem pyramidalen Typus gebaut sind, sich anders verhalten. Von diesen, die also das Achsensystem einer dreiseitigen, gleichschenkligen, — wohl bemerkt, keiner gleichseitigen, — Pyramide repräsentiren, wäre nach aller Analogie zu erwarten gewesen, dass sie doppelbrechend wären, was sie aber niemals sind. Wenn wir aber sehen, dass ganz gleich geformte Nadeln von Kalkschwämmen doppelbrechend sind, so dürfen wir die Ursache dieser Erscheinung nicht in der Gestalt der ganzen Nadel suchen, sondern in dem krystalinischen Gefüge der anorganischen Materie, in der Lage der Kalkmoleküle zu einander und zu den Molekülen organischer Substanz. Nach diesem nicht überflüssigen Excurs zurück zur Systematik der Hexactinelliden!

Wenn wir, gemäss meiner Anschauungsweise, den Ursprung der Hexactinelliden bis dahin zurückverfolgen, wo sie noch keine Kieselchwämme waren, so finden wir einen chalynthusförmigen Schwamm mit regelmässigem, kubische Maschen einschliessendem Sarcodinegitter, eine Form, die wir noch nicht kennen, die aber möglicherweise bei den sehr wünschenswerthen Untersuchungen der Ontogenie der echten Hornschwämme wird aufgefunden werden.

Die nächste Form ist dann ein Schwamm mit einfachen, zusam-

menhängenden Kieselgittern, in denen die Centralcanäle gleichfalls zusammenhängen und der noch keine isolirte, functionell bedeutsame Nadeln erworben hat. Eine uns in dieser Einfachkeit gleichfalls noch unbekannt Form, die vielleicht noch einmal als lebend, höchst wahrscheinlich im fossilen Zustande wird entdeckt werden. Aus einer solchen einfachen Protohexactinellide entwickelten sich einerseits Formen, wie *Sclerothamnus*, mit einzelnen freien Nadeln, und andererseits Arten, bei denen der Zusammenhang der Achsencanäle nicht mehr stattfand, die aber doch zusammenhängende, freilich nur durch secundäre Kieselsubstanz vereinigte Skelete besitzen können, ohne dass sich besondere Nadeln ausser reinen Sechsstrahlern differenzirt hätten. Für diesen phylogenetischen Standpunct ist *Eurete* wichtig und als ontogenetische Recapitulation der von mir beschriebene höchst einfache Embryo von *Hyalonema*. Wie oben erwähnt, wurde nun durch mannigfache Anpassungen die Zahl der Nadeln und die Formen (als solitäre und Colonien bildende) der hier in Rede stehenden Schwämme beträchtlich vergrössert.

### Hexactinelliden.

Kieselschwämme, deren Hartgebilde fast ausschliesslich aus drei in den drei Dimensionen des Raumes verlaufenden und sich unter rechten Winkeln schneidenden Röhren gebildet werden.

#### I. *Synauloïdae*.

Das Lumen der Röhren der verschiedenen Nadeln hängt, wie diese selbst, continuirlich miteinander zusammen, so dass das ganze Gittergewebe des Schwammes von einem gleichfalls zusammenhängenden Röhrensystem durchzogen ist.

##### Genus 1. *Sclerothamnus* Marsh.

Zu den zusammenhängenden Gitternetzen gesellen sich als frei bleibende Nadelformen Besengabeln.

##### Species:

*Scl. Clausii*.

MARSHALL, diese Zeitschr. Bd. XXV Suppl.-Hft. p. 171.

Polyzoisch, buschförmig, mit dichotomisch verzweigten, nicht in einer Ebene gelegenen Aesten. Zwei Formen von Besengabeln. Gitterwerk mit Höckerchen besetzt.

#### II. *Asynauloïdae*.

Das Lumen der Schenkel verschiedener Nadeln hängt nie zusammen, jede Nadel ist, was den Centralfaden betrifft, ein selbstständig



entwickeltes Individuum. Wo sich Gitterwerke finden, sind sie das ausschliessliche Resultat der vom Syncytium abgeschiedenen, geschichteten Kieselsubstanz.

#### a) Monakidae.

Es findet sich nur eine Nadelform, der reine Sechsstrahler.

#### Genus 2. *Eurete Semper.*

Die einzelnen Sechsstrahler, denen ein besonderer Achsencylinder zu fehlen scheint, sind durch geschichtete Kieselsubstanz verschmolzen; die Grösse der Nadeln und die Weite der Canäle kann an denselben Stellen des Schwammes von sehr ungleicher Beschaffenheit sein. Personen röhrenförmig.

#### Species:

*Eur. simplicissima,*

SEMPER, Verhandl. der physik.-medicin. Gesellsch. Würzburg, XIII. Sitzung, 18. Juli 1868.

MARSHALL, diese Zeitschr. Bd. XXV Suppl.-Hft. p. 181.

Polyzoisch, die Personen mit einander verwachsen und communicirend. Oscula einfach nackt oder nur in seltenen Fällen von einer Art Siebplatte überdeckt.

#### b) Pleionakidae.

Hauptmasse des Skelets besteht aus reinen wohlentwickelten Sechsstrahlern, daneben Besengabeln oder Rosettes, oder beide zusammen. In den Maschen des Skelets herrscht die kubische Form vor.

\* Nadeln unverschmolzen.

#### Genus 3. *Lanuginella Schmidt.*

Monozoisch, mit freier Mundöffnung, Skelet aus freien Sechsstrahlern gebildet, zwischen denen multiradiäre Rosettes mit geknöpften Radien.

*Lan. pupa.*

SCHMIDT, Grundzüge p. 14.

S. KENT, month. micr. Journ. Vol. IV. p. 247 (1870).

#### Aberrante Form.

#### Genus 4. *Askonema S. Kent.*

Monozoisch, mit freier Mundöffnung, Wandungen hauptsächlich aus Nadeln mit nur einer wohlentwickelten Längsachse gebildet, die mannigfach sich kreuzende Bündel bilden, in den so zu Stande gekommenen

Maschen die Dermalporen. Rosettes multiradiär mit geknüpften Radien. Zwischen den zahlreichen einachsigen Nadeln einzelne, wohl functionell bedeutungslose Vier- und Sechsstrahler.

Species:

*Ask. setubalense.*

S. KENT, month. microsc. Journ. Vol. IV. p. 246 (1870).

Bemerkung. Ich neige mich immer mehr zu der Ansicht, dass *Lanuginella* ein jungliches *Askonema* ist; besonders bestimmt mich hierzu der Vergleich von dem ausgewachsenen *Hyalonema Sieboldii* mit seinem Embryo. Bei letzterem besteht das Wandungsgewebe mit Ausnahme der Aussenseite und der Magenwand aus reinen Sechsstrahlern, während diese Form im Skelet des erwachsenen Schwammes sehr zurückgetreten ist. Bei *Lanuginella* hat sich eine Art Dermal skelet dadurch differenzirt, dass hier keine Sechsstrahler, sondern Fünfstrahler, deren pendantloser Strahl mit dem Wandungsgewebe vereinigt ist, liegen. Ich habe aber doch gemeint *Lanuginella* an diese Stelle des Systems bringen zu müssen und konnte *Askonema*, wenn auch als aberrante Form, nur in ihrer unmittelbaren Nähe lassen. Zur nächsten Untergruppe scheinen mir beide Schwämme noch weniger zu gehören.

\*\* Ursprünglich freie Nadelformen, durch vom Syncytium abgetrennte Kieselsubstanz zu Gittern verschmolzen.

Genus 5. *Farrea Bowerb.*

*Farrea Schmidt p. p.*

Verschmolzene Gitter von grosser Regelmässigkeit, freie, von der Form der typischen Hexactinellidennadeln sehr abweichende Nadeln mit verästelten Spitzen.

Species:

*F. occa.*

BOWERBANK, Phil. Trans. 1862, p. 448. *F. orca* BOWERBANK B.

Sp. 1 p. 204. GRAY, P. Z. S. 1867. p. 507.

Polyzoisch, Personen röhrenförmig, Oscula nackt.

Genus 6. *Dactylocalyx Stchbury.*

*Dactylocalyx Bowerbank p. p.*

*Dactylocalyx Gray p. p.*

*Dactylocalyx Schmidt.*

Verschmolzene Gittergewebe von geringer Regelmässigkeit; als freie Nadelformen Rosettes und regelmässige Sechsstrahler von unbekannter Bedeutung (zur Auskleidung der Magenohlräume?).

## Species:

1) *D. pumiceus*.

STUTCHBURY, P. Z. S. 1844, p. 86.

BOWERBANK, Phil. Transact. 1862. p. 1117; — BOWERBANK, P. Z. S. 1869. p. 77. — GRAY, P. Z. S. 1867. p. 506. — *D. subglobosus*, GRAY, P. Z. S. 1867. p. 506 (Variet.) — *Iphiteon panicea* (?) Valenciennes in manusc. BOWERBANK, P. Z. S. 1869. p. 324.

Polyzoisch, massig, mit sich bildendem Pseudogaster.

2) *D. crispus*.

SCHMIDT, Grundzüge p. 49.

*Myliusia callocyathes* Gray (?) GRAY, P. Z. S. 1859. p. 439. Taf. XVI.

Polyzoisch, Personen röhrenförmig und verwachsen (vielleicht mit Schliessnadeln der Dermalporen? vide SCHMIDT l. c. Tab. II, Fig. 13a).

Genus 7. *Periphragella* Marsh.

Polyzoisch, Personen kegelförmig und nacktmündig; mit deutlich entwickeltem Pseudogaster von Becherform. Zweierlei sechsstrahlige, einfache, Zinken tragende Rosettes. Besengabeln mit vier regelmässigen Zinken. Besondere Schliessnadeln der Dermalporen. Gitterwerk sehr regelmässig.

## Species:

Per. *Elisae*.

MARSHALL, diese Zeitschr. Bd. XXV Suppl.-Hft. p. 177.

Genus 8. *Aulodictyon* S. Kent.

Polyzoisch, Personen röhrenförmig, verwachsen, Oscula nackt. Rosettes und Besengabeln.

## Species:

*Aul. facundum*.

*Farrea facunda* Schmidt, Grundzüge p. 46.

*Aulodictyon Woodwardi*, S. KENT, month. micr. Journ. Vol. IV. p. 249 (1870).

Besengabeln mit Zinken von der Form von Messerklingen. Rosettes mit geknöpften Zinken; ferner einachsige Nadeln, an einem Ende spitz, am andern mit Schirm.

## Aberrante Formen.

Genus 9. *Fieldingia* S. Kent.

Personen röhrenförmig, Wandungen aus unregelmässig verwachsenen Nadeln; auf der inneren Seite zahlreiche, genetzte Blätter von einer äusserst zarten Beschaffenheit. Leibeshöhle (? common cavity)



enthält zahlreiche sphärische Vereinigungen von Gitterwerken, die mit dem Wandungsgewebe durch lockere, gegitterte Fibern von einer derberen Structur, an denen das sechsstrahlige Gefüge unverkennbar ist, befestigt und verbunden sind. Diese Fibern sind cylindrisch und in grosser Ausdehnung mit feinen, geraden Dornen versehen; auf ihnen sitzen häufig sehr kleine Spicula der rein sechsstrahligen Art, die ebenso mit feinen, geraden Dornen versehen sind. Hautporen wahrscheinlich in den Maschen des Wandungsgewebes (Diagnose nach S. KENT).

Species:

Field. lagettoides.

S. KENT, Ann. and Mag. nat. hist. 4. Ser. T. VI. p. 222 (1870).

Vielleicht eine junge *Aphrocallistes*?

Genus 10. *Aphrocallistes* Gray.

Polyzoisch, Wandungen mit prismatischen, mit einander communicirenden Radialtuben; Personen mehr oder weniger röhren- oder kugelförmig mit Astomie, gruppenweise durch Scheidewände von einander getrennt.

Gittergewebe meist von scheinbarer Regelmässigkeit, da den Kieselbalken durchaus nicht immer entsprechende Nadelschenkel zu Grunde liegen; diese sind oft wunderlich verbogen.

Species:

1) *Aphr. Beatrix*.

GRAY, Proc. Zool. Soc. 1858. p. 115. — GRAY, P. Z. S. 1867. p. 507.

BOWERBANK, *Iphiteon Beatrix*, P. Z. S. 1869. p. 325.

Besengabeln mit verschiedener Anzahl von Zinken, ferner eigenthümliche freie Nadeln mit aufgelösten Spitzen, wie bei *Farrea occa*.

2) *Aphr. Bocagei*.

PERCEVAL WRIGHT, Quart. Journ. of Micr. Sc. 1870. p. 77.

SCHMIDT, Grundzüge, p. 17.

S. KENT, month. micr. Journ. Vol. IV. p. 248 (1870).

Einzig freie Nadelform: dreizinkige Besengabeln.

Bemerkung. Ich habe lange geschwankt, ehe ich dies in so vielen Punkten abnorme Genus hier einreichte; doch dürfte es hier immer noch eine passendere Stellung als in der Nähe von *Euplectella* finden. Das Eigenthümliche liegt in der Anwesenheit der wandständigen Fächer oder Tuben und der räthselhaften Scheidewände. Die leisen Zweifel PERCEVAL WRIGHT's betreffs des Artenrechts von *Bocagei* gegenüber *Beatrix* theile

ich nicht, wenn es wenigstens gewiss ist, dass letzterer Schwamm die sonderbaren einachsigen Nadeln besitzt, die bei Bocagei, wie ich aus Erfahrung weiss, fehlen. CARTER bildet (Ann. and Mag. of nat. hist. Vol. XII, 1873. Tab. XIII, Fig. 17 u. 18) zwar ähnliche Nadeln ab, aber fast möchte ich glauben, dass wir es bei der Aphrocallistes, die CARTER vorlag, mit einer neuen, dritten Art, resp. Varietät zu thun hätten; bei dem Exemplar von Bocagei, das mir SCHMIDT gütigst anvertraut hatte (das Original seiner schönen Figur) fehlen sie ganz bestimmt.

### c) Pollakidae.

Hexactinelliden mit zahlreichen Nadelformen, mit besonderem Dermal skelet und Auskleidung der Magenöhrlungen; meist mit eigenthümlichen, die Befestigung vermittelnden Schopf- oder Wurzelnadeln. In den Maschen, besonders des Dermal skelets, herrscht die einfach quadratische Form vor.

Bemerkung. Die Differenzirung der Hartgebilde ist hier unter allen Schwämmen am Weitesten vorgeschritten; wir finden bei allen Arten ein wohl differenzirtes Dermal skelet und eine besondere Auskleidung der Leibeshohlräume; bei den meisten eigenthümliche Wurzelschöpfe; bei andern ist durch das Auftreten von besondern Peristomapparaten die Zahl der Nadelformen eine ganz ausserordentliche geworden, und in keiner Gruppe der Hexactinelliden sehen wir die Tendenz der ursprünglich sechsstrahligen Hartgebilde, dieser Urform untreu zu werden, stärker ausgebildet. Verschmelzungen der Nadeln, die in den andern Gruppen der Hexactinelliden fast als Regel anzusehen sind, gehören hier zu den grössten Ausnahmen. Das starre Festhalten am Ererbten ist durch die Fähigkeit mannigfachster Anpassung in jeder Richtung aufgegeben, damit freilich auch jenes Originelle und Characteristische der andern Gruppen — bei Betrachtung deren Arten Jeder, der die Hexactinelliden ein Wenig kennt, auch ohne Anwendung des Mikroskops nie zweifelhaft sein konnte, mit was er es zu thun habe — abgeflacht und verwischt.

Diese, um mich so auszudrücken, Characterlosigkeit bewirkt denn auch, dass in der Gruppe der Pollakiden rücksichtlich des Mono- und Polyzoismus gar keine feste Norm herrscht, solitäre Formen und Stöcke können oft nahe mit einander verwandt sein, und es bleibt uns nur übrig, die systematisch verwendbaren Eigenschaften aus der Beschaffenheit und Gruppierung der Nadeln zu entnehmen. Als ältere Formen betrachte ich auch in dieser Gruppe diejenigen, welche einfachere, als jüngere diejenigen, die complicirtere und mannigfachere Hartgebilde haben. Ob freilich bei dieser Maxime sich nicht der Irrthum allzuleicht

einschleicht, rückgebildete, also factisch neuere Formen, weil sie einfacher erscheinen, für ältere und ursprünglichere anzusehen, steht dahin.

\* *Holteniadae.*

Dermalskelet aus Kreuznadeln und Fünfstrahlern, Hautporenverschluss durch Tannenbäumchen. Oscula nackt. Wurzelschöpfe unregelmässig. Rosettes sechsstrahlig mit geknöpften Radien.

Genus 11. *Holtenia* Schmidt.

*Holtenia* Schmidt p. p.

*Vasella* Gray.

Monozoisch, sackförmig, ohne oder mit Osculum, aber immer ohne Peristomapparat, Wurzelschopf unregelmässig und gering entwickelt, neben den typischen Sechsstrahlern (resp. Vierstrahlern) einzelne, die typische Form der Hexactinellidennadeln verlassende fünfstrahlige Formen. Rosettes mit pappusförmigen Enden. Magen Hohlräume von Sechsstrahlern ausgekleidet.

Species:

Holt. Pourtalesii.

SCHMIDT, Grundzüge p. 14.

Genus 12. *Crateromorpha* Gray.

Polyzoisch mit Pseudogaster (?) von Becherform, Aussenseite des Becherkelches von cylindrischen Hohlräumen (den Magenöhrlungen?) durchbrochen, ebensolche der Länge nach verlaufende Hohlräume im Fuss des Bechers. Im Innern des Skelets ist die reine sechsstrahlige Form der Nadeln zurückgetreten, diese sind hier einachsige. Leibeshöhlen durch eigenthümlich kleine Sechsstrahler mit zweitheiligen Strahlen ausgekleidet (?), Dermalskelet aus Fünfstrahlern. Eigentliche Wurzelschöpfe fehlen. Rosettes mit zahlreichen secundären, geknöpften Strahlen.

Species:

Cr. Meyeri, Cebu, Philippinen.

GRAY, Ann. and Mag. Vol. X, 1872. p. 136.

CARTER, ebenda p. 112, u. Vol. XII. 1873. p. 361.

Bemerkung. Nach den beiden vorliegenden Beschreibungen halte ich den Schwamm für polyzoisch, ähnlich wie HARTING's Poterion Neptuni. *Crateromorpha* ist übrigens eine in mehreren Punkten rückgebildete pollakide Hexactinellide, wie aus dem überwiegenden Auftreten einachsiger Nadeln und wohl auch aus der Abwesenheit besonderer Wurzelschöpfe zu entnehmen ist.



Genus 13. *Rossella Carter*.

Monozoisch, Wurzelschöpfe von zitzenartigen Fortsätzen der Wandung aus entspringend, Dermal skelet aus Fünfstrahlern gebildet. Bei antarctica ein peristomer Nadelkranz (ob auch bei den andern Arten?).

## Species:

1) *R. velata* W. Thom.

WYVILLE THOMSON, the depths of the Sea p. 418. — CARTER, Ann. and Mag. 1875. Vol. XV. p. 120.

2) *R. antarctica* C.

CARTER, Ann. and Mag. of nat. hist. 1872. Vol. IX. p. 414. — Derselbe, Ann. and Mag. 1875. Vol. XV. p. 114.

3) *R. philippinensis* Gr.

GRAY, Ann. and Mag. of nat. hist. 1872. Vol. X. p. 137. — CARTER, Ann. and Mag. 1875. Vol. XV. p. 118.

## Aberrante Formen.

Genus 14. *Sympagella Schmidt*.

Monozoisch, resp. polyzoisch; Wurzelschopf central, besteht aus theilweis verschmolzenen Nadeln; Osculum nackt, Porenverschluss durch Fünfstrahler (Tannenbäumchen) mit keulenförmig verdicktem, heterogenem Strahl; Rosettes mit dreizinkigen Strahlen, Leibeshöhle von Sechs- und Fünfstrahlern ausgekleidet.

## Species:

*S. nux.*

SCHMIDT, Grundzüge p. 15.

Genus 15. *Placodictyon Schmidt*<sup>1)</sup>.

Monozoisch, ohne Wurzelschopf, Osculum nackt. Dermal skelet besonders durch fremdartige, zu durchbrochenen Platten verschmolzenen, einachsigen (?) Nadeln characterisirt. Sonst noch Fünf- und Sechstrahler.

## Species:

*Plac. cucumaria.*

SCHMIDT, Grundzüge p. 16.

Bemerkung. Die wahre Stellung dieses ausserordentlich sonderbaren Schwammes ist mir noch vollkommen unklar. Es ist eine Hexactinellide, aber eine Hexactinellide mit entschiedenem corticaten-

1) Es ist auffallend, dass die meisten englischen Autoren keine Notiz von diesem Schwamm, der etwas unbequem ist, nehmen.

ähnlichen (Corticaten im alten Sinne SCHMIDT's) Characteren. Wir haben es hier wohl mit einer jener interessanten Formen zu thun, die ein Verbindungsglied zweier Familien sind. Ich glaube kaum, dass Placodictyon bei den Holtenien wird verbleiben können, aber eine eigene Untergruppe wollte ich nicht aus ihr machen, und so mag sie vorläufig hier ihre Stelle finden.

### \*\* Euplectellidae.

Pollakide Hexactinelliden von Röhrenform, monozoisch, Osculum mit einer Siebplatte geschlossen, im Wandungsgewebe Längs-, Ring- und Spiralbündel. Dermal skelet besonders aus Sechsstrahlern gebildet, zwischen denen die kleineren Hautporen; grössere auf kraterförmigen Erhöhungen des Wandungsgewebes. Ausserdem ansehnliche direct in die Leibeshöhle führende, durch compassförmige Nadeln verschliessbare Dermalostien. Rosettes von der floricomohexaradiaten Form.

Bemerkung. Ich führe Euplectella hier als monozoisch auf, obwohl ich von der solitären Natur dieser Spongie nicht so sehr überzeugt bin. Gegen diese sprechen mir die grösseren Hautporen, die in die kraterförmigen Erhebungen und in ein besonderes von Sechsstrahlern, wie die Leibeshohlräume der Hyalonematiden, ausgekleidetes Canalsystem führen; vielleicht sind diese die wahren Oscula? Abweichend wäre jedenfalls auch, angenommen, dass der grosse Hohlraum die echte Leibeshöhle, kein Pseudogaster sei, die vollständige Abwesenheit auskleidender Nadeln in diesem. Ferner könnte ich mir die Organisation von Eudictyon, bei welchem, nach meiner Beobachtung, das Riff- oder Flockengewebe auf der Innenseite der Wandung, also im innern Hohlraum gelegen ist, als monozoischer Spongie gar nicht erklären!

#### Genus 16. *Euplectella* Owen.

##### *Alcyoncellum* Bowerbank.

Flechtbündel der Wandungen ein regelmässiges Gewebe bildend, zur Befestigung dient ein aus den Längsbündeln entspringender Wurzelschopf. Flockengewebe von kleineren und grösseren, nach aussen und innen mündenden Hohlräumen durchzogen, auf der Aussenseite der Wandung Sechsstrahler; Nadeln des Dermal skelets spitz endigend.

#### Species:

##### 1) *Eupl. Owenii*.

HERKLOTS et MARSHALL, Arch. néerl. T. III. p. 3 d. S. A.

MARSHALL, diese Zeitschr. Bd. XXV. Suppl.-Hft. p. 189.

Gerade, phallusförmig, Längs- und Ringbündel der Wandung

stehen je zwei und zwei zusammen, mit regelmässig abwechselnden, ungleich grossen Maschen. Siebplatten ohne Manschette, alle Nadeln unverschmolzen.

2) Eupl. aspergillum.

Eupl. aspergillum Owen, Trans. Zool. Soc. III, p. 203, Taf. XIII.

Eupl. cucumer Owen, Trans. Linn. Soc. XXII. p. 417. Taf. XXI.

Alcyoncellum speciosum Bowerbank.

Meist gekrümmt und von Füllhornform, Längs- und Ringbündel einzeln stehend, bilden ein Gewebe gleich grosser (resp. in einem Abschnitt zwischen zwei Ringbündeln) Maschen, um die Siebplatte eine kurze Manschette. Die meisten Nadeln verschmolzen.

Genus 17. *Habrodictyon* W. Thomson.

*Alcyoncellum* Quoy et Gaimard.

{ *Corbitella* } Gray.

{ *Heterotella* }

? *Eudictyon* Marshall.

Regelmässige Anordnung der Flechtbündel der Wandung verwischt, häufig Anastomosen bildend, ohne Wurzelschopf, Siebplatte nahezu von derselben Beschaffenheit wie das Wandungsgewebe. Flockengewebe auf der Innenseite der Wandungen (bei *Eudictyon*). Sechsstrahlige Nadeln des Dermal skelets mit Schirmen. Alle Nadeln unverschmolzen.

Species:

Hb. speciosum W. Thomson.

*Alcyoncellum speciosum* Q. et Gaim. Voy. Astrol. p. 302.

*Corbitella speciosa* } Gray, P. Z. S. 1867. p. 530 u. 534.

*Heterotella corbicula* }

? *Eudictyon elegans* Marsh., diese Zeitschr. Bd. XXVS.-H. p. 211.

Bemerkung. Unsere Kenntniss über *Habrodictyon* und *Eudictyon* ist noch so gering, dass ich es nicht wage beide generisch und specifisch zu trennen. Eine Untersuchung meines *Eudictyon* wäre sehr wünschenswerth; stellt es sich wirklich heraus, dass das Flockengewebe auf der Innenseite im Hohlkegel liegt, dann fällt der Hauptbeweis für die monozoische Natur von *Euplectella*.

\*\*\* *Hyalonematidae*.

Monozoische oder polyzoische Pollakiden, Oscula mit wohl differenzirten Peristomapparaten, Wurzelschöpfe meist regelmässig, Dermal skelet grösstentheils aus Vier- oder Fünfstrahlern gebildet. Verschluss der Hautporen, oft auch der Oscula durch Tannenbäumchen. Charakteristische (Rosettes) Nadeln: Doppelschirme oder sogenannte Amphidiskten. Magen Hohlräume von Fünf- und Sechsstahlern ausgekleidet.



Genus 48. *Labaria* Gray.

Monozoisch, Schopfnadeln peripherisch, Peristomkranz aus gedornen Nadeln, Deralskelet aus Fünfstrahlern gebildet. Magenohlräume von gedornen Fünf- und Sechstrahlern ausgekleidet.

## Species:

Lab. hemisphaerica.

GRAY, Ann. and Mag. of nat. hist. Vol. XI, 1873. p. 275.

HIGGIN, ebenda. Vol. XV. 1875. p. 385.

Genus 49. *Pheronema* Leidy.

*Holtenia* Wyville Thomson.

*Holtenia* Schmidt p. p.

*Pheronema* S. Kent.

*Pheronema* Gray.

Monozoisch, Wurzelnadeln peripherisch, bisweilen in regelmässigen Bündeln, Deralskelet aus Kreuznadeln. Osculum nackt (?).

## Species:

1) Ph. Annae Leidy.

LEIDY, Proceed. Phil. Acad. 1869 (mir unbekannt).

2) Ph. Carpenteri.

*Holtenia* Carpenteri.

W. THOMSON, P. Z. S. 1869. p. 32.

*Pheronema* Carpenteri,

S. KENT, Monthl. micr. Journ. Vol. IV. 1870. p. 244.

3) *Pheronema* Grayi S. K.

Ph. Grayi S. Kent. Monthl. micr. Journ. Vol. IV. 1870. p. 244.

Caliptera, GRAY, A. and M. Vol. IX. 1872. p. 450.

Bemerkung. *Labaria* und *Pheronema* sind offenbar sehr nah mit einander verwandt, vielleicht kaum generisch zu trennen. *Labaria* macht nach der vorzüglichen Abbildung, die wir nebst einer klaren, sehr brauchbaren Beschreibung Hr. HIGGIN verdanken, den Eindruck, als ob die Wandungen fester als bei *Pheronema* wären, was freilich kein genügender Character sein dürfte, um beide Hexactinelliden in verschiedene Geschlechter zu bringen. Ob bei *Pheronema* die Peristomkränze wirklich fehlen, will ich dahin gestellt sein lassen; aus den Abbildungen bei KENT scheint es hervorzugehen, dass sich um die Mundöffnung herum isolirte Nadeln finden, der Text lässt uns aber hier, wie auch sonst so häufig, im Stich. Sehr eigenthümlich sind bei *Labaria* die im oberen Theil befindlichen, in einen Kreis senkrecht zur Körperwand gestellten »whisker-like« Nadelbündel. Die *Pheronema*-Arten zeigen auf

der KENT'schen Tafel ähnliche Nadelkränze auf der Aussenseite etwas unterhalb der Mundöffnung. Früher war ich geneigt dieselben für die durchgetretenen oberen Enden der Ankeradeln anzusehen, seitdem ich jedoch die Mittheilungen HIGGIN's über Labaria kennen gelernt habe, bin ich an der Richtigkeit dieser Auffassung zweifelhaft geworden. Aus eigener Anschauung kenne ich etwas Aehnliches nur von Euplectella aspergillum, bei der an wohl erhaltenen Exemplaren, freilich in geringerer Anzahl und regellos, aus den Spiralariffen senkrecht zur Längsachse des Schwammes lange Nadeln, die unpaaren Schenkel grosser Dreistrahler, hervortreten. Sollte es zu kühn sein, in ihnen eine Art Fühlfäden oder Spürorgane zu sehen, deren Berührung der Schwamm empfände und die ihn veranlassten, seine Dermalporen und Ostien zu schliessen? — Mit Pheronema verwandt, wenn nicht in dies Genus gehörig, ist wohl auch Holtenia saccus, SCHMIDT, Grundzüge, p. 15. Die Anwesenheit der Doppelwirtel spricht dafür.

#### Genus 20. *Semperella* Gray.

Polyzoisch mit Pseudogaster, Ankerbündel durch die ganze Körperwandung mit einander anastomosirend. Dermal skelet aus Kreuznadeln, vom Körpergewebe getrennt, überspannt grosse subdermale Längsräume, in welche die Interkanäle münden. Oscula der Personen in Reihen stehend, mit Peristomkranz und Siebplatten, die, aus grossen Vierstrahlern gebildet und mit durch Tannenbäumchen verschliessbaren Maschen versehen, mit dem Dermal skelet direct zusammenhängen. Magenhohlräume (und Hohlräume des Pseudogastralsystems) von dornigen Sechs- und Fünfstrahlern ausgekleidet.

#### Species:

1) *Semperella* Schultzei Gray.

GRAY, Ann. and Mag. Vol. XI. 1868. p. 373.

*Hyalonema* Schultzei, Semper.

*Meyerina claviformis*, GRAY, Ann. and Mag. Bd. X. 1872. p. 435.

CARTER, ebenda p. 440.

*Hyalothauma Ludekingii* Herkl. u. Marsh. Archiv néerl. Tom. III. p. 2 d. S. A.

*Semperella* Schultzei, MARSHALL, Diese Zeitschr. Bd. XXV. Spl.-Hft. p. 212.

Bemerkung. GRAY's *Meyerina* scheint mir von *Semperella* nicht verschieden zu sein, besonders entspringt diese meine Ansicht aus der Analyse, die CARTER von den Nadelformen giebt.

Genus 21. *Hyalonema* Gray und *Carteria* Gray.

Polyzoisch, Wurzelnadeln bilden, spiralgig zusammengedreht, einen centralen Schopf; Dermal skelet aus Fünf- und Vierstrahlern allein, oder aus diesen und einachsigen Nadeln gebildet. Im Dermal skelet Poren und Ostien; Oscula am oberen Ende, mit besonderen Peristomapparaten.

## Species:

1) *H. cebuense*.

HIGGIN, Annal. and Mag. of nat. hist. 1875. Vol. XV. p. 377.

Dermal skelet aus Fünfstrahlern, in einer Masche mehrere Hautporen.

2) *H. Thomsonis*.

MARSHALL, Diese Zeitschr. Bd. XXV Suppl.-Hft. p. 225.

Dermal skelet aus Kreuznadeln mit regelmässigen quadratischen Maschen. Oscula mit Peristomschöpfen.

3) *H. Sieboldii* Gray.

*H. Sieboldii*, GRAY, Proc. Zool. Soc. 1835. p. 65.

*H. mirabilis* (sic!) Gray (der Wurzelschopf).

*Carteria japonica* Gray (der Schwammkörper) P. Z. S. 1867.  
p. 540.

Dermal skelet hauptsächlich aus Längsbündeln einachsiger Nadeln, die sich mannigfach kreuzen, gebildet, Maschen irregulär. Oscula mit unregelmässigen Siebplatten, Dermalostien mit Verschluss von Tannenbäumchen.

Bemerkung. Bei *Hyalonema affine*, die man als eigene Art oder als Varietät von *Sieboldii* betrachten mag, finden sich häufig an den Kreuzungsstellen der Dermalbündel ungewöhnlich grosse Vierstrahler. Bei *lusitanicum* sind, wie ich aus PERCEVAL WRIGHT'S mir jetzt erst zugänglicher Notiz ersehe, die Oscula von ganz ähnlichen Siebplatten wie bei *Sieboldii* überspannt. Erstere Art verdiente eine eingehende, vergleichende Untersuchung; ich glaube nicht, dass sie von *Sieboldii* (incl. *affine*) verschieden ist. *Thomsonis* ist vielleicht auch eine Jugendform, obwohl sie sich durch die merkwürdigen Peristomkränze von *Sieboldii-lusitanicum* beträchtlich unterscheidet; die abweichende Beschaffenheit des Dermal skelets liesse sich eher auf das Alter zurückführen.

In meiner früheren Abhandlung sah ich die runden Oeffnungen der Wandung als Mundöffnungen an. Von dieser Ansicht bin ich nach näherer Untersuchung zurückgekommen; Oscula finden sich nur am oberen Ende, bei manchen Exemplaren, bei denen dann Astomie eingetreten ist, können sie wohl auch fehlen. Die runden Oeffnungen der Wandung sind Dermalostien. Ein ziemlich richtiges Bild von *Hyalonema*



kann man sich entwerfen, wenn man sich vorstellt, dass eine Anzahl (z. B. 16) Euplectellen der Länge nach zusammengewachsen wären.

Durch die Untersuchungen von KÜSTERMANN<sup>1)</sup> und HIGGIN ist es endlich zur Gewissheit geworden, dass wenigstens einzelne Nadeln des Wurzelschopfes mit Ankern enden. Ich muss gestehen, ich war von vornherein nicht so fest von ihrer Existenz überzeugt, denn wenn sie auch durch die Analogie mit andern Schwämmen wahrscheinlich gemacht waren, so ist die physiologische Nothwendigkeit des Vorhandenseins derartiger Anker bei den festen Strängen des Wurzelschopfes gewiss eine höchst unbedeutende.

Sehr problematisch ist mir das Canalkreuz, das KÜSTERMANN in der Endanschwellung abbildet; ich würde nach den Befunden MAX SCHULTZE's erwartet haben, dass der Achsencanal hier blind ende oder sich höchstens pinselartig auflöse. Nach meinen Erfahrungen glaube ich ruhig behaupten zu können, dass erstens die von MAX SCHULTZE untersuchten Nadeln mit dem Canalkreuz in dem oberen Theile, kein solches im Ankerkopf — wenn ein solcher überhaupt immer vorhanden sein muss — hatten, und umgekehrt, dass den Nadeln, die KÜSTERMANN abbildet und beschreibt, nur dies eine im Ankerkopf befindliche Canalkreuz zukommt; ich wenigstens kann mir nicht zwei solcher Kreuze in einer Nadel denken.

Interessant ist die von KÜSTERMANN abgebildete Nadel mit getheiltem Achsencanal, erstens um dieses selbst willen, dann aber auch ganz besonders wegen der eingeschmolzenen kleinen Sechsstabler. In meiner früheren Arbeit hatte ich mein Erstaunen darüber ausgedrückt, dass Verschmelzung nicht überall da stattfände, wo sich Hexactinelliden-nadeln mit geschichteter Kieselsubstanz, wie gerade im Schopfe von Hyalonema, so sehr innig berührten. An dem von KÜSTERMANN mitgetheilten Falle sehen wir, dass unter abnormen Verhältnissen eine solche Verschmelzung allerdings da, wo sie normaler Weise vermisst wird, auftreten kann.

Unklar ist mir das Genus *Axos* oder *Echinospongia*, GRAY, Ann. and Mag. N. H. Vol. VI, 1870, p. 272 und Vol. IX, 1872, p. 458 geblieben; wahrscheinlich gehört die Spongie zu den pleionakiden Hexactinelliden, vielleicht in die Nähe von *Farrea* und wäre eine interessante Form mit unverschmolzenen Nadeln.

Was die Verwandtschaft der Hexactinelliden mit andern Spongien betrifft, so ist SCHMIDT der Einzige, der seinen Ansichten hierüber positiven Ausdruck verliehen hat. Wir finden in seinen Grundzügen auf

4) Archiv für mikroskop. Anat. Bd. XI, p. 282.

p. 83 einen Stammbaum, bei dem aus einer hypothetischen Wurzel zwei Aeste aufsteigen. Der eine, linke, umfasst die Ventriculitiden und Hexactinelliden, giebt aber vorher einen Seitenzweig, die Vermiculiten, ab, der nun seinerseits weiter, direct zu den Lithistiden, Ancoriniden und Geodiiden führt.

Mit dieser Auffassung des ausgezeichneten Strassburger Spongiologen kann ich mich im Ganzen einverstanden erklären, nur dass ich keinen rechten Grund sehe, die Ventriculitiden und Hexactinelliden so scharf zu trennen; ich habe auch erstere vielfach untersucht, kann aber zwischen ihnen und den Hexactinelliden keinen durchgreifenden Unterschied finden. Indem ich diese beiden Gruppen zu einer zusammenziehe, würde ich aus dieser die Vermiculaten mehr direct entspringen lassen.

Ich sehe den vierstrahligen (pyramidalen) Typus der Kieselnadeln als aus dem sechsstrahligen entstanden an; eine nothwendige Consequenz meiner Hypothese über den Ursprung der Sechsstrahler! Zur Begründung dieser Ansicht möchte ich Folgendes anführen: Bei den phylogenetisch jüngsten Formen der Hexactinelliden sehen wir, dass die Nadeln oft den streng hexaradialen Typus verlassen und sich leicht, als scheinbare Fünf-, Vier- und Dreistrahler, und Einachser, allen möglichen Forderungen anpassen; ja bei *Holtenia Pourtalesii* finden sich Nadeln, an denen SCHMIDT den hexaradialen Typus überhaupt nicht mehr nachzuweisen vermochte. Diesen Schwamm halte ich gerade deshalb mit *Placodictyon* bei der Erörterung der Verwandtschaftsverhältnisse zwischen den Hexactinelliden und der vereinten Lithistiden-Corticatengruppe, die den Namen der Tetractinelliden führen mag, für bedeutsam.

Die Entstehung der Vierstrahler der Tetractinelliden können wir uns gegenüber den Hartgebilden der Hexactinelliden als auf verschiedene Weise vor sich gegangen denken.

Einmal gestattet uns die Bekanntschaft mit *Placodictyon* die Annahme, dass sich aus den Hexactinelliden heraus, unter allmählichem vollständigem Schwunde der Sechsstrahler, Spongien entwickelten mit aus wurmförmigen Kieselkörpern zusammengesetzten Platten und zusammengesetzten Kieselskeleten, wie sie uns in *Leiodermatium* entgegnetreten. (Aehnliche Gebilde wie bei *Placodictyon* finden sich bei *Craniella tethyoides*, und weiter liessen sich wohl auch die Kieselscheiben von *Stelletta discophora* Schm., sowie die Dermalkugeln der Geodiiden bei einer Vergleichung ins Auge fassen.) Der, um mich eines veralteten Ausdrucks zu bedienen, specielle *nisus formativus* der Kieselkörper nun, d. h. die denselben nach den Gesetzen der latenten Vererbung innewohnende Möglichkeit der Spaltung des Achsenfadens gestattete

nicht nur, sondern forderte sogar bei eintretenden Umständen eine Anpassung der Hartgebilde in der Richtung, dass eine Mehrachsigkeit der Nadeln eintrat.

Oder es liesse sich, und dies ist mir ansprechender, annehmen, dass, ganz besonders mit Rücksicht auf die merkwürdigen Fünfstrahler von *Holtenia*, den Vierstrahlern die sechsstrahlige Form direct zu Grunde läge, freilich mit Reduction verschiedener Strahlen und constant gewordener Verbiegung anderer. Was zunächst die Reduction von Strahlen betrifft, so macht deren Annahme die geringste Schwierigkeit, denn wir sehen, dass die pollakiden Hexactinelliden hierin schon alles nur Mögliche leisten. Die Verbiegung ferner finden wir in hohem Grade bei manchen Nadeln von *Semperella* und eben bei den mehrfach erwähnten von *Holtenia*. Auch dürften die von SCHMIDT beschriebenen und abgebildeten Nadeln von *Caminus apiarium* bei einer derartigen Vergleichung wohl zu berücksichtigen sein. Bisweilen, und nicht gerade selten, findet man auch, dass bei Nadeln, die nach dem »pyramidalen Typus« gebaut sind, der eine Strahl, und zwar meist der einzelne, längste, sich, indem er über seinen Vereinigungspunct mit den drei andern Strahlen hinausgeht, zur wahren Achse verlängern kann.

Endlich möchte ich der Analogie wegen auf das eigenthümliche Factum hinweisen, dass bei den *Madreporia rugosa* die Zahl der Septalfächer sich gegenüber der Sechszahl der Hexactinien, gerade auf die Vierzahl zurückführen lässt, und dass sich diese Vierzahl ontogenetisch aus der Sechszahl, unter Schwund der vorderen Scheidewand, entwickelt.

Bedeutsam für die Frage der Verwandtschaft der Tetractinelliden mit den Hexactinelliden und namentlich mit den pollakiden erscheint mir auch das Auftreten eines besonders differenzirten Dermal skelets; auf das Vorkommen von Wurzelschöpfen hingegen ist gar kein Gewicht zu legen, diese haben nicht die mindeste verwandtschaftliche Bedeutung und beruhen lediglich auf selbstständigen Anpassungen an gleiche Bedingungen und fehlen gerade den höheren Tetractinelliden.

Aus den Tetractinelliden entwickelte sich, unter fortwährendem Schwunde der Strahlen der Nadeln, die ganze Menge der Kieselschwämme mit einachsigen Nadeln, Suberiten, Renieren und wie sie alle heissen mögen. Diese Schwämme bewahrten in und an ihren Hartgebilden Nichts, was an das Skelet ihrer alten Ahnen, der synauloiden Hexactinelliden erinnerte, als den functionell für sie bedeutungslosen Centralcanal, resp. Centralfaden, der, sei er nun im ganzen Syncytium oder, was noch recht problematisch ist, in einer besondern nadelbildenden Zelle angelegt, keiner Kieselnadel irgend einer Spongie zu fehlen



scheint. Aus dieser Darstellung ergibt sich, dass ich die Ansicht, nach welcher die Halisarcen Stammformen der jetzigen Schwämme wären, noch keineswegs und nach allen Richtungen hin unterschreibe, ich sehe in *Sarcomella* z. B. keine solche der alten Stammform nahe stehende Spongie, im Gegentheil eine recht weit davon entfernte, rückgebildete, bei der es mit dem Schwund der Nadeln noch weiter, als bei den Renieren z. B. gekommen ist.

Mit dieser von mir angenommenen Entwicklungsreihe der Kieselschwämme stimmt auch das Wenige, was wir bis jetzt von fossilen Spongien wissen, wie mir scheint, ziemlich wohl überein; in dem Jura finden wir, wenn wir von sehr problematischen Formen älterer Schichten absehen, zuerst deutliche Kieselschwämme, und zwar Hexactinelliden, zu denen sich in der Kreide Lithistiden und Corticaten (*Geodites*, *Stelletites* etc.) gesellen. —

Zum Schluss kann ich nur wiederholen, dass ich den im Obigen entwickelten Ansichten nicht mehr als eine provisorische Geltung und Bedeutung, und diese kaum, beigelegt wissen möchte.

Weimar im December 1875.

---

# Ueber *Psammoryctes umbellifer* (*Tubifex umbellifer* E. R. Lank.) und ihm verwandte Gattungen.

Von

**Franz Vejdovsky,**  
Assistent am Museum in Prag.

---

Mit Tafel VIII.

---

Im Jahre 1868 entdeckte K. KESSLER unter mehreren im Onegasee gefundenen Annulaten einen, den er als *Saenuris* (*Naidina*) *umbellifera* in die Wissenschaft einführte; in seiner Publication<sup>1)</sup> begnügte er sich jedoch nur mit Beschreibung der äusseren Merkmale dieses Wurmes, ohne in die anatomischen Verhältnisse einzugehen. Einige Jahre später wurde diese Species auch in London, und zwar in den Victoria-Docks im Wasser der Themse gefunden, wo sie ziemlich zahlreich herumschwärmen soll. Hier wendete dem Wurm E. RAY LANKESTER<sup>2)</sup> seine Aufmerksamkeit zu und lieferte eine Beschreibung über einige anatomische Merkmale desselben; er glaubte dann in Folge seiner Beobachtungen die Vermuthung aussprechen zu können, dass dieser Annelide eine Brackwasserform ist<sup>3)</sup> und dass er durch die Schiffe aus den russischen Gewässern nach London verschleppt wurde<sup>4)</sup>. Bald fand jedoch diese Ansicht ihre Widerlegung, als EDM. PERRIER<sup>5)</sup> den genannten Limicolen in einem Bassin des Jardin des Plants in Paris entdeckte, wo dieser Wurm in einer grossen Menge vorkommen soll.

1) Beilage zu den Abhandl. der Petersburger Naturforscherversamml. p. 108.

2) E. RAY LANKESTER, Outline on some observations on the organisation of Oligochaetous Annel.; in: Ann. and Mag. nat. hist. Vol. VII. 1874. p. 90—104.

3) l. c. p. 94.

4) l. c. p. 93.

5) EDMOND PERRIER: Sur le *Tubifex umbellifer* (R. LANKESTER); in: Archives de Zool. expérim. et génér. Tom. IV. Nr. 4. Notes et Revue, p. VI. 1875.

Im Auftrage des Comités für die naturhistorische Landesdurchforschung von Böhmen, und vor Allem auf Anrathen meines hochgeehrten Lehrers Herrn Prof. Dr. A. FRITSCH habe ich mich dem Studium der einheimischen Annelidenfauna gewidmet. Zu diesem Zweck untersuchte ich zahlreiche Gewässer des mittleren Böhmens, und dadurch ist es mir gelungen manche erfreuliche Resultate aufweisen zu können. Vor Allem ist es hier das Auffinden des *Tubifex umbellifer*, den ich im August 1875 zum erstenmale zu Gesicht bekommen habe. Bei der anatomischen Untersuchung einer jungen *Nepheleis* bemerkte ich in der Speiseröhre einige Borsten, die offenbar einem mir ganz unbekanntem Limicolen angehörten; in kurzer Zeit darauf hatte ich schon die Gelegenheit den Wurm selbst zu sehen, als ich die Gewässer untersuchte, aus welchen früher die *Nepheleis* geholt wurde. Unweit meiner Vaterstadt Kaurzim, östlich von Prag, entspringt im Quadersand der Kreideformation ein kleiner Bach, der nach kurzem Verlauf sein Wasser der Elbe zuführt. Der Boden des Baches ist mit einer dicken Lage Sand und Schutt bedeckt; hier lebt der Wurm theils unter Steinen, theils im Sande 3—4 Cm. tief in ziemlich bedeutender Menge. Er fehlt aber gänzlich in den schlammigen Partien oder in feinem Sande, sowie auch im Wasserstrom selbst: zahlreich dagegen kommt er im Geröll und unter Steinen vor, die in einer geringen Entfernung vom Ufer herumliegen. In seiner Gesellschaft lebt hier auch *Phreoryctes filiformis*<sup>1)</sup>, von dem ich hier zwei Exemplare von 9 Cm. Länge bekam, und ferner ist hier von allen Oligochaeten nur noch *Lumbricus tetraëder* zum Vorschein gekommen.

Um nun den Wurm näher untersuchen zu können, sammelte ich eine grössere Anzahl Exemplare, welche in ein Aquarium gebracht wurden, dessen Boden mit Sand und mit grösseren Steinchen bedeckt war; die Würmer richteten sich hier ganz heimisch ein; sie zogen sich unter die Steinchen zurück, und zwar gewöhnlich in Gemeinschaft zu einem Knäuel ineinander gewirrt, eine Erscheinung, die auch bei vielen andern Limicolen zu beobachten ich zahlreiche Gelegenheit hatte. War der Boden des Aquariums nur spärlich mit Sand bedeckt, so wurden von allen Seiten alle möglichen Gegenstände, Sandkörner, selbst eigene Excremente von den Thieren zusammengesleppt, um einen geräumigen Haufen für das Eingraben zu bilden. So hielten sich die Würmer, die frisch gefangen schön roth waren, ziemlich gut, doch konnte man

1) Die erste Nachricht von der Entdeckung dieses Anneliden und des *Phreoryctes filiformis* (*Nemodrilus filiformis* Clap., *Phreoryctes Heydeni* Noll) findet man in den Sitzungsber. d. kön. böhm. Gesellsch. d. Wissensch. 29. Oct. 1875: »Beitr. zur Oligochaetenfauna Böhmens«.



bemerken, dass ihnen ein längeres Leben in der Gefangenschaft nicht besonders zusagte, indem sie nach einiger Zeit allmählig erblassten, was wohl dem eingetretenen Nahrungsmangel zugeschrieben werden kann; ferner stellte sich auch die sonderbare Erscheinung ein, dass die geschlechtsreifen Individuen ihre Geschlechtsproducte verloren und endlich zu Grunde gingen. Hierin ist also das Verhalten dieses Wurmes ein anderes als bei den andern Limicolen; die Gattungen *Limnodrilus* und *Tubifex* liessen sich ein ganzes Jahr hindurch im Aquarium halten; dabei vermehrten sie sich so rapid, dass von Zeit zu Zeit immer eine Partie von ihnen aus dem Aquarium, welches nicht allzu geräumig war entfernt werden musste.

**Aeusserere Merkmale.** E. RAY LANKESTER hat, wie bereits erwähnt worden ist, von »*Tubifex umbellifer*« eine genauere Beschreibung geliefert; doch konnte ich mich bei meiner Untersuchung leicht überzeugen, dass diese Art in ihren anatomischen Verhältnissen von der Gattung *Tubifex* wesentlich abweicht und sich mehr dem *Limnodrilus* nähert, so dass die Nothwendigkeit, für diesen Wurm ein neues Genus aufzustellen, unvermeidlich ist; demzufolge nenne ich den Wurm *Psammoryctes umbellifer*.

Der Körper des *Psammoryctes* ist walzenförmig, etwa 0,8 Mm. dick und 3—4 Cm. lang; die Zahl der Segmente schwankt zwischen 70—90. Das vorderste Segment, das Kopfsegment, spitzt sich zu einem fast dreieckigen Kopflappen zu (Fig. 2 *lp*), der so lang ist, als der hinter ihm sich befindende Mundlappen. Das vorderste Körperende ist gelblich roth, der mittlere Theil des Körpers lässt zahlreiche rothe Blutgefässe hindurchschimmern; mit der Loupe sieht man das Rückengefässentweder als eine rothe Zickzacklinie oder in Blutpunkte aufgelöst, je nachdem sich der Wurm streckt oder zusammenzieht.

Die auf den Kopflappen folgenden fünf Segmente zeigen eine deutliche Zusammensetzung aus je zwei ungleichen Ringeln, von denen die unteren, welche breiter sind, Borsten tragen. Am ganzen Körper findet man in der Haut Drüsen in Form glänzender, zackiger Gebilde, wie sie schon D'UDEKEM bei *Tubifex* <sup>1)</sup>, BUCHHOLZ bei *Enchytraeus* <sup>2)</sup>, RATZEL bei

1) S. D'UDEKEM, Histoire naturelle du *Tubifex* des Ruisseaux; in: Mém. cour. et Mém. des Sav. etc. d. l'Acad. Belg. XXVI. 1854—55.

2) BUCHHOLZ, Beiträge zur Anat. d. Gatt. *Enchytraeus* etc.; in: Schriften der königl. Phys.-Oekonom. Gesellsch. zu Königsberg. III. 1862.

Lumbriculus<sup>1)</sup> und LEYDIG bei mehreren Annulaten<sup>2)</sup> gesehen und beschrieben haben.

Die Borsten (Fig. 3, 4, 5) selbst hat LANKESTER sehr genau beschrieben und abgebildet<sup>3)</sup>; nur muss ich bemerken, dass die Form, wie sie bei ihm sub Fig. 4c abgebildet ist und welche man in Gruppen zu je 3—2 beisammen vom 11. Segmente angefangen bis zum Körperende an der Rücken- und Bauchseite des Körpers findet, nicht dieselbe ist wie bei Lumbriculus (wie R. LANKESTER angiebt), vielmehr ist sie übereinstimmend mit der Gestalt der Borsten von Tubifex Bonneti Clap. Die Form der Borsten bei Lumbriculus ist auf der Fig. 6 gegeben. Die Borsten, die sich an den vorderen zehn Segmenten längs der Bauchseite hinziehen, sind der Gestalt nach ähnlich denen bei Limnodrilus Udekemianus. An den ersten zehn Segmenten der Rückenseite findet man endlich eine dritte Form der Borsten, nämlich die kammförmigen, welche mit den Haarborsten hier die Gruppen zu je 3—6 bilden. Die Veränderlichkeit der Anzahl von kammförmigen Borsten und Haarborsten haben ausführlich R. LANKESTER<sup>4)</sup> und E. PERRIER<sup>5)</sup> behandelt.

Die Haarborsten waren ohne Zweifel die Ursache, dass man unsern Wurm für einen Tubifex hielt; die kammförmigen Borsten wurden nicht berücksichtigt. Wenn aber die Borsten thatsächlich ein constantes Gattungsmerkmal sind, wie es ja bisher alle Autoren zugeben und deswegen auch CLAPARÈDE die Gattung Limnodrilus vom LAMARK'schen Tubifex ausgeschieden hatte: dann muss auch LANKESTER's Tubifex umbellifer nicht nur wegen der schon oben erwähnten Formen der Borsten, durch welche er gleichsam ein Verbindungsglied zwischen Tubifex und Limnodrilus erscheint, sondern auch wegen dieser kammförmigen Borsten von der Gattung Tubifex getrennt werden. Ich halte aber die Borsten nur für äussere Gattungs- oder besser Artenmerkmale: denn eine jede Limicolenspecies, die ich untersuchen konnte, zeichnet sich auch durch eine Eigenthümlichkeit in der Bildung der Borsten aus. Ein wichtigeres Merkmal zur Charakteristik der Gattungen bildet aber die innere Organisation, und darunter wieder hauptsächlich die Geschlechtsorgane.

**Der Darmcanal** hat, wie es bei allen Oligochaeten der Fall ist,

1) FRITZ RATZEL, Beiträge zur anatom. u. system. Kenntniss d. Oligoch. Diese Zeitschr. Bd. XVIII. p. 563—594. Taf. 42.

2) LEYDIG, Ueber die Anat. des Phreoryctes Menkeanus. Archiv f. mikroskop. Anat. Bd. I. 1860.

3) l. c. p. 92.

4) l. c. p. 93.

5) l. c. p. VIII. Notes et Revue.

einen einfachen, geraden Verlauf ohne Windungen zu bilden. Der Darm selbst entsteht im sechsten Segment, die Darmabschnitte sind im sechsten, siebenten und achten Segment viel enger als die in den nachfolgenden Segmenten; diese Erscheinung kommt bei den von mir beobachteten Tubifex- und Limnodrilusarten nicht vor. Die äussere Umkleidung des Darmes wird hier wie bei allen Oligochaeten durch eine braune, zellige Schicht gebildet, die man schon lange kennt und als eine rings um den Darm ausgebreitete Leber deutet. Bei den Limnicolen *Tubifex Bonneti*, *Limnodrilus Udekemianus* und anderen, welche auf das Leben im lehmigen Sumpfboden angewiesen sind, entwickelt sich an dem Darmrohr, eigentlich auf der Lebermasse, eine dicke Schicht von schwarzem Pigment, das in Form kugliger Körperchen die ganze Speiseröhre vom sechsten Segmente an bis zum Körperende bedeckt. Die Arten dagegen, welche ich nur im sandigen Boden aufgefunden habe, wie *Tubifex coccineus*<sup>1)</sup> und *Psammoryctes umbellifer* entbehren dieses schwarze Pigment und dadurch ist auch die äussere Färbung derselben lebhaft roth. Dasselbe Verhältniss kann man auch bei *Lumbriculus variegatus* beobachten: die im schlammigen Boden lebenden Thiere sind immer dunkel wegen des erwähnten Pigments am Darmrohr, wo hingegen die Würmer, welche im Sande unter Steinen ihr Leben zubringen, kein schwarzes Pigment besitzen und dadurch schön roth sind.

**Das Gefässsystem** besteht ebenso wie bei den verwandten Gattungen *Tubifex* und *Limnodrilus* aus einem Rücken- und Bauchgefäss, die durch Seitengefässschlingen verbunden sind. Die völlige Kenntniss dieses Systems erfordert aber eine genauere Beachtung.

Das Rückengefäss spaltet sich im zweiten Segment in zwei Aeste, die nach vorn gerichtet in das erste Segment reichen, wo sie sich unter das Gehirn biegen und jederseits eine Schlinge bilden, und indem sie sich nach unten begeben, verbinden sie sich zu einem Bauchgefäss. Dieses steht im ganzen Körper im continuirlichen Zusammenhange mit dem Rückengefäss. In jedem der ersten sieben Segmente findet man paarweise vielfach verschlungene, schwer zu verfolgende Gefässwindungen; im achten Segment ist ein contractiles, stark pulsirendes Herz (desgleichen bei *Tubifex* und *Limnodrilus*); das Pulsiren zeigt sich auch an den Gefässschlingen des neunten bis zwölften Segments, wo auch die andern von D'UDEKEM<sup>2)</sup> bei *Tub. rivulorum* angegebenen Eigenthümlichkeiten vorhanden sind. In der hinteren Körperhälfte sieht

1) FR. VEJDOVSKY, Beiträge zur Oligochaeten-Fauna Böhmens. Sitzungsberichte d. kön. böhm. Gesellsch. d. Wiss. 1875.

2) l. c. p. 20—21.



man, dass das Bauchgefäss in einem jeden Leibessegment zwei Gefässpaare entsendet, das eine Paar, die Intestinalschlinge (Fig. 7 c), windet sich dicht um den Darmcanal, ist in manchen Segmenten schwer wahrzunehmen, nachdem es grösstentheils mit Pigmentkörperchen bedeckt ist, so dass es manchmal scheint, es fehle gänzlich. Will man diese Schlinge leicht sehen, so muss man es bei auffallendem Licht thun; dann tritt sie deutlich hervor. Man bemerkt dabei auch ein dichtes Gefässnetz an der Darmwand (Fig. 7 e); dieses Gefässnetz hat seinen Ursprung aus zahlreichen dünnen Gefässzweigen, die, vom Rückengefäss ausgegangen, nach allen Richtungen ausserordentlich feine, zahlreiche Capillaren entsenden. Dieses Darmgefässnetz kann man auch bei *Limnodrilus* und *Tubifex*, aber nur bei auffallendem Lichte sehen; am besten eignet sich dazu *T. coccineus* deshalb, weil hier nur spärliche Pigmentzellen sich hinderlich der Beobachtung entgegenstellen.

Das andere Paar der Seitenschlingen (Fig. 7 d) hat im unteren Drittel des Rückengefässes eines jeden Segments seinen Anfang. Es ist deutlicher zu sehen, obwohl das Blut, welches es führt, ziemlich blass ist, so dass auch hier der ganze Verlauf dennoch schwierig zu verfolgen ist. Der Verlauf lässt sich ungefähr so beschreiben: Die Gefässschlinge geht vom Rückengefäss in die Leibeshöhle, wendet sich nach vorn, bildet längs der Körperwand zahlreiche Windungen, kehrt zurück und verbindet sich mit dem Bauchgefäss. Die Dissepimente können sehr leicht zerreißen, und dann dringt oft eine solche Schlinge in das folgende hintere Segment ein, wo es dann den Anschein hat, dass das Rückengefäss des vorderen Segments eine Perivisceralschlinge in das sich folgende Segment entsende.

Dieselben Gefässschlingen, welche auch *Tubifex* und *Limnodrilus* besitzen, sind also auch bei *Psammoryctes* vorhanden. Bei der Feststellung der Gattung *Limnodrilus* hat CLAPARÈDE als ein wichtiges Merkmal auch das angeführt, dass hier ein cutanes Gefässnetz vorkommt, welches dadurch entsteht, dass die Perivisceralschlingen sich in feine Capillaren in der Haut verzweigen. Dieses cutane Gefässnetz habe ich jedoch auch bei *Tubifex coccineus* beobachtet, wo es noch deutlicher hervortritt als bei den einheimischen *Limnodrilus Udekemianus* und *Hoffmeisteri*; es geht dadurch hervor, dass das Gefässsystem bei den Tubificiden mehr als Arten- als Gattungscharacter anzusehen ist.

**Die Segmentalorgane** des *Psammoryctes*, welche äusserst schwer zu beobachten sind, stimmen im Allgemeinen mit denen der andern Limnicolen überein; die Blasen, welche an den Segmentalorganen bei *Tubifex* und *Limnodrilus* vorkommen, findet man nicht bei *Psammo-*

ryctes: die Wände dieser Organe sind nur einfach drüsig (Fig. 8), etwa wie bei Lumbriculus.

**Die Fortpflanzungsorgane.** Zur Zeit der Geschlechtsreife erstrecken sich die Genitalien vom neunten bis zum fünfzehnten und oft bis zum zwanzigsten Segment; ihre Anlage ist im Allgemeinen eine solche: Hoden findet man im neunten und dann vom zwölften bis oft zum zwanzigsten Segment, Receptacula seminis liegen im zehnten Segment. Das elfte und zwölfte Segment sind bei geschlechtsreifen Individuen durch einen drüsigen Gürtel deutlich, dagegen unterscheiden sich bei jungen Exemplaren diese Segmente von den übrigen dadurch, dass sie etwas schwächer entwickelte Borstchen tragen, die bei der völligen Entwicklung der Genitalien ganz verschwinden.

Der ganze männliche Geschlechtsapparat besteht aus folgenden Theilen: Hoden, zwei Samenleiter, zwei Samenblasen mit zwei Kittdrüsen, und zwei chitinösen Penes. Die weiblichen Genitalien werden gebildet aus zwei Ovarien, zwei Eileitern und zwei Receptacula seminis.

Der Theil der Hoden, welcher nach hinten liegt (Fig. 2 t'), zeichnet sich durch eine feste Membran aus, ist aber ziemlich übereinstimmend in der Form mit denen bei Tubifex und Limnodrilus. Wie im vorderen als auch im hinteren Theil der Hoden findet man alle Stadien der Spermatozoen, wie es schon manche Forscher bei manchen Anneliden beschrieben und abgebildet haben. Die Spermatozoenkügelchen haben eine graue Farbe; ihre Membran ist mit feinen Gefässchen durchsetzt, so dass der ganze Hoden dann ein gelbliches Aussehen bekommt. Bei vielen Individuen fand ich die Spermatozoen auch im elften Segment: ob sich hier der dritte Hoden befindet, welchen CLAPARÈDE bei Tubifex Bonneti<sup>1)</sup> beschreibt, kann ich nicht bestätigen, da es meiner Ansicht nach nur durch die Beobachtung des Entwicklungsganges bewiesen werden kann. Die Spermatozoen, die ich hier gesehen habe, konnten auch möglicher Weise aus dem geplatzten Hoden in diese Segmente gelangt sein.

Fast in allen Individuen fand ich in dem Hoden eine grosse Menge Cysten mit Pseudonavicellen und dann alle Entwicklungsstadien derselben. Die Pseudonavicellenbehälter massen 0,014—0,02 Mm., die Pseudonavicellen selbst 0,004—0,006 Mm. Länge und 0,004—0,002 Mm. Breite. Die aus denselben entwickelten und der Gattung Monocystis Stein angehörenden Gregarinen hatten 0,25—0,4 Mm. Länge. In zwei andern Würmern kamen in dem hintern Theile des Hodens Scolexstadien des Caryophyllus mutabilis zum Vorschein.

1) CLAPARÈDE, Recherches sur l'Anat. des Oligoch.; in: Mèm. d. l. Phys. et d'H. nat. de Genève. Tom. XVI. 1862 (p. 234).



Die reifen Spermatozoen zerreißen die Membran des Hodens und flottiren dann frei in der Leibeshöhle; die meisten von ihnen häufen sich im elften Segment an die bewimperten Samentrichter (Fig. 2 u. 9 *st*), um mittelst der Wimpern in den Samenleiter (Fig. 2 u. 9 *vd*) hingetrieben zu werden. Sie müssen dann den Weg aus dem Samentrichter in den Samenleiter antreten, von da aus gehen sie in die Vesicula seminalis (Fig. 2 u. 9 *vs*), an welcher die Kittdrüse (*kd*) eingepfropft ist, ferner ist da ein Kittgang (*kc*), ein Atrium (*at*) und eine Scheide (*w*) mit einem ausstülpbaren Penis (*p*).

Die Samentrichter (Fig. 9 *st*), welche, wie bei *Lumbriculus*, eine tellerförmige Gestalt haben, messen im Durchmesser 0,166 Mm. Der Samenleiter (Fig. 9 *vd*) ist eng, vielfach gewunden, reicht aus dem elften und zwölften Segment manchmal auch bis in das vierzehnte Segment hinein (Fig. 2 *vd*); seine Breite beträgt 0,05—0,055, sein Lumen 0,0022 Mm. Was die Zusammensetzung dieses Samenleiters anbelangt, so ist sie dieselbe, wie CLAPARÈDE bei *Limnodrilus* angiebt. Die Bewegung des Samens befördert ein Flimmerepithel, mit welchem die inneren Wandungen des Samenleiters ausgestattet sind.

Der Samen gelangt dann in eine grosse Blase (Fig. 9 *vs*), deren Wandung aussen drüsig, inwendig aber ebenfalls mit Flimmerepithel ausgekleidet ist; diese Blase, welche ich als Vesicula seminalis deute (jedoch nicht im Sinne CLAPARÈDE's, welcher als Vesicula seminalis die Kittdrüse beschrieben), ist kugelförmig, meist 0,195—0,277 Mm. im Durchmesser und enthält immer sich bewegende Spermatozoen.

In die Wand dieser Vesicula ist das Organ eingepfropft, welchem CLAPARÈDE irrthümlich die Function der Vesicula zuschreibt. Es ist dies ein beträchtlich grosser Complex von Drüsenzellen (Fig. 9 *kd*), die mit deutlichem Nucleus und Nucleolus und einem äusserst feinkörnigen Inhalt, der Kittmasse, gefüllt, dieselbe mittelst feiner Canälchen in die Vesicula ausleeren. Hier mengt sich die Kittmasse mit den anlangenden Spermatozoen und schreitet dann weiter fort.

Die Vesicula seminalis, welche im zwölften Segment liegt, entsendet einen andern Canal in das elfte Segment zurück. Dieser Canal weicht in seiner ganzen Zusammensetzung von dem beschriebenen Samenleiter wesentlich ab und kommt weder bei *Tubifex* noch bei *Limnodrilus* vor. E. RAY LANKESTER bespricht diesen Apparat folgendermassen:

»This species of *Tubifex* differs further from *Tubifex rivulorum* in the narrowness and elongations of that part of the male efferent duct which lies between the enlargement upon which the gland called »seminal vesicle« by CLAPARÈDE is grafted and the proper penis. This portion, unlike what occurs in *T. rivulorum* or the two species



figured by CLAPARÈDE, is non glandular, and resembles the corresponding part in *Limnodrilus*. This is a very important distinction«.

Diesen »Kittgang« (Fig. 9 *kc*) halte ich als das beste Gattungsmerkmal für das Genus *Psammoryctes*, da er nur hier und sonst nirgends beobachtet wurde. Ich will daher dieses Organ etwas genau beschreiben. Der Canal erreicht ungefähr den vierten Theil der Länge des eigentlichen Samenleiters, seine Breite beträgt bei den entwickeltsten Individuen 0,075 — 0,09 Mm.; doch ist dieses Ausmaass nicht constant, nachdem, freilich nicht bei allen Exemplaren (wahrscheinlich bei den, welche sich schon begattet haben), einige kleinere oder grössere, elliptische oder rundliche Anschwellungen, die der Grösse nach den Zellen in der Kittdrüse gleichkommen, den gleichförmigen Verlauf des Canals stellenweise unterbrechen. Ich vermute, dass diese Anschwellungen von den Kittballen herrühren, welche, mit Spermatozoen gemengt, auf dem Wege zum Penis sich hier anstauen und so das Dickwerden des Kittganges verursachten. Auch im inneren Bau unterscheidet sich dieser Gang bedeutend von dem Vas deferens; denn während dieses in seinen Wänden einzellige, ringelförmige Fibrillen zeigt, findet man hier nur längliche Fasern, welche gerade das Anschwellen ermöglichen, wenn die Kittballen in das Innere eingelaufen sind und sich hier angehäuft haben. Auch die Auskleidung mit Flimmerepithel findet hier nicht statt; wahrscheinlich wird die Bewegung durch die feinkörnige Masse der Kittdrüse ermöglicht.

Der Kittgang heftet sich an ein drüsiges, flaschenförmiges Organ, welches schon von manchen Forschern beschrieben ist<sup>1)</sup> und welches auch bei den übrigen Tubificiden in verschiedenen Gestalten vorkommt. Es führt den Namen Atrium und steht mit der Scheide, in welcher der Penis liegt, in einer directen Verbindung. Bei der Mündung des Atriums auf der Basis der Scheide entdeckte ich bei einem jeden Individuum eine Anzahl von langen, nadelförmigen Körperchen (Fig. 9 *gb*), welche ich auch bei *Enchytraeus vermicularis* in dem Samentrichter zu beobachten Gelegenheit hatte. Ich konnte bisher noch nicht dieselben Gebilde einer näheren Untersuchung unterziehen, was den zukünftigen Forschungen vorbehalten ist.

Die breite, becherförmige Scheide, in welcher der Penis steckt, zeigt in ihrer Bildung wesentliche Unterschiede von der des *Tubifex*; dagegen stimmt sie mit der des *Limnodrilus* ganz überein. Der durch chitinöse Theile gebildete Penis (Fig. 9 *p*) ist härter als die übrigen Ge-

1) D'UDEKEM a. a. O., CLAPARÈDE a. a. O., DORNER, Ueber d. Gattung *Branchiobdella*. Diese Zeitschr. Bd. XV.

schlechtsorgane und fester als die Körperbedeckung, erreicht aber nie eine solche Festigkeit, wie sie bei *Limnodrilus Hoffmeisterii* und *Udekemianus* vorkommt; andererseits ist er jedoch viel härter als die kaum wahrnehmbare Röhre des *Tubifex*. Die Chitinröhre des *Psammoryctes* biegt sich unter dem Druck des *Pressoriums* in zahlreiche Falten, im Glycerin verschwindet ihre braune Färbung fast völlig, was nicht der Fall bei *Limnodrilus* ist. Die Länge des Penis ist bei *Psammoryctes* 0,37 Mm.

Die weiblichen Geschlechtsorgane nehmen ihren Anfang in zwei birnförmigen Ovarien, die von einer besonderen Hülle umschlossen im elften Segment auf dem *Dissepimente* zwischen dem neunten und zehnten Segment befestigt sind. In diesen Eierstöcken sieht man eine grosse Menge kleiner Eier, die nacheinander zur Reife gelangen: sie sind hier ihrem Grade der Entwicklung nach so aufgehäuft, dass die reiferen mehr nach hinten, die minder reifen gegen die Spitze hin gelagert sind. Höchst eigenthümlich ist das Verhalten der Eier auf ihrem weiteren Wege. Während einige Forscher dafür halten, dass die Membran des Ovariums zerreisst und die reifen Eier in der Leibeshöhle flottiren, stellte *CLAPARÈDE* das fest, dass die Eier durch die »*gaîne dissepimentale*« zwischen dem elften und zwölften Segment von dem hinteren Hoden getrennt sind, also nicht im Körper flottiren. Und dasselbe ist bei jedem geschlechtsreifen *Tubifex*, *Limnodrilus* und *Psammoryctes* wahrzunehmen, dass die reifen Eier in einem besondern Sack sich befinden und dann durch einen wirklichen Eileiter, in den der Samenleiter eingefügt ist, nach aussen kommen. *CLAPARÈDE* liefert auch eine Zeichnung von Membranen, welche durch die Penisscheide durchgehen und den Eileiter bilden sollen. Diese Membranen war ich nicht im Stande bei *Limnodrilus Udekemianus* und auch bei *Tubifex Bonneti* zu finden; dagegen glückte es mir bei *Psammoryctes* die Eier in dem Momente beobachten zu können, wo sie gerade zur Aussenwelt gelangten (Fig. 9 v) und dabei sich ausser der Scheide befanden. Dadurch lässt sich auch die von *D'UDEKEM*<sup>1)</sup> beschriebene und abgebildete »*Matrice*« nachweisen, welche mit der Membran des Ovariums zusammenhängt und wodurch es auch deutlich wird, dass der Samenleiter (wenigstens das Atrium) in den Eileiter eingefügt ist.

Die genannte Membran bildet einen langen, manchmal bis zum achtzehnten Segment sich erstreckenden Sack, der auf der unteren Seite der Speiseröhre liegt und nur dann sichtbar ist, wenn er reife Eier enthält. In die Membran münden die beiden Ovarien und die Eier fallen hinein, wenn

1) a. a. O. p. 24—25. Taf. III, Fig. 3. 5.

sie entwickelt sind, um von da aus den Weg in die Cloake anzutreten, was ich, wie erwähnt worden ist, bei einem Individuum zu sehen Gelegenheit hatte; doch konnte ich die Eileiter nicht weiter zurückverfolgen, als nur so, wie es bei Fig. 9 abgebildet ist. Ob die Ineinander-sackung des Kittganges und der Vesicula seminalis in den Eileiter stattfindet, ist mir also nicht möglich zu entscheiden. Jedenfalls muss aber angenommen werden, dass die Eier thatsächlich durch dieselbe Oeffnung nach aussen gelangen, wie der Penis mit den Spermatozoen, und dass der Gang, in welchen ich das Atrium eingefügt gesehen habe, der eigentliche Eileiter ist. Dann kann nicht das richtig sein, was E. RAY LANKESTER<sup>1)</sup> sagt: »The view advanced by D'UDEKEM<sup>2)</sup>, that the penis in Tubifex is invaginated in the oviduct, is supported by CLAPARÈDE. That is really no evidence to support this view; and, as stated by both these authors, it is purely hypothetical, favoured chiefly by the fact that no true oviduct has been found. The ripe ova descend through the septa of several segments in a Tubifex rich in ova, and they thus recede to a very considerable distance from the male genital opening. Hence it is difficult to comprehend how this can act as the orifice for the escape of the ova. The manner of the deposition of ova can only be decided by observation, which is very difficult in this matter«.

Eine nicht minder wichtige Function ist auch den Organen zugetheilt, welche unter dem Namen Receptacula seminis bekannt sind (Fig. 2 rs) und bereits hinsichtlich des Baues von D'UDEKEM bei Tubifex rivulorum (glandes capsulogènes) beschrieben wurden. Sie öffnen sich auch bei Psammoryctes an der Bauchseite des zehnten Segments; ihr Volum nimmt zu, wenn sie mit Spermatozoen angefüllt sind, und noch mehr, wenn aus den letzteren die Spermatophoren gebildet werden, wodurch dann die langen Canäle der Receptacula eine mehr oder minder ungleichförmige Gestalt einer Perlschnur bekommen. Es wird von besonderem Interesse sein, einen kurzen Rückblick darauf zu machen, wie diese Spermatophoren nach und nach zur richtigen Kenntniss gelangt sind; denn alle Naturforscher, die sich mit der Anatomie der Tubificiden und anderer verwandten Limicolen beschäftigt haben, erklärten sich verschiedener Weise über die Natur dieser Gebilde.

Schon DUGÈS<sup>3)</sup>, der seine Nais filiformis (Tubifex) anatomisch bearbeitet hatte, kannte die Spermatophore, wie er sie auch beschrieben

1) a. a. O. p. 98.

2) v. SIEBOLD war der erste, der die Ineinandersackung des Samenleiters in den Oviduct bei Tubifex erkannte. S. Vergl. Anat. p. 228.

3) ANT. DUGÈS, Recherches sur la Circul., la Respir. et la Reproduct. des Annélides abranches; Ann. de Scienc. nat. XV. 1828. Pl. 7. Fig. 2. 4, p. 320—321.



und abgebildet hat. Er hatte jedoch die Receptacula als Hoden angesehen und konnte sich über die Natur der Spermatophore nicht richtig entscheiden, indem er die Frage legt: »Sont-ce des Entozoaires parenchymateaux? sont-ce des animalcules spermatiques?»

v. SIEBOLD<sup>1)</sup> war schon überzeugt über die wahre Bedeutung dieser Gebilde und sagt: »Bei Saenuris, Euaxes und Nais ist mir immer aufgefallen, dass zur Zeit der Brunst von den vorderen beiden Geschlechtsöffnungen zwei Blindsäcke in die Leibeshöhle hinabragen, welche Samenfeuchtigkeit und längliche Spermatozoidenbündel enthalten, zwischen welchen aber niemals in der Entwicklung begriffene Spermatozoidenzellen bemerkt werden können«.

•Auch BUDGE<sup>2)</sup> bespricht und bildet sie ab von *Tubifex rivulorum*; aus seiner Beschreibung dieser »sonderbaren Körper«, deren Zweck er nicht kannte<sup>3)</sup>, geht hervor, dass er nicht allein die Spermatophore von *Tubifex*, sondern auch von *Limnodrilus* beobachtet hatte, was auch seine Abbildungen, die ziemlich sorgfältig ausgeführt sind, beweisen.

D'UDEKEM<sup>4)</sup> spricht sich in seinem vortrefflichen Werke über die betreffenden Körper folgendermassen aus: »De plus on trouve dans les glandes capsulogènes des corps particuliers dans les quels se développent de fibres très-allongées. Ces corps, en form de tubes, transparents, plus ou moins longs, font quelquefois plusieurs circonvolutions. L'une de leurs extrémités est atténuées, l'autre est renflée.

Ils sont formés d'une parois transparente dont l'intérieur est garni de longues fibres plus ou moins tournées en spirale«.

In den »Études anatomiques etc.« hat CLAPARÈDE<sup>5)</sup> aus den Samentaschen des *Clitellio arenarius* einen Parasiten unter dem Namen *Pachydermon acuminatum* abgebildet und beschrieben wie folgt: »Opalinoïdes à substance corticale épaisse très-refringente et bien distinct de la substance centrale«. Ohne eine Beschreibung zu geben, bildet CLAPARÈDE ab in seinem vortrefflichen Werke über die Oligochaeten<sup>6)</sup> ein anderes *Pachydermon elongatum* als »opalinoïde parasite du receptacle de la semence du *Clitellio ater*«.

Man muss sich wundern, dass CLAPARÈDE, der diese Spermatophore

1) a. a. O. p. 228.

2) BUDGE, Ueber die Geschlechtsorg. von *Tubifex rivulorum*. Arch. f. Nat. Jahrg. 16. 1850. Bd. 1.

3) Prof. LEUCKART erwähnt im »Berichte« 1848—53, dass man nicht selten in den Samentaschen des *Tubifex Spermato-phore* auffindet.

4) a. a. O. p. 26.

5) Études anatomiques sur les Annel., Turbell. etc.; in Mém. de la Soc. de Physique et d'hist. nat. de Genève. Tom. XVI. 1862. p. 156. Pl. IV. F. 1.

6) Recherches sur l'anat. des Oligoch. etc.

der Oligochaeten als parasitische Opalinen erklärte, erst mit METSCHNIKOFF<sup>1)</sup> ihre wahre Natur bei *Spio*, wo sie in den Segmentalorganen angetroffen worden sind, erkannte und sie als Spermatophore beschrieb. (Dieselben Spermatophore von *Spio* hat aber schon 1848 KÖLLIKER<sup>2)</sup> an der Körperoberfläche dieses Wurms gefunden und sie für Gregarinen gehalten. Er spricht sich darüber folgenderweise aus: »Vielleicht war dieses Körperchen eine durch den Einfluss des Seewassers unbeweglich gewordene Gregarina *Spionis* von längerer Gestalt als die vorhin beschriebenen.«)

Prof. R. LANKESTER<sup>3)</sup> erkannte die eigentliche Bedeutung der Spermatophore, indem er sie mit Opalinen verglichen hat: er fand sie nur bei den Individuen, die sich schon begattet haben; kein contractiler Behälter oder ein dem Nucleus vergleichbarer Körper ist bei ihnen vorhanden. Dabei liefert LANKESTER eine Beschreibung der Spermatophore von *Nais proboscidea*. Ein Jahr später publicirte er seine weiteren Forschungen über die Spermatophore bei andern Limicolen, wobei er verschiedene Formen dieser Gebilde unterschieden hatte und wo er auch die Spermatophore des *Psammoryctes* beschreibt und abbildet<sup>4)</sup>.

Nun würde es nothwendig erscheinen, zu dieser Beschreibung einige Bemerkungen anzuschliessen. Vor Allem, was die Spermatophore des *Psammoryctes* betrifft, haben dieselben bei einer bedeutenden Grösse eine verschiedene Gestalt, je nachdem die Spermatozoen sich zu verschiedenen Gruppen zusammengestellt und die Kittmasse darauf angesetzt hat. Am gewöhnlichsten stellt ein jedes Spermatophor einen spindelförmigen, sich nach hinten allmähig verjüngenden Körper dar, welcher nach vorn halsförmig ausgezogen (Fig. 11) und hier mit einer Oeffnung versehen ist. Manchmal findet man auch Spermatophore, die zwei- bis viermal perlschnurförmig eingeschnürt sind (Fig. 12), so dass es das Aussehen hat, als theile sich das Ganze in zwei, drei, vier neue Individuen. Das vordere halsförmige Ende ist mit dicht liegende Widerhaken besetzt und ist dem Rüssel eines Echinorhynchus nicht unähnlich. LANKESTER macht hiervon gar keine Erwähnung. Dieser Rüssel der Spermatophore bildet einen Gang mit einem engen Lumen, wodurch er mit Spermatozoenmasse in Verbindung steht. Das Innere

1) CLAPARÈDE und METSCHNIKOFF, Beiträge zur Entwicklung der Chaetopoden. Diese Zeitschr. 1869. Bd. XIX.

2) KÖLLIKER, Ueber die Gattung Gregarina. Diese Zeitschr. Bd. I. 1849.

3) Remarks on Opalina and its contractile Vesicles, on Pachydermon and Anneliden Spermatophors; in: Quarter. Journ. of micr. scienc. Vol. X. 1870.

4) On the Structure and Origin of the Spermatophors etc., in: Quarter. Journ. of micr. sc. Vol. XI. 1871.

des Spermatophores ist eine gleichfalls spindelförmige, homogene Substanz, welche aus Spermatozoen besteht, die hier entweder spiralig oder hin und her gewunden erscheinen. Dieses Spermatozoenbündel ist in einer sehr dicken Schicht Kittmasse eingeschlossen; diese trägt nach Aussen einen dichten Pelz von Samenfäden<sup>1)</sup>, welche eine Bewegung der reifen Spermatophore verursachen. Wie schon erwähnt ist ein jedes Spermatophor mit einem Rüssel versehen; doch ist dazu eine vorsichtige Präparirung nothwendig, wenn man ihn entdecken will und wenn er nicht abbrechen und dann dem Auge des Beobachters verschwinden soll.

Ueber den Ursprung und die Bildungsweise dieses Rüssels müssen noch genauere Studien, vor Allem eine chemische Untersuchung angestellt werden, was für zukünftige Arbeiten vorbehalten bleibt. — Die Bildung des Spermatophores selbst ist von nicht geringem Interesse. Schon oben wurde erwähnt, dass das Secret der Kittdrüse gleichzeitig mit den Spermatozoen gemischt durch die chitinösen Penes in die Receptacula eingeführt wird und hier den Stoff zur Bildung der Spermatophore liefert. Ich habe manchmal die Gelegenheit gehabt diese Bildung zu sehen und zu verfolgen; es war bei *Tubifex Bonneti*, *coccineus* und *Psammoryctes*. Die sich fortwährend bewegendenden Spermatozoen werden durch die Wimpern der innern Fläche der Receptacula zusammengetrieben, so dass sie sich spiralig zu einem spindelförmigen Körper zusammenstellen und dann von der Kittmasse bedeckt werden.

Ich fand die Spermatophore nicht allein in der Blase der Receptacula, sondern auch in deren Gängen, die früher gewunden waren, so lange sie leer waren; wenn aber Spermatophore sich in denselben befanden, bekamen sie gleich eine in die Länge gestreckte Lage, so dass die Receptacula bis ins dreizehnte Segment reichten und dann die Beobachtung der übrigen Organe schwierig machten.

Der Rüssel am Vorderende der Spermatophore ist auch ein wichtiges Merkmal für die Gattung *Psammoryctes*, denn er kommt weder bei *Tubifex* noch bei *Limnodrilus* vor. Bei *Tubifex Bonneti* und *coccineus* sind die Spermatophoren nicht bewimpert, das vordere Ende geht in eine conische Spitze aus (Fig. 13). Die Spermatophore des *Limnodrilus Udekemianus* (Fig. 14) zeigen an ihrer Oberfläche die vorragenden Enden der Spermatozoen, welche in einer spiralförmigen Anordnung in der Kittmasse befestigt sind.

1) Da ich derzeit noch keine vollständigen Beobachtungen über die Art der Befestigung der Spermatozoen in der Kittmasse angestellt habe, so fühle ich mich genöthigt, die Erklärung dieses Problems meinen späteren Arbeiten zu überlassen.



Ueber den physiologischen Zweck des Rüssels bei Psammoryctes habe ich zwar keine directen Beobachtungen anstellen können; doch darf ich auf Grundlage einiger Erfahrungen die Auffassung aussprechen, dass die Spermatozoenfäden ein Factor sind, der die Bewegung der Spermatoaphore zu den Eiern zu Stande bringt. Ueber die Function des Rüssels kann wohl meine Vermuthung durch eine Beobachtung unterstützt werden, die ich manchmal an *Tubifex coccineus* gemacht habe. Bei dieser Species habe ich manchmal Individuen gefunden, deren Geschlechtsorgane schon ausgeleert waren; weder Hoden noch Ovarien konnten wahrgenommen werden; die Receptacula seminis waren zerplatzt, die Samenleiter hie und da undeutlich. Im elften und zwölften Segment aber flottirten Spermatoaphore, welche ausgeleert waren, d. h. es waren hier nur noch die äusseren Schichten dieser Gebilde ohne Spermatozoen. Die Ursache dessen? Ich will nur die Vermuthung aussprechen, dass die Spermatoophoren mit Hülfe des Rüssels sich aus den Receptacula frei machten, sich durch Spermatozoen weiter bewegten und bis zu den Eiern gelangten, wobei jedoch die Membran der Eierstöcke mit Hülfe des Rüssels durchlöchert wurde und die Befruchtung der Eier erfolgte. — Jedenfalls ist der Rüssel der Spermatoaphore eine äusserst merkwürdige Erscheinung, zu deren genauer Erklärung noch viele sorgfältigen Beobachtungen nothwendig sein werden.

### Resultate.

Aus den vorhergehenden Beobachtungen geht hervor, dass der *Tubifex umbellifer* Lank. im Wesentlichen von der Gattung *Tubifex* abweicht und deshalb als eine neue Gattung, die ich *Psammoryctes* genannt habe, angesehen werden muss. Die Familie der Tubificiden enthält also jetzt die drei bekannten Gattungen: *Tubifex*, *Psammoryctes* und *Limnodrilus*, durch deren Vergleichung man zu folgenden Schlussfolgerungen gelangt:

1. Die Gattung *Tubifex* ist mit haarförmigen und gegabelten Borsten (die letzten nur in einerlei Form bei jeder Species) versehen. Die Gattung *Limnodrilus* hat nur gegabelte Borsten. Bei der Gattung *Psammoryctes* sind viererlei Formen von Borsten: kammförmige mit Haarborsten und zweierlei Formen der gegabelten Borsten.

2. Das Gefässsystem ist bei *Tubifex Bonneti* und *Psammoryctes umbellifer* dasselbe; *Limnodrilus*arten und *Tubifex coccineus* zeichnen sich durch ein cutanes Gefässnetz aus.

3. Die Segmentalorgane des *Psammoryctes* entbehren der Blasen, welche bei *Tubifex* und *Limnodrilus* vorhanden sind.

4. Die Geschlechtsorgane dieser drei Gattungen liegen in denselben Segmenten.

5. Der Samenleiter bei *Tubifex* und *Limnodrilus* geht direct in das Atrium über, die Kittdrüse, einer grösseren Blase (*vesicula seminalis*) entbehrend, ist unmittelbar an dem Atrium eingepropft.

6. Der Samenleiter des *Psammoryctes* führt zuerst in die grössere Blase (*vesicula seminalis*), an welcher eine Kittdrüse eingepropft ist. Die *Vesicula sem.* ist durch einen langen, dickwandigen Canal, den Kittgang, mit dem Atrium verbunden.

7. Das Atrium des *Tubifex* und *Psammoryctes* geht direct in das Begattungsorgan über, bei *Limnodrilus* ist dasselbe Organ durch einen mehr oder weniger langen Gang mit dem Penis verbunden.

8. Die Gattungen *Limnodrilus* und *Psammoryctes* sind mit chitinösen Penes versehen.

9. Die Samenmasse der Spermatophore bei *Tubifex* ist in eine resistente homogene Hülle in der Weise verpackt, dass die Samenfäden gänzlich in dieser stecken. Die beweglichen Enden der Samenfäden bei *Psammoryctes* und *Limnodrilus* ragen dagegen an der Oberfläche der Spermatophore hervor, und bieten diesen Gebilden den Anschein lebender Organismen dar.

10. Die Spermatophoren bei *Tubifex* und *Limnodrilus* haben keinen mit Widerhaken versehenen Rüssel, wie er den Spermatophoren des *Psammoryctes* eigenthümlich ist.

11. Die Eier gehen bei *Psammoryctes* in der That durch dieselbe Oeffnung wie die Spermatozoen heraus, jedoch nicht durch die Penisscheide, welche in den Eileiter invaginirt ist.

---

## Erklärung der Abbildungen.

### Tafel VIII.

Fig. 1. *Psammoryctes umbellifer* in der natürl. Grösse.

Fig. 2. Das vordere Ende desselben, mässig vergrössert, von der Bauchseite gesehen. Das Gefässsystem nur im 6., 7., 8. und 9. Segmente angedeutet, um die Gruppen der Borsten der ersten fünf Segmente deutlich erscheinen zu lassen. Die Speiseröhre in den Segmenten 10, 11, 12 und 13 entfernt, um die Anlage der Geschlechtsorgane zu zeigen.

- o*, Mundöffnung,
- s*, Borsten der Bauchreihen,
- h*, contractiles Herz,
- b*, das Bauchgefäss,
- gf*, dessen Gabelung im fünften Segment,
- c*, die Seitenschlinge des Bauchgefässes,
- lp*, der Kopflappen,
- dgt*, die Speiseröhre,
- t, t'*, Hoden,
- st*, die Samentrichter,
- vd*, Vasa deferentia,
- kd*, Kittdrüse,
- a*, Oeffnung der Geschlechtsorgane,
- v*, Eier,
- gr*, Gregarinen,
- cy*, encystirte Gregarinen.

Fig. 3. Kammförmige Borsten der ersten zehn Segmente der Rückenseite.

Fig. 4. Gegabelte Borsten der ersten zehn Segmente der Bauchseite.

Fig. 5. Gegabelte Borsten der übrigen Segmente der Rücken- und Bauchseite.

Fig. 6. Eine Borste des *Lumbriculus variegatus*.

Fig. 7. Zwei Segmente des hinteren Körperendes, mässig vergrössert, um das Gefässsystem zu zeigen.

- a*, das Rückengefäss,
- b*, das Bauchgefäss,
- c*, Intestinalschlinge,
- d*, Perivisceralschlinge,
- e*, das Gefässnetz des Speiserohres.

Fig. 8. Ein Stück des Segmentorganes.

Fig. 9. Der Geschlechtsapparat, stark vergrössert.

- st*, Samentrichter,
- vd*, Vas deferens,
- vs*, Vesicula seminalis,
- kd*, Kittdrüse,
- kc*, Kittcanal,
- at*, Atrium,
- w*, Scheide,
- p*, Penis,



*ovd*, Eileiter,

*v*, Ei,

*a*, Oeffnung beider Geschlechtsorgane,

*d*, ein Stück der Haut.

Fig. 10. Ein Receptaculum seminis, vergrössert.

*spf*, Spermatophore.

Fig. 11. } Spermatophore des *Psammoryctes umbellifer*, isolirt.

Fig. 12. }

Fig. 13. Ein Spermatophor des *Tubifex coccineus* Vejd.

*a*, vorderes Ende,

*b*, hinteres Ende, wo die Spermatozoen *d* sich gerade an den centralen Canal *c* umwinden. Das Spermatophor ist mit den Flächen *e* an die Wand des Receptaculum befestigt.

Fig. 14. Ein Spermatophor von *Limnodrilus Udekemianus*.



m

spf



δ

spf



3



a



12



14



13

a









## Von der Challenger-Expedition.

---

### Briefe

von R. v. Willemoes-Suhm an C. Th. v. Siebold. <sup>1)</sup>

#### VII.

H. M. S. Challenger, auf der Fahrt von Honolulu  
nach Tahiti, im August 1875.

Als wir von Süden kommend nach langer Fahrt endlich den Hafen von Yokohama erreichten, bekam ich die fröhliche Nachricht, dass ein alter Freund von mir, den ich in Peking geglaubt hatte, inzwischen nach Japan versetzt sei. Ich eilte nach Jeddo, um ihn wieder zu sehen und verbrachte jetzt sehr angenehme Tage in seinem gastlichen Hause. Dazu, wenn ich ausging, rings um mich herum die Tempel und Theehäuser der kaiserlichen Stadt. Es gab viel zu sehen und die ganze Zeit, wo das Schiff in Yokohama und Yokaska war, verging damit. Zwar besuchte ich oft den Fischmarkt in Yokohama, fing auch, wenn wir über Land gingen, einige Thiere, aber etwas Ordentliches wurde nicht fertig gebracht. Erst als wir Yokohama verliessen und den berühmten Fund-

1) Diesen unvollendeten Brief, welchen mein dahingeschiedener Freund wenige Wochen vor seinem Tode an mich gerichtet hat, erhielt ich am 4. Februar d. J. direct vom Challenger durch die Güte des Herrn Professor *Wyville Thomson* (datirt: Valparaiso den 9. December 1875) zugesendet. Ich erfülle hiermit die traurige Pflicht, diesen letzten Brief des Verstorbenen seinen früheren Briefen anzureihen. Es scheint fast, als habe eine Ermüdung den Schreibenden veranlasst die Feder aus der Hand zu legen, um demnächst diesen Brief zu vollenden. Sein bald darauf erfolgtes Erkranken hat *Willemoes* wohl nicht mehr zum Abschluss dieses Briefes kommen lassen. Dass aber auch dieser letzte Brief noch mit ungeschwächter Einsicht und Auffassung von den auf dem stillen Meere gewonnenen, die Tiefsee-Fauna betreffenden Funden niedergeschrieben worden ist, das wird der Leser obiger Mittheilungen mit Interesse, aber gewiss auch mit erneutem Bedauern des Verlustes eines so kenntnissreichen und vielerfahrenen Tiefsee-Forschers herausfühlen.

München, den 16. Februar 1876.

C. v. Siebold.



ort der Hyalonemen bei der Insel Enosima besuchten, kamen wir wieder in rege Thätigkeit, die während unseres Aufenthalts in Kobi und einer Fahrt in das japanische Binnenmeer um so weniger nachliess, als auf all diesen Fahrten häufig gedredgt wurde.

### I. An der japanischen Küste.

Schon bei der Beschreibung der Euplectellafundorte in der Nähe von Cebú hob ich hervor, dass dieser Schwamm, der auf der ganzen Erde in grossen Tiefen vorkommt, hier ins Flachwasser hinein von verschiedenen Tiefseeformen begleitet wird. Ganz ebenso ist es mit Hyalonema, das sowohl bei Setubal an der Portugiesischen Küste, wie bei Enosima an der japanischen von Tiefseethieren begleitet wird.

Die Geschichte der Hyalonema-Entdeckung ist bekannt genug: wahrscheinlich den Japanern schon seit Alters her bekannt, kamen sie mit Eröffnung des Landes in die Hände der Europäer, und es entspann sich jener Streit über ihre Natur, der noch in aller Leser Erinnerung ist und erst 1860 durch *Max Schultze's* Arbeit zum Abschluss gebracht wurde. Als die preussische Expedition unter Graf *Eulenburg* und mit ihr *Ed. v. Martens* in Japan war, versuchte letzterer natürlich ebenfalls Aufschlüsse über den Fundort der Schwämme und frische Exemplare zu erlangen, konnte aber in Enosima, der Insel in der Nähe der Bucht von Jeddo, wo man sie von jeher bekommen hatte, nichts weiter erhalten als einige Exemplare in Alkohol von zweifelhafter Frische. Versuche, sich selbst in den Besitz der Schwämme zu setzen, wurden nicht gemacht. Seitdem sind nun allerdings frische Exemplare in die Hände des Herrn Prof. *Hilgendorf* gekommen, der den Fischern Enosimas Spiritusflaschen zu diesem Zweck zurückliess und mit den Hyalonemen auch manche andere Thiere erhalten hatte, die sie an den Haken mit heraufbrachten. Aber es scheint, dass vor unserer Ankunft die Fischer nicht zu bewegen gewesen waren, Sachverständige mit auf den Fang hinaus zu nehmen, so dass über die Tiefe, in der die Hyalonemen gefangen werden, sowie über die mit ihnen zusammen vorkommenden Thiere genauere Angaben bisher nicht vorliegen.

Der Challenger dampfte am Morgen des 12. Mai, eines herrlichen Tages, um das Cap herum, hinter dem die kleine Insel Enosima liegt, wo Fischer, Priester und Theehausbesitzer ein gar idyllisches Dasein führen sollen. Wir befanden uns südwestlich wohl einige Meilen weit von der Insel und hielten in der Nähe des ersten besten Fischerboots, dessen Inhalt, bestehend aus eben gefangenen Hyalonemen, einem grossen Exemplar der Riesenkrabbe *Macrocheirus Kaempfferi*, mehreren Haifischen, einem *Macrurus Halosaurus* und *Beryx*, ans Schiff gebracht

wurde. Und damit hatten wir denn schon die für diese Localität charakteristischsten Thiere beisammen, und zwar ganz wie an der Küste Portugals: Hyalonema in Gesellschaft von grossen Haifischen, Beryx und dem grossäugigen Grenadierfisch! Von einem der Fischer, den wir an Bord nahmen, erfuhren wir nun, dass alle jene Böte, welche wir ringsherum liegen sahen, dem Fang der Tiefseefische und der Hyalonemen oblagen, die nach ersteren mit einem einfachen Haken und Köder angeln, während sie für letztere eine lange Leine, die mit vielen Haken der Länge nach besetzt und mit Gewichten beschwert ist, über den Meeresgrund ziehen. Im Laufe des Tages, den wir hier zubrachten, fingen sie auf diese Weise gar herrliche Sachen, die sie uns dann, während wir selber mit dem Fang beschäftigt waren, an Bord brachten. Und es war sehr günstig, dass wir diese Böte trafen, denn ohne sie hätten wir vielleicht niemals erfahren, dass wir uns auf dem Hyalonemagrund befanden, da, wie die Folge lehrte, unsere grossen Dredge- und Trawlapparate nicht im Stande waren, die fest in den Schlamm eingesenkten Hyalonemen zu entwurzeln. Es ging hier ebenso wie auf den Philippinen: der einfache Hakenapparat der Eingeborenen, für den einen bestimmten Zweck construirt, leistete mehr als unsere auf den Fang im Grossen und Ganzen eingerichteten Werkzeuge, aber letztere verschafften uns einen Ueberblick über die mit dem Hyalonema vorkommende Fauna. Die Tiefe, welche wir hier fanden, betrug 345 Faden.

Von Hyalonema erhielten wir in den Böten zwei Arten, die grosse H. Sieboldii und eine kleinere den Fischern von Enosima längst bekannte Art. Ich untersuchte die Thiere frisch und zerpupfte ihr Gewebe aus verschiedenen Körperteilen. Hierbei fand ich kleinere Kapseln (? oder Eier), in denen deutlich ein rundlicher körniger Körper eingeschlossen war, der mit einem reifen Embryo die grösste Aehnlichkeit hatte. Diese Körper waren 0,042 Mm. lang und 0,035 breit. Eine Differenzirung von äusserer und innerer Schicht war in dem eingeschlossenen Körper noch nicht zu beobachten. Samenfäden, auf die ich besonders mein Augenmerk richtete, konnte ich nicht entdecken.

Von Coelenteraten fanden sich sonst noch Pennatuliden, Mopsea und Isis, in deren Aesten schön rothgefärbte Exemplare von Hemieuryale sassen, sodann Antipathes und Korallen aus der Gattung Flabellum. Antipathes ist besonders hervorzuheben, weil es unter allen Coelenteraten eine derjenigen Gattungen ist, die bis in die grössten Tiefen gehen.

Von Echinodermen fanden sich Synapten, Holothurien, viele Ophiuriden und Asteriden, und unter den Seeigeln bekundeten Pourtalesia



und *Brissus*, die sich ausser *Spatangus* und *Amphidiscus* da vorfinden, den Tiefseecharacter eines Theils dieser Fauna.

Aphroditaceen und Clymenien vertraten nebst einer Nemertine die Würmer, erstere Familien, die bis zu den grössten Tiefen gehen, in denen überhaupt höhere organische Wesen sich finden (ca. 3000 Faden).

An der Schale der Riesenkrabbe *Macrocheiros Kaempfferi* sassen zahlreiche Exemplare einer leider damals nicht näher bestimmten Lepidide. Sonst fanden wir ausser zahlreichen Carididen und Peneiden, die fast niemals fehlen, eine kleine Mysidee, eine Munophide (die ich sonst noch niemals in so geringer Tiefe gefunden habe) und ein Pycnogonum.

Sehr interessant waren die Fische, denn jetzt stellte sich heraus, dass ein Grenadierfisch, den wir auf der Fahrt von der Admiralitätsinsel nach Japan schon oft in grossen Tiefen gefunden hatten, nichts Anderes wäre, als der von *Schlegel* beschriebene *Macrurus japonicus*. Ausserdem gab es zahlreiche Gadiden, Scopeliden, sowie *Beryx* und *Scorpaena*. Schöne schwarze Haifische mit glänzend grünen Augen vervollständigten unsere Sammlung.

Als allgemeines Resultat dieser Untersuchung des Hyalonemagrundes ergibt sich also, dass hier, ähnlich wie an der portugiesischen Küste und wie bei der Philippineninsel Cebú, eine Stelle ist, wo die Bewohner der Tiefen, zu denen im Grossen und Ganzen die Glasschwämme gewiss gehören, in verhältnissmässig flaches Wasser gehen, begleitet von einer ganzen Reihe von Tiefseeformen, welche in solchem für gewöhnlich nicht gefunden werden. In unserm Falle sind die betreffenden Tiefseegattungen, *Hyalonema* einerseits und andererseits *Antipathes*, *Brissus*, *Pourtalesia*, *Munopsis* (? *Macrocheiros*), die Scopeliden, *Macrurus* und vielleicht auch *Beryx*.

Zugleich ergab dieser Tag Näheres über den Aufenthaltsort der grossen Krabbe, die den für die Tiefseefische ausgeworfenen Köder mit ihren riesigen Armen fest erfasst und so von den Fischern gefangen wird.

Hier will ich gleich anfügen, dass wir auf der Rückfahrt von Kobi nach Yokohama noch zweimal in etwas grösseren Tiefen als die obige dredgten, nämlich in 565 und 770 Faden, wobei sich mehrere kleinere Exemplare einer *Umbellularia* fanden, die vielleicht von den bisher erhaltenen verschieden ist, ferner *Comatula*, ein *Hymenaster* und die aus den Tiefen des pacifischen Meeres schon öfters erwähnte *Calveria hoplacanthus* (Wyv. Thoms.). Ferner gab es da ausser gewöhnlichen Tiefseewürmern und Garneelen eine Menge von Fischen, die zum Theil mit den auf dem Hyalonemagrund in 345 Faden gefangenen identisch sind.



Während unseres Aufenthalts in der Bucht von Kobi-Hiogo am Eingang zur »Inland-sea« der Engländer habe ich häufig in der Dampfmaschine gedredgt und in ihr auch die japanischen Fischer beim Fange besucht oder ihre Netze durch unsere Leute heraufziehen lassen, wobei mir stets Dintenfische, Krabben (namentlich *Lupea*) und Fische in Menge in die Hände fielen, die ich durch das Schleppnetz nicht erhielt. Die Tiefen, in denen wir dredgten, waren von 7—14 Faden, wenn wir uns in der Nähe des Schiffs hielten, und bis zu 50, wenn wir weiter hinaus gingen. Ueberall aber fanden wir so ziemlich dieselbe Fauna in demselben schwärzlichen Schlamm Boden, der nur in der Nähe des Landes mit Meertang bewachsen war. Auf diesem fand ich *Membranipora* und *Balanus*, deren zahlreiche Larven ich auch an der Oberfläche fand — das erste Mal, seit ich Holstein verliess, wo mir *Cyphonautes* wieder zu Gesicht kam. Schwämme fand ich fast gar nicht, aber zahlreiche *Penatulas* und *Plexauren*. Von Echinodermen waren eine *Synapta* und eine *Holothuria* häufig, ein Seestern (*Archaster*) aber, sowie *Echinus* und *Schizaster* sehr gemein. Die Würmer waren durch grosse Massen eines *Chaetopterus* in dünnen, langgestreckten und manchmal dichotomischen Röhren, sowie durch *Nemertinen* vertreten, die zur Gattung *Cephalothrix* zu gehören schienen.

Von Cirripeden fand sich nur der schon erwähnte *Balanus*, während *Pollicipes*, die an der Küste bei Nangasaki so gemein sein soll, hier nie gesehen wurde. Im Uebrigen nichts als *Alpheus*, *Crangon*, *Carididen*, *Caprella*, *Squilla* und *Paguren*.

Unter den Mollusken erwähne ich eine *Bullaea* und eine grosse schwärzliche Nacktschnecke, sowie *Sepia*, *Loligo* und *Octopus*.

Sehr interessant war mir der Fund eines kleinen Fisches, den wir niemals von den Fischern, wohl aber fast immer erhielten, wenn der im Schleppnetz mit heraufgebrachte Schlamm durchgeseiht war, von blassröthlicher Färbung, ca. 3—4 Zoll lang und wie mehrere seiner nur in den Brackwassern, Aestuarien und Flussmündungen Ostasiens vorkommenden Verwandten, ganz blind. Es ist dies eine Art der Gattung *Amblyopsis*, vielleicht *A. hermannianus*, der um so interessanter ist, als sich bei ihm vor der Schnauze und am Kinn grubchenartige Organe finden, von denen *Moseley* an einem in Chromsäure gehärteten Exemplar Schnitte machte. Diese zeigten uns, dass an die Grübchen Nerven herantreten, und es ist wohl möglich, dass diese eigenthümlichen Organe, die an den von uns zu dem Zwecke conservirten Exemplaren näher untersucht werden müssen, Endapparate nervöser Natur enthalten, die das, was ihnen an Sinnesempfindungen durch das Gesicht abgeht, durch den Tastsinn ersetzen.

Während wir sodann durch die herrlichen Inseln und von Hügeln begrenzten Ufer der »inland sea« fuhren, wurde wieder oft Halt gemacht und geschleppnetzt, ohne uns indessen irgend etwas zu liefern, was wir in der Bucht von Kobi nicht auch schon gefunden hätten, nur waren die Thiere hier entschieden in spärlicherer Anzahl vertreten, wohl weil das mehr brackische Wasser des Binnenmeers ihnen weniger behagt. Nur eine grosse schöne Aphroditacee, die sich an einem für Fische vom Schiff ausgehaltenen Angelhaken fing, sowie ein Echiurid, der den Fischern als Köder dient und wohl im Schlamm dicht am Ufer vorkommt, waren für uns neu und in Hiogo nicht gesehen worden. Der 3—4 Zoll lange Wurm stimmt ganz mit den Merkmalen der Gattung *Echiurus* überein, hat aber hinten nicht zwei Hakenkränze, sondern nur einen.

Fällt Einem schon, wenn man so eine Liste der Gattungen übersieht, die sich im Flachwasser an der japanischen Küste finden, die Aehnlichkeit mit der Fauna unserer europäischen Küsten auf, so erstaunt man noch mehr über die Oberflächenthiere, die in mancher Beziehung denjenigen, die man an einem schönen Sommertage in der Bucht von Kiel findet, durchaus gleichen. Des *Cyphonautes* that ich bereits Erwähnung, und war nicht wenig erstaunt, als ich ausser Wurm- und Echinodermlarven, *Appendicularia* und *Peridinium* auch *Evadne* in grösster Menge hier vorfand. Und zwar scheint diese japanische Art von derjenigen an unsern Küsten nur sehr wenig verschieden zu sein, wohingegen eine Art derselben Gattung, die ich vor Kurzem an der Oberfläche der Bucht von Hilo (Hawaii, Sandwich-Inseln) fand, durch ihre Kleinheit von ihr abweicht. Es scheint also, dass *Evadne* eine im nordpacifischen Meer in der Nähe des Landes (denn auf hoher See fand ich sie nur einmal)<sup>1)</sup> weit verbreitete Daphnide ist. Ferner fand ich in der Bucht von Kobi mehrere Larven von *Polygordius*, aus denen ich den Wurm in unsern Gefässen erziehen und mich so mit einer Form vertraut machen konnte, die mir bisher noch nicht zu Gesicht gekommen war. Bei unserer Rückkehr, wenn ich meine Skizze mit *Schneider's* Abbildungen vergleichen kann, wird sich zeigen, ob und in wiefern dieser japanische *Polygordius* von dem helgoländer abweicht. Uebrigens wimmelte es natürlich von Copepoden und Cirripedenlarven, namentlich im Binnenmeer, wo ungezählte Mengen von Balaniden die Steine der Strandregion bedecken.

Auf Landthiere sind wir in Japan nicht viel ausgegangen, das muss ganz den Herren an der medicinischen Schule von Jeddo überlassen bleiben. Indessen erhielten wir mehrere Exemplare des merk-

1) Südlich von Hawaii, 300 Meilen vom nächsten Lande.



würdigen *Urotrichus talpoides*, der bei Yokohama und Yokoska nicht selten zu sein scheint, sowie während unseres Aufenthalts in Kobi auch zwei grosse Sieboldien, die in diesem Theile Japans hier und da angetroffen werden, aber nicht gemein zu sein scheinen. Wenigstens werden sie bei Tempelfesten und unsern Jahrmärkten analogen Gelegenheiten den schaulustigen Japanern ganz in ähnlicher Weise gezeigt, wie bei uns Seehunde und Bären zur Schau gestellt werden. Wo eigentlich das Thier häufiger anzutreffen ist, habe ich trotz vieler Nachfragen nicht herausbekommen.

Wir verliessen Yokohama, vor dem der Challenger in der letzten Zeit unseres japanischen Aufenthalts wieder Anker geworfen hatte, am 16. Juni, von zahlreichen Bekannten Abschied nehmend, in deren Gesellschaft die letzten Tage so vergnügt vergangen waren, als befände man sich in einer deutschen Universität. Wir traten jetzt eine lange Reise nach Osten an, und es war unsere Aufgabe eine Reihe von Sondirungen auszuführen, die zwischen den beiden im Norden und im Süden schon von den Amerikanern ausgeführten Sectionen die Mitte halten sollen. Es soll ein Kabel von San Francisco nach Japan gelegt werden, und begreiflicherweise wünscht man genaue Auskunft über Tiefen und Bodenbeschaffenheit, ehe man an die Ausführung des langwierigen und kostspieligen Projects geht.

## II. Von Japan nach den Sandwich-Inseln.

Wir fuhren, uns ungefähr auf dem 35. Breitengrade haltend, gerade nach Osten, bis wir an einen Punct nordöstlich von den Sandwichinseln kamen, von wo aus wir mit dem Nordostpassat hoffen konnten diese Inselgruppe zu erreichen.

Ungefähr 40 Seemeilen vom Cap Mela oder dem Leuchthurm von Nosima sondirten wir und fanden bereits eine Tiefe von 1850 Faden. An dieser Stelle wurde auch das grosse Netz hinabgelassen und einer unserer erfolgreichsten Züge gethan. Weiterhin in  $44^{\circ} 2'$  östl. Länge und  $34^{\circ} 43'$  nördl. Breite, südlich von dem Puncte, wo die Amerikaner ihre grossen Tiefen von 4300—4650 Faden gefunden haben, trafen auch wir eine Tiefe von 3950 Faden an, was also deutlich beweist, dass sich von der Nordostküste Japans nach Süden eine tiefe Rinne erstreckt, die viel tiefer ist als der grössere Theil des Meerbodens zwischen Japan und Californien. Gleich darauf hob sich nämlich der Boden bis zu einer Tiefe von 1500 Faden, senkte sich dann aber wieder und behielt bis zu der Stelle, wo wir nordöstlich von den Sandwichinseln nach Süden drehten, eine mittlere Tiefe von 2780 Faden. Diese letztere ist nach 24 Sondirungen berechnet, die während der Fahrt ausgeführt wurden



und die stets Tiefen zwischen 2450 und 3425 Faden ergaben, was später auf den Admiralitätskarten oder in Prof. *Thomsons* Publicationen genauer nachzusehen ist. Für unsere Zwecke genügen obige Angaben.

Die Bodenbeschaffenheit in diesen zum Theil sehr grossen Tiefen war eine sehr merkwürdige, denn abgesehen von dem nicht kalkhaltigen röthlichen Schlamm und der grossen Zahl von Bimsteinstücken, die wir auch hier antrafen, muss er stellenweise ganz mit grossen knollenförmigen Manganconcrementen bedeckt sein. Dreimal brachte das grosse Netz eine Masse dieser kartoffelförmigen Knollen herauf, die, wenn man sie zerschlägt oder durchsägt, in der Mitte gewöhnlich einen Haifischzahn, ein Muschelfragment, ein Stück Bimstein oder dergleichen am Meeresboden sich findende Körper enthalten. Unserm Chemiker, Herrn *Buchanan* ist es, glaube ich, noch nicht gelungen zu erklären, unter welchen Umständen diese auch früher schon oft angetroffene Absonderung von Mangan aus dem Meerwasser vor sich geht. Früher indess fanden wir wohl oft eine Kruste von Mangan auf irgend einem harten Körper oder auch kleinere Knollen, aber kaum Grund zu der Annahme, dass, wie hier, ein grosser Theil des Meeresbodens mit Manganknollen bedeckt sein müsse. Wenn wir solche antrafen (namentlich in 2740—3425 Faden) gab es auch immer eine Menge von Thieren, namentlich kleine Brachiopoden (*Orbicula*) auch Bryozoen und Muscheln aus der Gattung *Arca*, die sich an ihnen befestigt hatten.

Die Schleppnetzversuche auf dieser Fahrt, acht an der Zahl, waren deshalb von Wichtigkeit, weil vier davon in Tiefen ausgeführt wurden, die grösser als 2900 Faden waren und zwar mit einem Erfolg, der uns zeigte, dass diese grossen Tiefen, die wir nach dem bisherigen allein stehenden Funde einer Clymenide für sehr spärlich bewohnt hielten, in der That ein noch reicheres Leben begünstigen, ja dass sich hier noch grössere Schwämme, Bryozoen und namentlich Anneliden aus der schlammwühlenden Familie der Aphroditaceen aufhalten.

Betrachten wir jetzt die auf diesen acht Stationen aus Tiefen von 1875—3425 Faden gefangenen Thiere etwas genauer, so finden wir mit einer Ausnahme keine neue überraschende Formen, sondern meist von früheren Tiefseefunden her bekannte Genera, aber manche Thatsachen, die für die bathymetrische Verbreitung derselben von Interesse sind.

Die Schwämme sind diesmal durch eine ausgezeichnete, vielleicht neue Hexactinellidenform vertreten, aus welcher Familie auch wieder die Gattung *Hyalonema* öfters durch ihre Spicula vertreten war. Solche haben wir überall heraufgebracht, und jetzt bei Gelegenheit der japanischen Fischerei erkannt, warum es immer nur Fragmente und niemals unversehrte Exemplare gab. Diesmal aber stiessen wir auf eine glück-

liche Ausnahme, denn aus einer Tiefe von 2050 Faden brachte das grosse Netz eine Anzahl aufs Beste erhaltener schöner Schwämme mit herauf, deren Nadeln nur nicht ganz so schön waren wie an frisch erhaltenen japanischen Exemplaren, von denen sie specifisch verschieden waren.

Unter den Coelenteraten erwähne ich riesige Actinien von lederartiger Consistenz, ferner *Fungia symmetrica* und *Antipathes*, vor Allem aber eines schön roth und gelb gefärbten Polypen mit zahlreichen Gonophoren, der nicht die bescheidene Länge gewöhnlicher Flachwasserpolyphen hat (etwa bis zu 3 Zoll), sondern mit dem Stiel eine Länge von 7 Fuss 4 Zoll misst. Uebrigens scheint es ein ganz normaler und der Gattung *Corymorpha* nahe stehender Polyp zu sein<sup>1)</sup>. Ferner fanden sich da *Cornularien*, die nicht wie gewöhnlich die Grösse von einigen Linien erreichen, sondern ca. 2 Zoll gross sind, endlich auch in 2050 Faden eine *Umbellularia*.

Diese grossen Actinien, der *corymorpha*-artige Polyp, die *Cornularia* und die *Umbellularia* sind ein Beweis mehr für die schon früher (in meinem Brief II) von mir hervorgehobene Thatsache, dass in den grossen Tiefen eine Menge von Thieren eine Grösse erreichen, welche ihre Vertreter im Flachwasser unserer Erde nicht zu erreichen scheinen, falls nicht ausserordentliche Funde (etwa im äussersten Norden oder Süden) uns hier neue Verhältnisse kennen lehren. Jedenfalls kann man im Grossen und Ganzen behaupten, dass gewisse gigantische Formen für die Tiefsee ebenso charakteristisch sind, wie die grossen Säuger für den afrikanischen Continent.

Um wieder auf die Coelenteraten zurückzukommen, so hatten wir namentlich erwartet sehr grosse Exemplare aus der Familie der Pennatuliden zu finden, ähnlich solchen Formen wie *Funiculina finmarchica* etc., die man an der nordischen Küste in so enormen Exemplaren angetroffen hat. Unsere Erfahrung hat uns indessen jetzt gelehrt, dass diese Familie in den grossen Tiefen ganz zu fehlen und durch die *Umbellularia* vertreten zu sein scheint.

Unter den Echinodermen fanden wir fast nur alte Bekannte: grosse Holothurien, *Comatula*, *Brisinga*, *Calveria hoplacanthus*, *Pourtalesia*, *Coryphaster*, *Hymenaster* etc., jene uns ganz alltäglich vorkommenden, in den europäischen Sammlungen aber wohl noch seltenen Thiere<sup>2)</sup>, mit denen wir durch *Wyv. Thomson*, *Alex. Agassiz* und die nordischen Naturforscher vertraut gemacht worden sind. Ferner fanden wir zwei höchst merkwürdige Thiere, welche beide sich durch vorhandene Kiemen

1) Wir erhielten ihn zweimal aus 1850 und 2900 Faden.

2) Nur *Coryphaster* ist auch von uns noch sehr selten gefunden worden.

und das eine durch Hoden als geschlechtsreife Exemplare von Amphioniden kundgaben. Der eine derselben ist sehr merkwürdig durch seine enorm verlängerten Augenstiele, welche 7 Mm. und gerade so lang sind wie der ganze Körper des Thieres. Die Beine sind leider zum grösseren Theil abgebrochen, nur die beiden vorderen (maxilliped und erster gnathopod) sind vorhanden und tragen einen palpus. Eine andere mit ihm nahe verwandte Form hat kürzere Augen und zeichnet sich dadurch aus, dass von ihren acht Spalftüssen die vorletzten Glieder zu ruderförmigen Platten erweitert sind. Beide unterscheiden sich generisch kaum von Amphion, nur ist ihr Körper weniger platt, sondern mehr von der Form, wie wir sie bei *Sergestes* finden.

Mir sind diese Amphioniden besonders deshalb interessant gewesen, weil ich sie mit den Larven von *Sergestes* und *Leucifer* vergleichen konnte, von denen die des ersteren ebenfalls acht Paar Spalftüsse und jenes bei *Amphion* und verwandten Formen persistirende Nebenaugel haben. Man kann mit gutem Grunde bei *Sergestes*- und *Leucifer*larven von einem *Amphion*stadium sprechen, und dadurch werden, scheint mir, die verwandtschaftlichen Beziehungen des letzteren um ein Bedeutendes aufgeklärt.

*Dohrn*, dem wir so manche schöne Mittheilung über die pelagischen Crustaceen verdanken, hat unter dem Namen *Elaphocaris* eine kleine sehr stachlige Zoëa beschrieben<sup>1)</sup>, die er einst im Hafen von Messina gefischt hat. Er nennt sie eine Decapodenlarve und lässt es einstweilen dahingestellt, wohin sie gehören möge. Als ich nun im Anfang unserer Expedition mich an die pelagischen Larven machte, fiel mir schon im atlantischen Ocean diese Form auf, die ich dann im Laufe der Zeit offenbar von verschiedenen Species öfters antraf. Erst später in der Celebes-See und im chinesischen Meer, sowie namentlich auf dieser Fahrt habe ich sie und ihre weiteren Entwicklungsstadien in Menge erhalten und kann jetzt versichern, dass *Elaphocaris* die Larve eines *Sergestes* ist, füge aber zugleich bei, dass ich eine zweite *Sergestes*-form gefunden habe, deren Zoëa keine *Elaphocaris*, sondern eine grössere weniger dornige Form ist. Die Entwicklung ist sehr einfach: es wachsen nach der ersten Häutung sechs Paar Spalftüsse nach, die Dornen, namentlich des Telsons fallen ab und die Larve tritt ins *Amphion*-stadium, worauf sie sich wieder häutet, die Spalftüsse abwirft und zum kimentragenden *Sergestes* wird. Erst mit dieser letzten Häutung verschwindet das unpaare Auge.

Und ganz ähnlich verhält es sich mit *Leucifer*, dessen Zoëa und

1) Diese Zeitschrift Bd. XX. Taf. XXXI, Fig. 28. p. 622.



späteren Larven ich in Menge gefischt habe. Nur ist hier die zarte langgestreckte Zoëa weniger dornig, hat, wenn erwachsen, sehr lange Geißeln an den Schwimfüßen und ist an diesen schon mit blossen Auge leicht kenntlich. Wenn diese ins Amphionstadium tritt, erhält sie indessen nicht fünf, sondern nur vier Pereiopoden, und in einem späteren Larvenstadium verschwindet auch von diesen noch einer. Der erwachsene Leucifer entpuppt sich dann aus ihr mit nur drei Pereiopoden.

Bot die Ausbeute dort also eigentlich wenig zur Bearbeitung Lockendes, so war die

### Oberflächenfauna

um so interessanter. Zwar die eigentlichen Oberflächenthiere der Tropen, die Squillalarven, Amphioniden, Sergestiden etc., an deren Entwicklung ich gerade arbeite, kamen nur selten ins Netz, denn auf dem 35. Breitengrade segelnd, befanden wir uns gerade zwischen den beiden Faunen und fanden meist nur indifferente Radiolarien, Copepoden, Amphipoden und die andern auch in der kälteren Zone vorkommenden Oberflächenthiere. Hier und da zwar zeigte sich ein Leucifer und ein Sergestes, aber offenbar mehr als Gäste denn als Bewohner dieser Breite. Da ich gerade über diese Formen arbeiten wollte, war ich über ihr Fehlen etwas verdrossen, als plötzlich riesige Cirripediennauplien auftraten, von denen erst wenige Exemplare, dann namentlich des Nachts ganze Flaschen voll gefangen wurden. Die Thiere hatten incl. Schwanz und Rückenstacheln eine Länge von 12—14 Mm. und gehörten, wie ich alsbald erkannte, zu der von *Dohrn* beschriebenen und von mir ebenfalls früher aufgefundenen »Gattung« Archizoëa, waren aber offenbar nicht die Nauplien desselben Cirripeden. Die Frage, welchem Thier dieser Gruppe sie angehörten, war fast eben so schnell gelöst als gestellt, denn das Schiff passirte jetzt manchmal tagelang durch ganze Ströme einer Lepas, die wir als *L. fascicularis* leicht erkannten. Die Entwicklung der Nauplien, soweit ich sie mit dem feinen Netz fing, hatte ich schon ausgearbeitet, und war nun auch im Stande von den in Gefangenschaft gehaltenen Lepadiden solche Nauplien zu erziehen, wie ich sie an der Oberfläche gefunden hatte und dabei die Ei- und die Embryonalentwicklung auszuarbeiten. Von dieser Seite her war also die Sache in Ordnung: es handelte sich jetzt darum, auch den Uebergang des Nauplius in die Cyprisform und die Festsetzung dieser als Vorbereitung ihrer abermaligen Häutung in die Entenmuschel zu verfolgen. Im Anfang aber konnte ich nur selten Cyprisformen fangen, und auch unter den erwachsenen Lepasballen nur wenig junge Thiere finden, fand dann aber, dass ich nur das feine Netz ganz an der Oberfläche

des Wassers schleppen zu lassen brauchte, um sicher eine Menge von freischwimmenden Cyprislarven und sich eben festsetzenden Thieren zu finden. Während nämlich die ausgewachsenen Nauplien einige Fuss unter der Oberfläche <sup>1)</sup> durch Erwerbung der grossen Seitenaugen, der Schale und der Abdominalfüsse sich auf die Metamorphose vorbereiten, geht die junge Cypris selbst sofort an den Spiegel des Meeres, wo zahllose todte Vellelasegel umhertreiben und setzt sich mit ihren Altersgenossen an diese fest. So bildet sich ein neuer Ballen von gleichaltrigen Lepadiden, und so erklärt es sich, warum man so selten zwischen den grossen Lepadiden junge Exemplare antrifft.

Nun konnte ich also die ganze Metamorphose dieser Lepas ausarbeiten (die Arbeit ist mit 6 Tafeln an die royal society abgegangen und der »abstract« derselben ist wohl jetzt schon in den Proceedings erschienen), was bisher noch für keine Species dieser Gattung geschehen ist.

1) Das heisst des Nachts, bei Tage lassen sie sich in grössere Tiefen hinab.

---

## Zwei nicht existirende Zoologen.

Eine Notiz für meine Collegen.

Von

**C. Semper.**

In dem zweiten Reisebericht von den Philippinen (diese Zeitschrift Bd. XI. 1862, p. 403) steht ein ärgerlicher Druckfehler — der mir nicht zur Last fällt, da ich die Correctur des Briefes nicht gelesen habe — in dem Passus über Lingula. Ich spreche von den Brachiopodenarbeiten der Herren BONIN u. VIVIER; das sollte heissen OWEN u. CUVIER. Dieser Druckfehler hat schon mehrfach, wie es scheint, in die Irre und auf vergebliche Suche geführt; noch kürzlich erhielt ich drei verschiedene Anfragen, wer und wo denn jene unbekanntten Zoologen seien. Ich glaube im Interesse aller Brachiopodenforscher durch die Veröffentlichung dieser Notiz zu handeln.

---





# Zur Entwicklung der Holothurien (*Holothuria tubulosa* und *Cucumaria doliolum*).

Ein Beitrag zur Keimblättertheorie<sup>1)</sup>.

Von  
**Emil Selenka,**  
Professor in Erlangen.

---

Mit Tafel IX — XIII.

---

Die Frage nach der Abstammung der Echinodermen ist gewiss noch der Untersuchung und Discussion werth. Da das paläontologische Material bis jetzt keine nennenswerthen Aufschlüsse gegeben hat und wie es scheint auch nicht verspricht, so muss eine Beantwortung auf dem Wege der embryologischen Forschung gesucht werden.

Während die berühmten Arbeiten JOH. MÜLLER'S<sup>2)</sup> uns zumal einen Einblick in die wunderbaren Vorgänge der Metamorphose gestatten, so finden wir doch in den Aufsätzen jenes grossen Forschers begreiflicher Weise manche Fragen noch nicht erörtert oder beantwortet, deren Lösung erst in jüngster Zeit ein Bedürfniss geworden ist, wie Bildung der Keimblätter, Homologisirung der einzelnen Organe und phylogenetische Verwandtschaft etc.

1) Einen Auszug dieser Mittheilungen habe ich schon in den Sitzungsberichten der physikalisch-medicinischen Societät zu Erlangen, 44. Juni und 43. Dec. 1875 gegeben.

2) Abhandl. d. k. Akad. d. Wiss. zu Berlin, 1846 bis 1854.

METSCHNIKOFF<sup>1)</sup>, KOWALEWSKY<sup>2)</sup>, A. AGASSIZ<sup>3)</sup> und einige Andere<sup>4)</sup> haben seither an der Hand moderner Anschauungen die von JOH. MÜLLER überlieferten Resultate weiter geführt. Aber gleichwohl sind bis heut die Bildung des Mesoderms, die morphologische oder functionelle Bedeutung der embryonalen Gewebe und Organe und die hieraus zu erschliessenden Homologien oder Analogien ungenügend oder gar nicht bekannt und erörtert.

Wenn demnach meine Fragestellungen auch damals als ich an diese Untersuchungen herantrat ziemlich präzise gefasst werden konnten, so musste wegen Mangels an grösserem Vergleichsmaterial doch manche Frage im Laufe der Untersuchung fallen gelassen werden: möge die Vertiefung in das beschränkte Thema einen geringen Ersatz liefern für die vom Zufall versagte Verbreitung über das weitere Gebiet der Vergleichung!

### 1. *Holothuria tubulosa*.

(Taf. IX und X.)

Unter diesem Namen pflegt man eine Reihe von Formen zusammenzufassen, die vielleicht nur Varietäten einer und derselben Art sind, nämlich: *Hol. tubulosa* s. s. Gmel., *H. Polii*, *H. Sanctori* und *H. Cavolini*, die drei letzteren von DELLE CHIAJE benannt und beschrieben. Die erstgenannte Species unterscheidet sich typisch von den übrigen dadurch, dass die schnallenförmigen Kalkkörper der Haut ellipsoidisch und mit Höckerchen besetzt, die Stützstäbe in den Wandungen der Saugfüsschen gedornit und die Steinanäle in zwei Büscheln jederseits neben dem Mesenterium gelagert sind; ausserdem ist der Bauch von bräunlicher Farbe, im Gegensatz zu den durchweg dunkelschwarzbraun

1) E. METSCHNIKOFF. Studien über die Entwicklung der Echinodermen und Nemertinen, 1869, in: Mém. de l'Acad. Imp. de Sc. de St. Pétersbourg, VII. Série. Tome XIV, No. 8.

2) A. KOWALEWSKY. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Holothurien, 1867, in: Mém. de l'Acad. Imp. d. Sc. de St. Pétersbourg, VII. Série. Tome XI, No. 6.

3) A. AGASSIZ. Revision of the Echini. Part IV, pag. 708 u. f. in: Illustrated Catalogue of the Museum of Comp. Zoology, at Harvard College, No. VII. Cambridge, 1874.

A. AGASSIZ. Notes on the Embryology of Starfishes (*Tornaria*). Ann. of the Lyceum of Nat. Hist. New York. Vol. VIII. April 1866.

4) D. C. DANIELSSEN et J. KOREN. Observations sur le développement des Holothuries (*Holothuria tremula*), in: Fauna littoralis Norvegiae. Seconde Livraison, 1856. — A. BAUR, Beiträge zur Naturgeschichte der *Synapta digitata*, in: Nov. Act. Ac. Caes. Leop. Car. XXXI, 1864.



gefärbten anderen Formen. Die nachstehenden Untersuchungen beziehen sich ausschliesslich auf diese eigentliche Röhrenholothurie.

Geschlechtsreife Individuen von *Hol. tubulosa* kann man sich an der italienischen und südfranzösischen Küste wahrscheinlich zu jeder Jahreszeit verschaffen. Ich selbst hatte allerdings nur Gelegenheit, diese Thiere in den Monaten Februar bis October frisch zu untersuchen, fand aber stets die Fortpflanzungsorgane in den verschiedensten Entwicklungsphasen, woraus ich entnehme, dass die Zeit der Geschlechtsreife nicht beschränkt ist. Demnach ist die Angabe J. MÜLLER's, dass im März und April die Genitalien der *Hol. tubulosa* überhaupt »unentwickelt« seien, zu berichtigen. Allerdings traf ich unter je zehn bis dreissig Exemplaren durchschnittlich nur eines mit ganz reifen Geschlechtsproducten an; nur im August und September schien mir die Productivität etwas grösser zu sein. Männliche und weibliche Thiere finden sich ungefähr in gleicher Zahl.

Künstliche Befruchtung, welche bei vielen andern Echinodermen z. B. Echiniden und Asteriden so leicht einzuleiten ist, gelingt nur selten. Man kann wohl die reifen Genitalschläuche beider Geschlechter aufschneiden und in Seewasser abspülen, wobei die Eier zu Boden sinken: jedoch erhält man bei diesem Verfahren im günstigsten Falle doch nur eine geringe Anzahl befruchteter Eier, die obendrein trotz aller Ventilationsvorrichtungen gar bald zerfallen mitsammt den leicht in Fäulniss übergehenden nicht befruchteten. Wenn also auch JOH. MÜLLER's Angabe, dem ebensowenig wie KROHN, STUART u. A. im Sommer eine künstliche Befruchtung gelingen wollte, nicht richtig ist, so erweist sich dieser Kunstgriff doch wenigstens als unzulänglich: die wenigen auf künstlichem Wege befruchteten Eier eignen sich nicht für das Studium, da sie in ihrer Entwicklung allerlei Abnormitäten aufweisen, indem bald das Blastoderm krankhafte Einschnürungen und Aus- und Einstülpungen erhält, bald die Mesodermbildung ausbleibt, bald die Blastula in zwei Tochterblasen oder gar in isolirte Zellen zerfällt (Taf. XIII).

Bessere Resultate erhält man nach folgendem Verfahren. Einige Dutzend grösserer, frisch eingefangener Holothurien bringt man in einen möglichst grossen Kübel mit Seewasser. Befindet sich unter diesen Thieren nun zufällig ein geschlechtsreifes Männchen, so schießt dasselbe seinen Samen in Zwischenräumen von zwei bis zehn Minuten in Gestalt langer weisser, im Wasser wolkenartig sich verbreitender Fäden. Nachdem diese Entleerung, die durch die Gefangenschaft offenbar veranlasst wird, ein oder mehrere Stunden fortgedauert hat, fanden sich jedesmal am Boden des Gefässes auch befruchtete Eier, die

mit einer Pipette herausgehoben wurden. Aber auch hier ging die Embryonalentwicklung selten normal von statten, sei es, weil die Zeugungsstoffe nicht vollkommen gereift waren, sei es, weil das sauerstoffarme und kohlensäurereiche Wasser am Boden des Gefässes einen schädlichen Einfluss ausübte auf die frisch gelegten Eier.

Alle erwähnten Uebelstände werden vermieden durch folgende, nach manchen Fehlversuchen erprobte Operation. Die Deckelöffnung einer sehr grossen Kiste wurde mit einem ziemlich feinmaschigen Netze überspannt, in dessen Mitte ein handgrosses Loch geschnitten ward. Diese Kiste wurde mit einigen grossen Steinen beschwert und an einer seichten, nur anderthalb Meter tiefen Stelle nahe dem Ufer ins Meer versenkt. Im Laufe von acht Tagen konnten bei St. Tropez gegen Ende August an 150 grössere Exemplare von *Hol. tubulosa* eingefangen und durch die erwähnte Oeffnung des Netzes geschoben werden. Vom Kahne aus wurde täglich mehrere Male auf gut Glück mittelst eines langen, acht Millimeter weiten Blechrohres ein Theil des Bodensatzes heraufgeholt, und zwei Mal erhielt ich auf diese Weise eine grössere Zahl frisch gelegter befruchteter Eier, die sich in kleinen, 40 bis 20 Centimeter hohen, zu zwei Dritteln mit Seewasser und mit einigen Algen gefüllten, fest verschliessbaren Gläsern ganz normal entwickelten<sup>1)</sup>.

Ofters war es wünschenswerth, die histologischen und morphologischen Veränderungen eines und desselben Individuums mehrere Tage lang zu beobachten. Zu diesem Zwecke wurden einzelne Eier oder Larven in Miniaturaquarien gebracht von folgender Gestalt. Von einem kleinen dickwandigen Glastrichter von ungefähr 30 Millimeter weiter Oeffnung wird ein konischer, 5—10 Millimeter hoher Ring abgeschnitten und, nachdem dessen freien Ränder plan geschliffen, mit dem weiteren Rande auf einen Objectträger gekittet. Beim Gebrauch bedeckt man den Boden dieser feuchten Kammer mit etwas Seewasser und fügt diesem einige grüne Algen oder Florideen hinzu, bestreicht den freien Trichterrand mit Oel oder flüssigem Paraffin und stellt durch das aufgelegte Deckgläschen, in dessen Mitte sich die Larve in einem hängenden Tropfen befindet, einen hermetischen Verschluss her. Setzt man solche Miniaturaquarien dem Tageslichte aus, so geht die Entwicklung der Larve mehrere Tage lang normal vor sich, da das Wasser nicht verdunsten kann, und die von der Larve erzeugte Kohlensäure immer wieder durch den Sauerstoff verdrängt wird, welchen die Algen am Boden der feuchten Kammer erzeugen. Seit anderthalb Jahren be-

1) Eine Beschreibung dieser Aquarien findet sich in dieser Zeitschrift, Band XXV, pag. 443.

diene ich mich dieser Kammern mit vielem Vortheil: sie sind leicht handtirbar, gestatten einen hermetischen Verschluss, können leicht gereinigt werden, sind billig herzustellen und nicht leicht zerbrechlich; ausserdem gestatten sie allermeist noch die Anwendung der gewöhnlichen Tauchlinsen, vorausgesetzt, dass der hangende Tropfen auf dem gut gereinigten Deckgläschen genügend ausgebreitet wurde, so dass der zu beobachtende Gegenstand sich nicht zu weit von demselben entfernen kann.

4. Die Furchung ist bei den normal sich entwickelnden Eiern eine scheinbar regelmässige; dennoch ist sie eine unregelmässige, wie sogleich näher erwiesen werden soll. Sechzehn Stunden nach der Befruchtung ist die Furchung beendet; die Blastula besteht dann aus etwa 200 Zellen, welche eine ziemlich kleine Furchungshöhle umschliessen (Fig. 1 und 2 f). Der Inhalt der letzteren ist zähflüssig und glashell, er gerinnt durch Zusatz von Chromkalilösung und verhält sich überhaupt wie Eiweiss. Dieser »Gallertkern«, der sich während der Furchung bildet und vergrössert, und der ein aus den Furchungszellen ausgetretenes ungeformtes Eiweiss darstellt, spielt später die Rolle eines in der Furchungshöhle liegenden Nahrungsdotters, denn auf seine Kosten wachsen und vermehren sich die Mesodermzellen.

Dass die Furchung eine unregelmässige ist, d. h. dass schon die ersten Furchungszellen in Grösse differiren, lässt sich nur zuweilen schon beim Anbeginne derselben überblicken; häufig nämlich sind Grössendifferenzen der einzelnen Furchungszellen erst später zu bemerken, nämlich sobald der Furchungsprocess nahezu abgelaufen ist. Sodann aber erscheint eine Stelle der Blastulawandung etwas verdickt, und aus dieser geht das Mesoderm und das Entoderm hervor. Aber wie sich in der Grösse der Eier selbst bedeutende individuelle Verschiedenheiten zeigen, so stimmt auch die Art der Furchung nicht bei allen ganz genau überein, ohne dass deshalb die seltneren Abweichungen abnorm zu nennen wären. Ich hebe ausdrücklich hervor, dass auch da, wo die ersten 2 Furchungskugeln schon an Grösse merklich differiren, die Entwicklung in gewöhnlicher Weise stattfinden kann, und dass hierdurch das Vorn und Hinten (aber noch nicht das Rechts und Links) der Puppe fixirt ist, und zwar entsteht das Entoderm (und Mesoderm) in den beobachteten Fällen auch dann immer aus einem Theil der grösseren der 2 Furchungskugeln (vergl. p. 168). In den abgefurchten Blastulen ist solch eine verdickte Stelle ihrer Wandung fast immer sehr deutlich. Viel schärfer aber noch als an normal sich abfurchenden Eiern tritt die Unregelmässigkeit der Furchung an solchen Eiern hervor, welche in sauerstoffarmem, nicht ventilirtem Wasser gehalten werden (Taf. XIII). Dass solche patho-



logische Furchungsstadien gelegentlich auch von vorsichtigen Forschern für normale gehalten worden sind, beweist die von METSCHNIKOFF (l. c.) auf Tafel III, B, in Fig. 3 abgebildete Blastula der *Amphiura squamata*, welche, wie ich mich selbst überzeugen konnte, normaler Weise nur kaum merkliche Grössenunterschiede der Furchungszellen aufweist.

Aus diesen Thatsachen ziehe ich den Wahrscheinlichkeitsschluss, dass die Furchung des Holothurieneies stets eine unregelmässige ist, dass gleich beim ersten Zerfall des Eies in zwei Kugeln die Lage des späteren Embryos, bezw. der Ort der Entodermeinstülpung, festgelegt ist — auch wenn optisch diese Verhältnisse, wegen scheinbarer Aehnlichkeit der Furchungskugeln, nicht leicht erkannt werden können. Vielleicht ist dieser Schluss überhaupt auf viele der sog. regulären Furchungsprocesse auszudehnen; nur dass bald schon beim ersten Furchungsact, bald erst nach dem zweiten (z. B. *Aeolis*), bald vielleicht noch etwas später der zukünftige Embryo orientirt ist. Nur unter abnormen Lebensbedingungen, wie etwa bei Uebermass an Kohlensäure, kann beim Embryo, wo ja die Plasticität der Zellen wegen ihrer geringen Differenzirungen noch gross ist, die Function der einzelnen Zellen noch wechseln oder verschoben werden, indem beispielsweise die Zahl der wimpernden Zellen sich vergrössert (*Tergipes claviger*) oder der Embryo in zwei Embryonen zerfällt (*Tergipes*, *Doris*, *Holothuria* etc.). Ausführliches hierüber behalte ich mir vor.

Schon gegen Ende des Furchungsprocesses treten hie und da vereinzelte Geisselfäden auf und zwar von solcher Feinheit, dass sie nur unter starken Tauchlinsen wahrgenommen werden können. Die Blastula fängt an, in ihrer Eikapsel, deren radiär gestreifter Innenbeleg schon bei Beginn der Furchung resorbirt wurde, langsam und unterbrochen zu rotiren (Fig. 2). Nach Verlauf weniger Stunden tragen sämtliche Blastodermzellen eine Geissel, die rotirende Bewegung wird rascher, und bis zur zwanzigsten Stunde nach der Befruchtung ist die Eikapsel zerrissen und der Embryo frei geworden. Die Blastula erscheint nun dünnwandiger als früher, die Furchungshöhle geräumiger; der Gesamtdurchmesser bleibt dabei nahezu derselbe.

2. Der Mesodermkeim. Aus demjenigen Theile des Blastoderms, welcher ein wenig verdickt erscheint (in Fig. 2 der obere Theil der Figur), geht gleichzeitig das Mesoderm und der Urdarm hervor. Zweiundzwanzig Stunden nach der Befruchtung treten nämlich aus jener verdickten Stelle einige (4 bis 10) Zellen heraus und bilden einen Zellenkuchen (Fig. 3 M), welcher nunmehr der ausschliessliche Bildungsheerd der Mesodermzellen ist, und als solcher durch die Einstülpung des Entoderms in die mit zähflüssigem Eiweiss erfüllte Furchungs-

höhle vorgeschoben wird. Die Zellen dieses Mesodermkeims sind zum Theil veritable, aus der Reihe ihrer Genossen ins Innere wandernde Blastodermzellen, zum Theil auch nur durch Quertheilung der letzteren entstandene Tochterzellen (Fig. 3 *M*; Fig. 30, 32 *M*); sie nähren sich zweifelsohne von dem Eiweiss in der Furchungshöhle und theilen sich (Fig. 15), um in Gestalt von amoeboiden Wanderzellen mittelst ihrer langen, ziemlich beweglichen Pseudopodien umherzukriechen (Fig 6) und endlich sowohl die subcutane Ringmuskelschicht, als auch den Muskelbeleg des Entoderms (Urdarms) zu bilden (Fig. 14).

Diese Wanderzellen sind schon von KROHN, J. MÜLLER, METSCHNIKOFF, A. AGASSIZ<sup>1)</sup> u. A. gesehen und abgebildet; doch wurde bisher weder ihre Entstehung noch ihre histologische Bedeutung richtig erkannt. Denn wenn METSCHNIKOFF z. B. diese Zellen »Cutiszellen« nennt, AGASSIZ »yolk-cells«, so kann ich diesen Deutungen nicht beipflichten. Ich komme hierauf zurück bei Besprechung des Mesodermkeims der *Cucumaria doliolum*.

Die Frage, aus welchem Keimblatte hier das Mesoderm seinen Ursprung nehme, ist bestimmt zu beantworten. Denn die Bildung der Mesodermzellen geschieht immer nur aus derjenigen Stelle des Blastoderms, welche sich zum Urdarm einstülpt, also aus dem Entoderm! Ob aber zur Zeit, wo jene Mesodermzellen auftreten, die Einstülpung nur erst durch eine Abplattung der Blastula angedeutet ist, wie meistens der Fall, oder ob die Einbuchtung dann schon napfartig vertieft erscheint, ist von untergeordneter Bedeutung. Bei *Cucumaria doliolum* geht die Bildung des Mesodermkeims, normaler Weise wenigstens, der Einstülpung voraus; auch hier aber muss das Mesoderm ein Product des Entoderms genannt werden.

Den Zweifel, ob der Hautmuskelschlauch ganz ausschliesslich aus dem Mesodermkeim hervorgehe, vermag ich nicht zu entkräften, da ich die Metamorphose meiner Larven nicht mehr beobachten konnte. Doch machen es die Untersuchungen METSCHNIKOFF's, vor Allem aber die unten besprochenen, bei *Cucumaria* gewonnenen Resultate wahrscheinlich. Mit aller nur wünschenswerthen Bestimmtheit war aber an den ganz durchsichtigen Larven der *Hol. tubulosa* zu verfolgen, dass wenigstens während des Larvenlebens das Ectoderm einschichtig bleibt, dass

1) Illustrated Catalogue of the Mus. of Comp. Zool. Harvard College. No. VII. Revision of the Echini, 1874, pag. 712: ... »What is also peculiar to Echini is the presence of large masses of yolk-cells along the sides of the digestive cavity, indicative of the great changes which take place at the points where yolk-masses of yolk-cells are most numerous. We have observed that the yolk-cells are always present wherever any new organ is developed.«



keine Vermehrung und Theilung seiner Zellen eintritt, dass die spärlichen, zerstreut unter dem Ectoderm liegenden contractilen Zellen allein dem Mesodermkeim entstammen (Fig. 6, 9, 12 *M*).

Sehr beachtenswerth ist auch, dass die Contractionen der Larvenorgane ausschliesslich von den automatischen Mesodermzellen ausgeführt werden. Auch der Darm zeigt erst dann Schluckbewegungen, nachdem die Wanderzellen sich in Gestalt quergelagerter gestreckter Zellen aufgelegt haben (Fig. 14). Anfangs liegen diese automatischen Zellen zerstreut auf dem Darm; es treten jedoch immer neue Wanderzellen hinzu, bis der Darm endlich von einer continuirlichen Lage glatter, kernloser Muskelzellen umgeben ist. Ich habe leider versäumt, meine betreffenden Zeichnungen copiren zu lassen oder in Fig. 14, wo die Wanderzellen schon einen geschlossenen Muskelmantel um den Darm gebildet hatten, einzutragen.

3. Der Urdarm. Kurz vor der Bildung des Mesodermkeims, gegen die ein- oder zweiundzwanzigste Stunde nach der Befruchtung, beginnt die Einstülpung des Blastoderms, und zwar an jener, etwa dreissig Zellen umfassenden Stelle, welche etwas verdickt erscheint; die Blastula wird zur Gastrula.

Der Ort der beginnenden Einsenkung wird zum definitiven After, die nächste Umgebung zum Afterfeld (Fig. 3, 5), der eingestülpte Theil zum Urdarm (Fig. 5 *U*).

Während allmählig die Gastrula von der kugelförmigen in die cylindrische, in die birnförmige und endlich in die bilateral-symmetrische Form übergeht, erfährt der Urdarm folgende Veränderungen. Er streckt sich in die Länge unter gleichzeitig erfolgender Theilung seiner Wandungszellen und wird zu einem blindsackartigen Gebilde, auf dessen frei in die Furchungshöhle ragendem Ende der Mesodermkeim wie eine Kappe aufsitzt. Vierzig Stunden nach der Befruchtung pausirt das Wachsthum des Urdarms, und einige Stunden später tritt eine Einschnürung in der Mitte seiner Länge auf (Fig. 5 *U, en*), die endlich, fünfzig Stunden nach der Befruchtung, zu einem vollkommenen Zerfall in einen hinteren, den Körperdarm darstellenden Blinddarm führt, und in eine vordere Blase, die ich Vasoperitonealblase nennen will. (Vergl. Fig. 5, 6 und 7; *U* Urdarm, *B* Körperdarm, *VP* Vasoperitonealblase.) Die Zellen des Körperdarms besitzen alle eine Geissel, die der Vasoperitonealblase nur zum Theil.

Der Körperdarm *B* (oder aboraler Theil des Urdarms), der stets in offener Verbindung mit dem umgebenden Seewasser bleibt, beginnt seinerseits aufs Neue in die Länge zu wachsen unter stetiger Theilung seiner Wandungszellen, und während die Vasoperitonealblase sich



vollends von ihm abschnürt und links an ihm vorbei und nach hinten zu gleitet, wächst der Körperdarm an derselben vorbei, und zwar einer neuen Einstülpung entgegen, die vom Mundfelde aus, hart unter dem hinteren Wimperwulste des Stirnfeldes, begann (Fig. 7 A). Letztere Einstülpung ist der Munddarm oder der »Schlundkopf« der Holothurie. Um die sechzigste Stunde nach der Befruchtung treffen Munddarm und Körperdarm zusammen, um endlich zu verschmelzen und den bleibenden Darm der Holothurie zu bilden; der Ort der Vereinigung bleibt dauernd durch eine Einschnürung erkennbar (Fig. 8, 9, 44, 43, 44).

Die Afteröffnung bleibt ziemlich klein, doch ist sie erweiterungsfähig; die Mundöffnung dagegen erscheint von Beginn an weit und wird endlich dreieckig und »gleich einer Hasenscharte« wie J. MÜLLER sagt (Fig. 9, 10, 12 o). Das Längenwachstum des Munddarms A, sowie des Körperdarms B und deren Gestaltveränderungen sind aus den Figuren der Tafel IX und X ersichtlich und bedürfen daher keiner weiteren Beschreibung.

4. Die Vasoperitonealblase schnürt sich um die vierundfünfzigste Stunde vollkommen vom Körperdarm ab; sie rückt auf die linke Seite des letzteren, indem sie durch zerstreute Mesodermzellen mit ihm äusserlich verbunden bleibt, und wächst zu einer länglichen Blase heran (Fig. 8, 9 VP). Sie bleibt einschichtig; in ihr Lumen ragen vereinzelte Geisseln hervor, welche einige spärliche amöboide Zellen in zitternder Bewegung erhalten.

Gegen Ende des dritten Tages treibt die Vasoperitonealblase, ungefähr in der Mitte ihrer Länge, einen dünnen hohlen Fortsatz gegen den Rücken der Larve zu, der bald an das Ectoderm stösst, mit diesem verschmilzt und eine offene Communication mit der Aussenwelt vermittelt. Die Oeffnung ist der sogenannte Rückenporus, der Canal der sogenannte Stein canal (Fig. 10 x). Wie bei allen übrigen Echinodermenlarven (mit Ausnahme der Crinoiden), liegt also auch bei der Larve der *Holothuria* die Mündung des Stein canals auf dem Rücken, seitwärts der Mittellinie, »ungefähr gegenüber dem ventralen Radius«.

Im Anfang des vierten Tages erscheint im hinteren Drittel der Vasoperitonealblase eine Einschnürung, die gegen die achtzigste Stunde zu einem Zerfall derselben in die mittelst des Stein canals nach Aussen mündende Gefässblase und eine längliche, geschlossene Peritonealblase führt.

Die Gefässblase (V in Fig. 10, 42, 43) gestaltet sich im Verlauf eines Tages zu einem fünfklappigen Gebilde, welches später erst den Munddarm umwächst, um sich zum Wassergefässring oder Ring canal

umzubilden; die fünf Auftreibungen (Fig. 14 V) sind die Anlagen der primären fünf Tentakel.

Die Peritonealblase *P* wächst zu einem längeren Schlauche aus, biegt sich dabei hinter und unter dem Körperdarm herum und zerfällt in zwei Tochterblasen, nämlich eine rechte und eine linke Peritonealblase (*Pr*, *Pl* in Fig. 12, 13, 14), die schliesslich symmetrisch beiderseits auf dem Körperdarm gelagert erscheinen. Diese beiden Gebilde sind bei andern Echinodermlarven schon von VAN BENEDEN (Bull. de l'Acad. Roy. de Belgique. T. XVII, N. 6) gesehen. J. MÜLLER nennt sie »längliche Körper zu den Seiten des Magens« oder »wurstförmige Körper«, oder auch »die beiden Blinddärme mit innerer Strömung« und hält dieselben für Ablagerungen von Bildungsmasse. METSCHNIKOFF (Studien) schlägt den Namen »laterale Scheiben« vor, ein Ausdruck, den ich gern fallen lassen möchte, da er sich auf eine ganz vorübergehende Gestalt bezieht; ich komme auf diesen Punct am Schlusse dieser Mittheilung zurück.

5. Metamorphose. Die laterale Symmetrie findet sich zuerst angedeutet in der jungen Gastrula, indem der sich einstülpende Urdarm nicht genau dem Centrum der Furchungshöhle, sondern der späteren »Bauchfläche« zustrebt (vergl. Fig. 3, Gastrula im Profil gesehen, links Bauchfläche, rechts Rückenfläche). Mit der Streckung der Larve in die Länge tritt auch die bilaterale Symmetrie immer deutlicher hervor; im Verlauf eines Tages wird die Bauchfläche (Fig. 7) concav, die Rückenfläche bucklig; die Ectodermzellen werden platter und verlieren ihre Geisseln bis auf die rücklaufende Wimperschnur (Fig. 5 u. folg.), in welcher eine Anzahl grünlicher, Fettkörner enthaltender Zellen zu erkennen sind. In den folgenden Tagen vollziehen sich weitere Verschiebungen der einzelnen »Felder« und Wülste, wie aus den Zeichnungen ersichtlich. Gegen das vordere Ende hin bilden das Stirnfeld, die Rückenfläche und die »ausgehöhlten Seitenflächen« eine vierseitige Pyramide; »an dem entgegengesetzten breiteren stumpfen Ende geht die Rückseite gebogen in die Bauchseite über, so zwar, dass auch der dorsale und ventrale Hautsaum ineinander umbiegen und bei dieser Umbiegung rechts und links einen ohrartigen Zipfel bilden« — so sagt J. MÜLLER von der *Auricularia*: die Beschreibung passt auch genau auf die Larve unserer *Holothuria tubulosa*.

Die Angabe J. MÜLLER's, dass bei verschiedenen Echinodermlarven grosse individuelle Abweichungen zu beobachten seien, gilt auch hier. In der Fig. 9 ist beispielsweise das über der Mundöffnung gelegene Stirnfeld ungewöhnlich breit, in Fig. 12 dagegen etwas kleiner als gewöhnlich. Bei der fünf Tage alten Larve pflegt das Afterschild länger

als breit zu sein, zuweilen ist es aber breiter als lang u. s. w. Und doch sind alle diese Variationen nicht abnorm zu nennen, sondern dürfen nur als individuelle, als zufällige und zum Theil wenigstens gleichgültige Abweichungen eines Typus betrachtet werden, wie unter Anderm aus der Vergleichung mit pelagisch gefischten Larven hervorging. Der Variationskreis ist eben sehr gross.

Die Haltung der Larven im Wasser ist in Fig. 9 u. 12 angedeutet; die Pfeile *st* bezeichnen die verticale Achse, um welche dieselben bald rechts, bald links herum rotiren, indem sie zugleich geradlinig oder — was meistens geschieht — in Kreisen oder ebenen Spiralen vorrücken.

Hier schliessen meine Beobachtungen ab. Die miserable Verpflegung und deren Folgen vertrieben meinen Begleiter, Herrn Dr. DU PLESSIS, und mich aus St. Tropez, das weder in Bezug auf seine Umgebung noch auf seine marine Fauna einen Vergleich aushält mit dem leichter zu erreichenden Villafranca.

## 2. *Cucumaria doliolum*.

(Tafel XI—XIII.)

In der Neapeler zoologischen Station hatte ich während des Vorjahres die schönste Gelegenheit, die Entwicklung dieser Holothurie zu studiren. Ausser der Bildung des Mesoderms, welche ich anfangs zum Thema gewählt hatte, bespreche ich aber hier die ganze Embryonalanlage, da die Untersuchungen KOWALEWSKY'S<sup>1)</sup> theils fragmentarisch, theils ungenau sind.

**Lebensweise.** Im Gegensatz zu den aspidochiroten Holothurien, welche ihre Nahrung zugleich mit dem Meeresschlamm mittelst ihrer kurzen schildförmigen Tentakeln in das Mundatrium stopfen, sich also gleichsam durch Schlamm und Sand hindurchfressen, nehmen die dendrochiroten Holothurien eine viel reinere Nahrung aus dem Seewasser auf. Die Cucumarien sitzen gern in Gesellschaft auf und neben einander an Felsen fest, die baumförmig verästelten Tentakeln — wie dies SEMPER<sup>2)</sup> so schön abgebildet hat — ausgestreckt. Von den zehn Tentakeln sind acht im expandirten Zustande etwa von Körperlänge und sehr reich verästelt, und diese fungiren vornehmlich als Fangapparate; alle halbe bis zwei Minuten wird bald dieser bald jener derselben, an welchem sich zufällig gerade kleinere Seethiere festgesetzt oder welche mit den feineren Aestchen eine Beute erfasst haben, rasch zu einem

1) Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Holothurien, in: Mém. de l'Acad. Imp. Soc. de St. Pétersbourg. VII. série. Tome XI. N. 6. 1867.

2) Reisen im Archipel der Philippinen.



kurzen, reisbesen- oder cypressenförmigen Bäumchen zusammengezogen, gegen die Mundöffnung gebogen und bis an die Tentakelwurzel in das Mundatrium hinabgesenkt. Hier verweilt derselbe zehn bis dreissig Secunden, und indem er langsam wieder herausgezogen wird, legt sich einer der beiden kleineren Tentakeln ebenfalls gegen die Mundöffnung, um die Aeste des wieder herausstrebenden grösseren Tentakels wie eine aufgedrückte Bürste abzustreifen und so von den etwa noch hangengebliebenen Nahrungsmitteln zu befreien und endlich selbst für eine kurze Zeit in das Mundatrium hinabgesenkt zu werden. Sobald auch dieser kleinere Tentakel wieder herausgezogen ist, währenddess der grössere seine Fangäste schon wieder langsam ausgebreitet hatte, beginnt das Spiel mit einem andern grossen Tentakel, der nun gewöhnlich von dem andern kleinen Tentakel abgekämmt wird. Zuweilen tritt eine minuten- oder viertelstundenlange Pause ein in diesen Bewegungen; dann und wann betheiligen sich die kleinen Tentakeln auch wohl gar nicht an diesem sonderbaren Geschäft der Nahrungsaufnahme. Ich hatte nicht Zeit, die Drüsen und Nerven, die sich zweifellos in der Wandung der Tentakeln vorfinden, zu untersuchen. Schon KOWALEWSKY hat das periodische Einsenken der Tentakeln in das Mundatrium bei einem den Samen entleerenden Männchen gesehen und als einen Act des Aussäens desselben bezeichnet, eine Deutung, die wohl nicht ganz richtig ist; denn zu wiederholten Malen habe ich beobachtet, dass während der Samenentleerung das Spiel der Tentakeln entweder ganz oder fast ganz sistirt wurde.

Entsprechend der concentrirteren Nahrung ist der Darm der Cucumaria kürzer, dünner und ärmer an Blutgefässen als der der aspidochiroten Holothurien.

In gleicher Weise wie die Nahrungsmittel gelangen wahrscheinlich auch die Spermatozoen in das Atrium der weiblichen Cucumarien, wo eben die Befruchtung der Eier stattfindet. Sobald nämlich ein Männchen begonnen hat seinen Samen ruckweise auszustossen, beginnen die in der Nähe befindlichen Weibchen ein lebhaftes Spiel mit ihren Tentakeln, und da ein unter solchen Verhältnissen mit einem raschen Scheerenschnitt abgetrennter Tentakel unter dem Mikroskope zahllose angeheftete Samenfäden erkennen liess, so glaube ich nicht fehlzugreifen, wenn ich diese Art Einfuhr des Samens für den normalen Befruchtungsweg anspreche.

Die Methode der Untersuchung der Embryonen und Larven ist eine ziemlich umständliche, da die Eier vollkommen undurchsichtig sind — im Gegensatz zu den pelluciden Eiern der aspidochiroten Holothurien. Das Quetschen unter dem Deckgläschen oder das Zerreißen

mit Nadeln führt wohl zuweilen zum gewünschten Ziel und darf schon der Controle wegen nicht verabsäumt werden; dagegen giebt das folgende Verfahren weit sicherere Resultate.

Die lebenden Embryonen und Larven werden mit möglichst wenig Wasser in ein Uhrschälchen gebracht und mit Osmiumsäure übergossen, oder weit besser noch mit einem Gemisch, welches aus einigen Cubikcentimetern ein- bis dreiprocentiger Chromsäurelösung und einigen Tropfen einprocentiger Osmiumsäurelösung besteht. Hierin bleiben sie drei bis fünfzehn Minuten, werden dann mit Wasser abgespült und mit schwachem, danach mit absolutem Alkohol behandelt; eine halbe Stunde genügt meist, um sie zu entwässern. Die sodann in Terpentin etc. aufgehellten und in Balsam eingelegten Objecte lassen fast alle innere Details erkennen, besonders wenn sie durch die genannte Mischung schwach braunviolett gefärbt wurden; doch habe ich vorgezogen, nebenbei auch noch die Tinctio n mit Carmin vorzunehmen, und ferner in Paraffin einzuschmelzen und mit dem LEYSER'schen Mikrotom zu schneiden. Letztere Operation, die vom Erhärten bis zum Einlegen in Balsam kaum eine Stunde in Anspruch nimmt, liefert sehr hübsche Präparate, wie die auf Tafel XI wiedergegebenen, mittelst der Camera lucida gezeichneten und in der Färbung genau copirten Bilder beweisen. Goldchlorid färbt, gerade wie auch bei Actinien und deren Embryonen, sehr oft einzig und allein die Musculatur.

4. Die Furchung. Die befruchteten Eier werden von dem Weibchen in Menge ruckweise ausgestossen; da dieselben leichter sind als das Seewasser, steigen sie langsam empor und treiben dicht unter dem Wasserspiegel her. Die frisch ausgeworfenen Eier besitzen keinen Kern mehr, zeigen aber bisweilen ein Tröpfchen Protoplasma unter der Eikapsel — vielleicht der Koth des Eies. Innerhalb einer oder einiger Stunden wird im Innern ein heller Kernhof sichtbar, in dessen Mitte der neue Kern entsteht, der seinerseits aus 8—20 zur Maulbeerenform vereinigten kleinen Körpern (Kernkeime GOETTE) zusammengesetzt wird. Dergleichen Kernkeimhaufen mit umgebendem hellen Kernhof erkennt man noch sehr deutlich auf den Querschnitten des aus 32 Furchungszellen bestehenden Blastoderms, und erst bei der Weiterfurchung nehmen die Zellkerne die Gestalt von glatten Kugeln an, ohne umgebende helle Höfe.

Die Furchung des ganz opaken Dotters stimmt mit der der *Holothuria tubulosa* vollkommen überein, so dass ich auf jene Beschreibung verweisen kann. In mangelhaft ventilirtem Wasser entstehen sogar dieselben pathologischen Formen: Gastrulen ohne Mesodermbildung, Blastulen mit abnorm grossem Mesodermkeim, Zerfall der noch nicht



abgefurchten Blastula in zwei kleinere Blastulen u. s. w. (vergl. Taf. XIII). Wie bei den Holothurieneiern zeigt sich auch bei den pathologischen Formen der *Cuc. doliolum* häufig schon im Anfang der Furchung eine bedeutende Grössendifferenz der einzelnen Zellen, eine Erscheinung, die bei beiden genannten Arten aber auch im normalen Furchungspro-  
 cesse zu constatiren ist, obgleich sie hier erst etwas später evident wird, etwa sobald die Zahl der Furchungskugeln auf 32 gestiegen ist: dann erscheinen einige benachbarte Zellen (4—8?) etwas voluminöser, und diese stellen den Bildungsheerd des Entoderms und des Mesoderms dar. Diese verdickte Stelle des Blastoderms deutet auch hier die Afterregion an. Indem nun schon der erstentstandene Zellkern des Eies etwas excentrisch liegt, so ist schon vor Beginn der Furchung die Orientirung des späteren Embryos gegeben!

Im Anfang des zweiten Tages ist die Dottertheilung beendet (Fig. 47). Die Dicke des Blastoderms ist dann etwa gleich dem Radius des die Furchungshöhle erfüllenden sogenannten Gallertkerns, welcher von nun an die Rolle eines ungeformten Nahrungsdotters spielt. An einer Stelle (S) ist der Kugelmantel verdickt, und von hier aus vollzieht sich später die Einstülpung.

Schon gegen Ende des ersten Tages treten hier und da an den einzelnen Blastodermzellen äusserst feine Geisselfäden auf. Nach Beendigung der Furchung tragen alle Zellen Geisseln, und sobald nun die zarte Eikapsel abgestreift ist, schwimmt die Blastula in unregelmässigen Linien umher, meist in der Nähe des Wasserspiegels bleibend. Im Verlauf von zwölf Stunden verkleinert sich die Blastula um ein Fünftel ihres Durchmessers, um sodann am hinteren Pole (S), unter nahezu gleichzeitiger Abplattung desselben, einige (3—40) Zellen ins Innere treten zu lassen.

2. Mesodermkeim. An optischen wie an wirklichen Querschnitten habe ich mich aufs Sicherste überzeugen können, dass nur vom analen Pole aus ein Einrücken der Blastoderm- bzw. deren Tochterzellen in die Furchungshöhle stattfindet (Fig. 48); nie beobachtete ich diesen Vorgang an einer andern Stelle, weder zu dieser Zeit noch später. Indem die Blastula allmähig sich vergrössert und in die Kegelform übergeht (Fig. 49 im Längsschnitt), vermehren sich die Zellen des Mesodermkeims rasch auf Kosten des in der Furchungshöhle befindlichen zähflüssigen Eiweisses, und während der Grundstock dieser Mesodermzellen lange noch an derselben Stelle des Entoderms liegen bleibt, kriechen immer neue abgeschnürte Tochterzellen als amöboide Körper oder Wanderzellen umher, bis endlich die ganze Furchungshöhle wie von einem beweglichen, unterbrochenen Balkennetz sternförmiger Zellen durchsetzt erscheint (Fig. 20). Die nach der Peripherie zu strebenden Wan-



derzellen, bei denen jedoch auch noch eine Vermehrung durch Theilung nachgewiesen werden konnte, erreichen zum Theil das Ectoderm und bilden hier endlich (Fig. 24 *m''*) ein fast continuirliches »Blatt«, das äussere Muskelblatt oder Hautmuskelblatt; die Mutterzellen des Mesoderms nebst andern Tochterzellen aber bleiben auf dem sich einstülpenden Theile des Blastoderms, dem Urdarm, liegen, umkleiden denselben und stellen das innere Muskelblatt oder das Darmfaserblatt dar. Zahlreiche Mesodermzellen bleiben ferner in der Furchungshöhle schweben: sie werden zum Theil später resorbirt (Fig. 24  $\xi$ ), zum Theil aber auch noch zum Aufbau der Musculatur verwandt, indem sie entweder mit den inneren sich ausbreitenden Organen oder, von diesen gegen das Hautmuskelblatt gedrängt, mit dem letzteren sich vereinigen. Viele Tausende in Balsam aufbewahrter Quer- und Längsschnitte lassen über die Richtigkeit dieser Angaben keinen Zweifel aufkommen; wohl aber bedarf die Deutung der peripherisch lagernden Mesodermzellen noch der Besprechung.

METSCHNIKOFF nennt die Wanderzellen »Cutiszellen«. Ich hatte anfangs keine Veranlassung diese Deutung anzuzweifeln, musste aber später die Ansicht jenes Forschers aufgeben und zwar aus folgenden Gründen.

4. Die Kalkplatten der Haut entstehen bei den jungen Cucumarien nicht in jenen »Cutiszellen«, sondern im eigentlichen Ectoderm<sup>1)</sup>! Dasselbe gilt ganz gewiss auch von sehr vielen (vielleicht allen?) Echinodermen. Man vergleiche nur die Figuren von JOH. MÜLLER, METSCHNIKOFF u. A., um die Ueberzeugung zu gewinnen, dass ein Kalkskelet sich auch an jenen Stellen bilden kann, zu welchen gar keine Wander- oder Mesodermzellen gelangt waren! Damit soll nun durchaus nicht behauptet sein, dass die Wanderzellen überhaupt nicht im Stande wären Kalkgebilde zu erzeugen. Im Gegentheil. Bei vielen Echinodermen, z. B. den meisten Holothurien, findet man in der subcutanen und Darmmusculatur C-förmige oder stäbchen- und x-förmige Gebilde abgelagert. Die Fähigkeit, Kalkkörper abzulagern, ist also für die Mesodermzellen nicht weniger charakteristisch als für die Ectodermzellen. Wenn also wirklich ein kleiner Theil jener Wanderzellen ausschliesslich zum Aufbau von Stützapparaten (Kalkring, Madreporenkopf) dient, so berechtigt dieser Umstand noch nicht, alle Wanderzellen schlechtweg als skelet-

1) Ob diese Kalkkörper später wieder resorbirt und dafür andere gebildet werden, konnte ich nicht mehr entscheiden: »D'après nos observations — sagen DANIELSSEN und KORN (Fauna litt. Norv. p. 52) — le squelette chez les petits d'*Holothuria trem.* change au moins deux fois avant que celui qui reste arrive, et que cela bien certainement a lieu parmi la plupart des Larves des Echinodermes semble être prouvé par les observations de Mr. KROHN, de MÜLLER et surtout par celles de SCHULTZE.

bildende Zellen zu bezeichnen, wie METSCHNIKOFF es thut. Die Wanderzellen sind eben im Wesentlichen Muskelemente. — 2. Ferner konnte ich an den durchsichtigen Saugfüßchen und Tentakeln der jungen Cucumarien die Umwandlung der sogenannten »Cutiszellen« in Ringmuskeln direct verfolgen (Fig. 26 *m''*)! — 3. Endlich treten Contractionen des Darmes wie der Haut immer erst auf, nachdem die Wanderzellen hinzugegetreten sind, wie bei den durchsichtigen Larven der *Holothuria tubulosa* leicht zu constatiren war.

Da es nun nicht wahrscheinlich ist, dass in dieser Beziehung die Entwicklung der Synapten (und anderer Echinodermen) von der hier beschriebenen Formen abweiche, so muss die Deutung METSCHNIKOFF's, welcher die Wanderzellen schlechthin »Cutiszellen« nennt, aufgegeben werden.

Vergleicht man die Mesodermbildung der *Hol. tubulosa* mit der der *Cucum. doliolum*, so zeigt sich der folgende Unterschied. Die Entstehungsweise des Mesodermkeims aus dem Entoderm ist zwar bei beiden Formen die gleiche; während aber die Mesodermzellen der *Holothuria tubulosa* sich nur langsam vermehren und ganz vereinzelt gegen Darm, Peritonealblasen, Wassergefäße und Ectoderm herantreten und nur sehr allmähig diese Organe mit einem Muskelbelege versehen, so geschieht hingegen die Vermehrung der Mesodermzellen bei *Cucumaria doliolum* so rasch, dass schon im Gastrulastadium ein fast geschlossenes Haut- und Darmmuskelblatt ausgebildet ist. Wahrscheinlich steht dieser Unterschied mit der verschiedenen Art der Metamorphose in Zusammenhang.

3. Der Urdarm bildet sich durch eine Einstülpung des Blastoderms, und zwar an jener Stelle, wo der Mesodermkeim auftritt. Der Ort der beginnenden Einsenkung aber wird zum bleibenden After (Fig. 18—20, *en* Urdarm, *a* After), nicht, wie KOWALEWSKY angiebt, zur Mundöffnung.

Die Einstülpung, zuerst durch eine Abplattung und schüsselförmige Vertiefung angedeutet, rückt allmähig bis gegen die Mitte der Furchungshöhle vor, immer den Mesodermkeim vor sich herschiebend. Nunmehr erscheint die Larve, wie KOWALEWSKY richtig beschreibt aber nicht ganz richtig abbildet in Fig. 15, etwas unsymmetrisch, indem die Afteröffnung rückenwärts geschoben wird; jedoch ist diese Asymmetrie nicht sehr auffällig, zumal sie sehr bald sich wieder verliert. Wenn der Urdarm das Centrum der Furchungshöhle erreicht hat, beginnt er sich zu gabeln (Fig. 20, 21, 22 *A*). Der dorsale Ast dieser Gabel *VP* nimmt rasch an Grösse zu, wendet sich schräg nach vorn und bauchwärts und schnürt sich endlich als Vasoperitonealblase ab von dem im

Wachstum zurückgebliebenen Aste *B*, welcher zum Körperdarm wird (Fig. 22 *B*).

Nachdem der Zerfall des Urdarms in diese beiden Organe stattgefunden hat, senkt sich die Vasoperitonealblase auf die linke Seite des Körperdarms, der seinerseits nun rasch an jener vorbei und nach vorn auswächst, um sich mit einer neuen ventralen Einstülpung des Ectoderms, dem Munddarm (Fig. 24 *A*) zu vereinigen — genau wie bei *Holothuria tubulosa*. Aus der oralen Einstülpung des Ectoderms entsteht der sogenannte Schlundkopf der Holothurie, der übrige Theil des Darmes geht aus dem Körperdarm hervor.

3. Das Wassergefäßssystem entsteht aus dem vorderen Abschnitt der Vasoperitonealblase (Fig. 22 *B*, *V*), aus der Wassergefäßblase *V*. Dieselbe liegt anfangs links neben dem vorbeiwachsenden Darm in Gestalt eines rundlichen Schlauches; bald zeigen sich einige nach vorn gerichtete Auftreibungen (die Anlagen der ersten drei Tentakeln) und eine dorsalwärts gerichtete zapfenartige Ausstülpung, die alsbald mit dem Ectoderm zusammenstösst, um nach erfolgter Verwachsung die offene Communication der Wassergefäßblase mit dem umgebenden Seewasser herzustellen, den sogenannten Wasserporus (Fig. 24 *x*). Während dieser »Steinanal« sich bildet, umwächst die Wassergefäßblase den nunmehr ein offenes Rohr bildenden Darm und wird zum Ringcanal, aus welchem zunächst noch zwei Tentakelblasen und der ventrale mediane Ambulakralcanal sich ausbauchen. Zu diesen Ausstülpungen gesellen sich bald die übrigen vier Ambulakralcanäle, sowie eine POLI'sche Blase (vergl. Fig. 24 nebst Tafelerklärung).

4. Die Peritonealblasen. Nachdem der eine längere Ast des Urdarms sich als Vasoperitonealblase losgeschnürt hat, zerfällt letztere wieder in zwei Tochterblasen: eine vordere Gefäßblase und eine hintere Peritonealblase (Fig. 22 *A*, *B*). Auch diese Peritonealblase schnürt sich bald in der Mitte ein und theilt sich in zwei rechts und links an den Körperdarm sich anlegende ellipsoidische hohle Gebilde (Fig. 22 *C*, *PP*), ganz ähnlich wie bei andern Echinodermen, nur dass diese Peritonealblasen hier stets ein deutliches Lumen erkennen lassen! In einer früheren Notiz hatte ich diesen Zerfall nicht angegeben, ein Irrthum, der wegen der Schwierigkeit der Untersuchung entschuldbar gefunden werden mag, sowie wegen der sehr bald eintretenden Wiederverwachsung. In zahlreichen Quer- und Längsschnitten und an verschiedenen mit Carmin gefärbten und aufgehellten ganzen Larven habe ich das Schicksal dieser beiden Peritonealblasen verfolgen können, und wenn ich hier zu andern Resultaten kam wie METSCHNIKOFF, so geschah dies



gewiss nur nach einigem Zögern; denn Veränderungen, welche bei durchsichtigen Objecten, wie Auricularien, direct zu beobachten sind und eine grosse Sicherheit der Deutung gewinnen lassen, können an undurchsichtigen Objecten nur aus Schnitten oder gehärteten Präparaten mühevoll erschlossen werden und lassen gar zu leicht einen Irrthum unterlaufen. Gleichwohl sehe ich mich genöthigt, an der folgenden Darstellung auf das Entschiedenste festzuhalten.

Die Peritonealblasen sind, wie überhaupt alle aus dem Urdarm hervorgehenden Organe, zweischichtig. Der Urdarm selbst nämlich besteht ja schon aus dem Entoderm und den auflagernden Muskelzellen (Fig. 20 u. 24). Mit der Vergrösserung des Urdarms vermehren sich nun zwar auch die Muskelzellen noch, jedoch nicht in dem Maasse, dass sie alle Derivate des Urdarms wie ein geschlossenes Blatt zu umgeben und zu überspannen vermöchten; vielmehr bilden sie auf der Wassergefäss- und Peritonealblase ein mehrfach durchbrochenes Gewebe, welches jedoch durch die in der Furchungshöhle gelegenen Wanderzellen fortwährend vervollständigt wird, so dass das Wassergefässsystem (in Fig. 24 blau) endlich doch von einem vollständigen Muskelzellenmantel eingehüllt erscheint, wie in Fig. 24 halbschematisch angegeben ist, während die Peritonealblasen allerdings vielerwärts nur einschichtig bleiben. Die von METSCHNIKOFF (l. c.) auf Tafel III in Fig. 20 c abgebildete und als Cutis gedeutete Gewebsschicht ist der Muskelbeleg der Tentakelblasen.

Die beiden Peritonealblasen vergrössern sich bald sehr rasch; ihre Höhlung wird zur definitiven Leibeshöhle, ihre Wandung zum Peritoneum. Indem sie sich vergrössern, verdrängen sie die Furchungshöhle allmählig ganz. Wo sie mit ihren Wandungen zusammenstossen entsteht entweder ein Mesenterium, oder aber es tritt ein Schwund der sich berührenden Platten ein. Dieser Umstand macht es erklärlich, wie bei nahe verwandten Arten der anfangs die Furchungshöhle durchsetzende Steincanal sowie die Retractoren des Schlundkopfes bald von den Mesenterialplatten bleibend festgelegt werden, bald aber auch nicht: im letzteren Falle obliterirten die Peritonealblasenwandungen an ihren Berührungsstellen.

Bei den Cucumarien scheinen sich die beiden Peritonealblasen zuerst an der Bauchseite zu vereinigen, während es auf der Rückenseite zur Bildung eines den Darm in Lage haltenden Mesenteriums kommt. Sodann legen sie sich auf die Musculatur des Körperdarms (Fig. 24 P'), umkleiden ferner die in die Peritonealhöhle sich vorstülpende POLI'sche Blase und tapeziren endlich die Körperwandung aus, wahrscheinlich aber erst, nachdem die Lungen als Ausstülpungen des Darmes hervor-

getreten sind. Die Tentakeln sind dann aber schon lange nach aussen hervorgetreten, die Körperwand vor sich herdrängend und mit derselben innig verwachsend. Der Ringcanal hingegen und die fünf Haupttentakelcanäle bleiben im Innern des Körpers liegen, und sie werden also auch von dem Peritoneum überzogen.

Indem die vereinigten Peritonealblasen sich erweitern auf Kosten der Furchungshöhle, tritt auch eine Resorption der sie erfüllenden Fetttröpfchen (Fig. 24  $\xi$ ) ein; dasselbe Schicksal theilen viele der noch in der Furchungshöhle schwebenden Wanderzellen; andere mögen noch zum Aufbau der Musculatur Verwendung finden, wie das z. B. in den durchsichtigen Saugfüßchen der lebenden Thiere zu constatiren war.

5. *Habitus und Verwandlung.* Ungefähr zur Zeit, wo der Munddarm sich als Einstülpung des Ectoderms bildet, erscheint die Larve schon cylindrisch. Allmähig schwinden die Geisseln zonenweise, bis die Larve nur noch vier, sehr selten fünf, Wimperreihen, ein wimperndes Afterfeld und eine wimpernde Kopfzone aufweist. Die Mundöffnung liegt, wie schon KOWALEWSKY angiebt, vor dem ersten Wimperreif (Fig. 23). Zunächst werden die zwei ventralen Saugfüßchen, sodann die fünf Tentakeln an der Bauchseite sichtbar; sodann schwindet die Wimperzone an Kopf- und Afterende (Fig. 25), sowie endlich auch die fünf Wimperreifen. Das Letztere geschieht aber erst, nachdem der Kopfkegel in den Nacken gedrängt und sein Inhalt resorbirt worden ist, nachdem ferner die Mundöffnung allmähig an den vorderen Körperpol gerückt war — kurzum, sobald die schwimmende Larve zum kriechenden Thiere wird.

Die Locomotion erfolgt nun in ähnlicher Weise, wie DANIELSEN und KOREN (l. c. p. 49) von *Holothuria tremula* angeben: Les petits, en grim pant le long du pan lateral du vase d'eau étendaient les tentacules et s'accrochaient à l'aide d'eux, puis ils étendaient les 2 long pieds cylindriques, qui par leurs disques de succion les collèrent encore davantage au vase. Die kleinen Cucumarien (Taf. XIII) nehmen hierbei die verschiedensten Stellungen an, bald mit den beweglichen Tentakeln sich festklebend, bald mit den Füßchen der beiden umhertastenden Füßchen sich festsaugend. Das oben erwähnte periodische Einsenken der Tentakeln in das Mundatrium (Tafel XIII) beginnt schon sehr früh.

Bis hierher reichen meine Beobachtungen. Obgleich ich noch wochenlang die jungen Thiere in meinen Miniaturaquarien halten konnte, so zeigte sich doch kein wesentlicher Fortschritt in der Entwicklung, vermuthlich wegen Mangels an Nahrung.

Mehrere im Texte nicht weiter erwähnte Details ergeben sich aus den Figuren, welche fast alle mittelst der Camera lucida skizzirt wurden.



Ueber die Entstehung des Gefäß- und Nervensystems vermochte ich keine Aufschlüsse zu bekommen.

### Schlüsse und Thesen.

NB. Ein Theil dieser Schlussfolgerungen bezieht sich selbstverständlich zunächst nur auf *Hol.\*tubulosa* und *Cuc. doliolum*.

1. Die excentrische Lage des nach der Befruchtung neu gebildeten Kerns orientirt schon über die Lage des künftigen vorderen und hinteren Körperpols; mit anderen Worten, die Localisirung mehrerer wichtiger Organsysteme ist schon mit dem Auftreten des ersten Nucleus gegeben.

2. Das Mesoderm entsteht allein aus dem Entoderm.

3. Der Mesodermkeim löst sich in Wanderzellen auf, welche 1. die subcutane Ringmusculatur bilden, 2. den Urdarm und dessen Ausstülpungen mit einem Muskelbeleg umhüllen, 3. zum Theil in der Furchungshöhle schweben bleiben, um später einen Theil des inneren Skelets (Kalkring, Madreporenköpfchen etc.), ferner wahrscheinlich die fünf Längsmuskeln und die Geschlechtsdrüse zu bilden.

4. Die Furchungshöhle der abgefurchten Blastula ist mit einer Eiweiss oder auch noch Fett enthaltenden Flüssigkeit erfüllt, welche von den Furchungszellen abgesondert ward und die Rolle eines ungeformten Nahrungsdotters, bei *Cucumaria* auch noch nebenbei die eines hydrostatischen Apparates (im Kopfkegel) spielt.

5. Das Hautskelet der jungen *Cucumaria* entsteht im eigentlichen Ectoderm, nicht in den von METSCHNIKOFF als »Cutiszellen« bezeichneten Mesodermzellen. Die bindegewebige Cutis ist demnach wahrscheinlich ein Product des Ectoderms.

6. Die Blutzellen in der Leibeshöhle wie in den Wassergefäßen entstehen, wie schon KOWALEWSKY beschrieben hat, durch Abschnürung von der inneren Zellenlage (Entoderm) der Peritoneal- und Wassergefäßblase (vergl. Taf. X, Fig. 8 b).

7. Der sogenannte Schlundkopf der Holothurien bildet sich aus einer oralen Einstülpung des Ectoderms, der übrige Theil des Darmes aus dem hinteren Abschnitt des Urdarms.

8. *Holothuria tubulosa* durchläuft eine vollkommene Metamorphose, *Cucumaria* eine unvollkommene.

9. Aus den Peritonealblasen (Lateralscheiben METSCHNIKOFF's) entsteht allein das Peritoneum.

10. Der Larvendarm ist mit Geisselzellen ausgekleidet. Die Wassergefäße besitzen zerstreute, die Peritonealblasen nur ganz vereinzelte Wimper- oder Geisselzellen.

11. Die Furchungshöhle der Larve wird schliesslich durch die sich



ausdehnenden Peritonealblasen verdrängt. Da die Peritonealblasen aber, sowie auch das Wassergefässsystem, nur (abgeschnürte) Ausstülpungen des Urdarms sind, so erscheint der Gastrovascularraum der Coelenteraten homolog jener Urdarmhöhle der Echinodermen nebst deren hohlen Anhängen (Körperdarm plus Wassergefässsystem plus Peritonealblasen)<sup>1)</sup>. Durch diese Homologisirung scheint die Verbindungsbrücke zwischen Coelenteraten und Echinodermen geschlagen!

12. Die Verwandlung der Echinodermenlarven kann nur als Metamorphose, nicht als Generationswechsel aufgefasst werden. Selbst die von JOH. MÜLLER (Zweite Abhandl. 1848, p. 29—34) aufgestellte Ansicht von der »Coexistenz des Principis des Generationswechsels und der Metamorphose bei der Entwicklung der Echinodermen« muss, angesichts der neueren Untersuchungen über Persistenz des Larvendarms etc. aufgegeben werden.

13. Mangelhafte Ventilation während der Eifurchung kann Veranlassung geben zu abnormen Bildungen, welche schliesslich zu einer Oberflächenvergrösserung und einem dadurch ermöglichten ergiebigeren Gasaustausch führen (vorzeitige Einstülpung, warzenartige oder wulstförmige Ausstülpungen, Zerfall des Embryos in mehrere, theilweise oder sogar gänzliche Auflösung des Embryos in Wimperzellen). Wahrscheinlich wird es gelingen, solche pathologische Missbildungen wenigstens zum Theil auf ein einfaches, rein mechanisches Moment zurückzuführen, nämlich auf die durch angesammelte Kohlensäure bewirkten Contractionen der einzelnen Embryonalzellen.

14. Demnach kann die Annahme, dass äussere mechanische Reize Veranlassung geben können zur Bildung neuer Organsysteme (wie etwa Einstülpungen, Ausstülpungen, Wimperorgane), nicht ohne Weiteres von der Hand gewiesen werden, — so wenig solch eine Hypothese auch mit den complicirten Anpassungs- und Vererbungsgesetzen der DARWIN'schen Lehre zu harmoniren scheint<sup>2)</sup>.

1) E. METSCHNIKOFF'S Ausspruch bedarf obiger Berichtigung. Jener Forscher sagt: ». . . So sehen wir, dass sich bei den Echinodermenlarven eine geräumige Leibeshöhle bildet, welche mit der definitiven Körperhöhle durchaus in keinem genetischen Zusammenhang steht; die letztere entsteht im Innern der sogenannten Lateralscheiben, welche in letzter Instanz aus dem primitiven Darm ihren Ursprung nehmen. Der coelenterische Apparat ist eben mit der Peritonealhöhle des definitiven Echinodermenkörpers, nicht mit der Leibeshöhle der Echinodermenlarven in Parallele zu stellen«. (Zur Entwicklungsgeschichte der Kalkschwämme, in dieser Zeitschr. Bd. XXIV. 1874.)

2) Eine ausführliche auf Experimente gestützte Discussion über das in 13 und 14 erwähnte Thema werde ich im Laufe des Sommers veröffentlichen.

## Erklärung der Abbildungen.

Gemeinsame Bezeichnung:

- a*, Afteröffnung,
- bl*, Blastoderm,
- ek*, Ectoderm,
- en*, Entoderm,
- f*, Furchungshöhle,
- g*, »Gallertkern«,
- m*, Mesoderm,
- m'*, äussere Mesodermplatte (Hautmuskelschlauch),
- m''*, innere Mesodermplatte (Musculatur des Darms und der Wassergefässe),
- o*, Mundöffnung,
- w*, Wimperwulst,
- x*, Wassergefässporus,
- A*, Munddarm, d. h. derjenige Theil des Darmcanals, welcher sich zuletzt und zwar durch die orale Einstülpung des Ectoderms in der vorderen Körperhälfte bildet. Aus ihr entsteht der Schlundkopf.
- B*, Körperdarm, d. h. der von der ursprünglichen aboralen Einstülpung abgeschnürte Theil des Urdarms,
- H*, Steincanal,
- K*, Kopfkegel,
- N*, Nucleus,
- P*, Peritonealblasen:
- Pr*, rechte,
- Pl*, linke,
- U*, Urdarm (aborale Einstülpung des Blastoderms),
- V*, Wassergefässblase,
- VP*, Vasoperitonealblase.

### Taf. IX u. X.

#### Holothuria tubulosa.

Alle Zeichnungen sind nach frischen Präparaten angefertigt. Vergr. 200—300.

Fig. 1. Sechs Stunden nach der Befruchtung. Optischer Querschnitt. *n*, Kernhof, *α*, Follikelhaut, *z*, Kern in derselben. Die bei dem reifen Ei zwischen Dotter und Follikelhaut sich vorfindende, radiär gestreifte Gallertzone ist schon verschwunden.

Fig. 2. Blastula, 15 Stunden nach der Befruchtung. Die Furchung ist fast vollendet. *S*, Spermatozoon, *μ*, Mikropyle. Manche Blastodermzellen tragen schon eine Geissel. Die Blastula rotirt in der Follikelhaut langsam und unsicher.

Fig. 3. Gastrula, 23 Stunden nach der Befruchtung, an einem hangenden Tropfen in der feuchten Kammer beobachtet. Optischer Längsschnitt. Von dem sich später einstülpenden Theile des Blastoderms (d. h. dem Entoderm) *en* schnüren sich einige wenige Zellen, der Mesodermkeim, *ab*, welche auf Kosten des Gallertkerns sich nähren und vermehren. Die Follikelhaut ist schon lange zerrissen und abgeworfen.

Fig. 4. Eine Ectodermzelle desselben Individuums, 800mal vergrössert.

Fig. 5. Die durchsichtige Larve, von der Bauchseite aus gesehen, 44 Stunden nach der Befruchtung. Der Urdarm *U* zeigt in der Mitte schon eine Einschnürung, welche die spätere Trennungsstelle der Vasoperitonealblase vom Hinterdarm andeutet. *R*, grüne Körner enthaltende Zellen des Wimperwulstes *w*.

Fig. 6. Optischer Längsschnitt einer Larve 54 Stunden nach der Befruchtung. Vom Urdarm *U* hat sich die Vasoperitonealblase *VP* abgeschnürt.

Fig. 7. Profilsansicht derselben Larve, schematisch. *A*, Vorderdarm (Atrium), durch Einstülpung des Blastoderms sich bildend. Wimpern und Mesodermzellen sind weggelassen.

Fig. 8. Optischer Längsschnitt einer Larve, 69 Stunden nach der Befruchtung, vom Rücken aus gesehen. *b*, Blutzellen in der Vasoperitonealblase. *R*, grüne Körner enthaltende Zellen des Wimperwulstes, *p*, Darminhalt. Vorderdarm und Hinterdarm haben sich schon zu einem Rohre vereinigt. Die Vasoperitonealblase ist auf die linke Seite gerückt. Die Figur ist nur insofern ungenau, als die verschiedenen optischen Querschnitte nicht genau in derselben Ebene liegen.

Fig. 9. Die durchsichtige Larve in schwimmender Stellung, 74 Stunden nach der Befruchtung. *st*, verticale Achse, um welche die Larve langsam rotirt, indem sie sich zugleich geradlinig oder in weiten Kreisen, oder Spiralen fortbewegt.

Fig. 10. Profilsansicht derselben Larve, schematisch. Mesoderm und Wimpern sind weggelassen.

Fig. 11. Darmcanal einer fast vier Tage alten Larve. Die aus dem Mesodermkeim hervorgegangenen Wanderzellen *M* legen sich auf die Darmwandung und bilden, unter endlichem Verlust ihres Kerns, den Ringmuskelbeleg. Mit Hülfe der Camera lucida gezeichnet.

Fig. 12. Larve, hundert Stunden nach der Befruchtung. *st*, Rotationsachse. Die Vasoperitonealblase ist in drei gesonderte Blasen zerfallen: die Gefässblase und die beiden Peritonealblasen.

Fig. 13. Profilsansicht derselben Larve, schematisch. Wimpern und Mesoderm sind weggelassen, nur die dem Stein canal *x* auflagernden Mesodermzellen sind gezeichnet.

Fig. 14. Skizze der Eingeweide derselben Larve, 7 Stunden später.

Fig. 15. Zwei Wander- (Mesoderm-) Zellen; die eine in Theilung begriffen. Ausser dem Kern bemerkt man noch eine wechselnde Zahl von grösseren und kleineren Vacuolen. Die Bewegung der Pseudopodien ist eine mässig lebhaft.

#### Taf. XI—XIII.

#### Cucumaria doliolum.

Auf Zeitangaben habe ich hier verzichten müssen, da mir die betreffenden Notizen abhanden gekommen sind.

Fig. 16. Ein am Wasserspiegel schwimmendes Ei, in der Furchung begriffen. *n*, Kernhof.

Fig. 17. Vollkommen abgefurchte Blastula. *S*, der Theil des Blastoderms, welcher später durch Einstülpung zum Urdarm wird. Sämmtliche Zellen sind Geisselzellen.

Fig. 18. Die Blastula vergrössert sich, während das Blastoderm dünner wird. *m*, Mesodermkeim, *a*, Ort, wo später der After liegt, *g*, Gallertkern (Furchungshöhle), *g'*, Gerinnsel.

Fig. 19. Gastrula vom Ende des zweiten Tages, im Längsschnitt. Genau nach einem in Balsam aufbewahrten Carminpräparat. Die Wanderzellen haben sich theils gegen das Ectoderm (z. B. bei *d*) gelegt, um später zur Ringmusculatur zu werden; grösstentheils liegen sie noch frei in der Furchungshöhle. *S*, der zum Urdarm sich einstülpende Theil des Blastoderms. 392/1.

Fig. 20. Längsschnitt einer älteren Gastrula 400/1.

Fig. 21. Sagittaler Längsschnitt einer Larve vom Ende des vierten Tages. 400/1.



Fig. 22. *A, B, C*, Entstehung der Gefässblase und der beiden Peritonealblasen aus dem Urdarm. *h*, der Ort, wo später der Munddarm mit dem Körperdarm zusammentritt.

Fig. 23. Eine schwimmende Larve.  $\Theta$ , Wasserspiegel,  $\xi$ , Kopflappen, mit kleinen Oeltröpfchen gefüllt. 200/4.

Fig. 24. Das Wassergefässsystem ist durch einen blauen Ton hervorgehoben; zugleich ist es plastisch gezeichnet, während die übrigen Larventheile nur in optischen Längsschnitten angegeben sind. Zur besseren Uebersicht sind ferner alle Zellkerne des Mesoderms roth gedruckt. Die beiden Peritonealblasen *PP* sind durchaus roth, deren Kerne schwarz angegeben. 420/4.

*E*, Ringcanal mit den fünf Tentakelblasen,

*F*, die fünf Ambulacralcanäle, von denen der bauchständige

*G*, zwei Saugfüsschen trägt.

*X*, Steincanal,

*F*, Nahrungsballen im Darmlumen,

*M*, Wanderzellen (Mesoderm),

*P'*, Wandung der Peritonealblase,

*m'*, innere Mesodermplatte (Musculatur des Darms und Wassergefässsystems),

*m''*, äussere Mesodermplatte (subcutane Ringmusculatur).

$\delta$ , aus den Wimperreifen stammende Geisselzellen.

† Pol'sche Blase, abgeschnitten.

Die Umkleidung des Wassergefässsystems mit Muskelzellen ist in der Lithographie etwas zu glatt und regelmässig wiedergegeben!

Fig. 25. Aeltere Larve in schwimmender Haltung.  $\Theta$ , Wasserspiegel. 200/4.

*T*, die fünf Tentakel, welche fast ganz eingezogen werden können, sowie auch *G*, die beiden Saugfüsschen.

Der Kopfkegel *K* hatte schon früher (Fig. 24) das Wimperkleid abgeworfen.

$\xi$ , Oeltropfen.

Fig. 26. Optischer Querschnitt durch einen Tentakel desselben Individuums. 500/4.

$\delta$ , eine aus dem Wimperreif stammende, zufällig mitgenommene Geisselzelle.

*b*, Blutkörperchen im Wassergefässraum des Tentakels,

*c*, Cuticula,

*en*, Entoderm. Vereinzelte Zellen tragen Wimpern oder Geisseln.

Fig. 27. Kalkkörper im Ectoderm derselben Larve Fig. 25.

Fig. 28. Eine Larve in kriechender Stellung. Die Wimperreife sind verschwunden. Der Kopfkegel ist rückgebildet und sein Inhalt, der Oeltropfen, resorbiert. — Nach dem Leben gezeichnet.

*D*, Saugfüsschen mit stützender Kalkplatte.

*S*, Kalkplatten des Ectoderms.

Der Kalkring ist schon vorhanden, konnte jedoch nicht eingezeichnet werden.

#### Pathologische Embryonen.

Fig. 29. *Hol. tubulosa*. — Blastula.

Fig. 30. » »

Fig. 31. » »

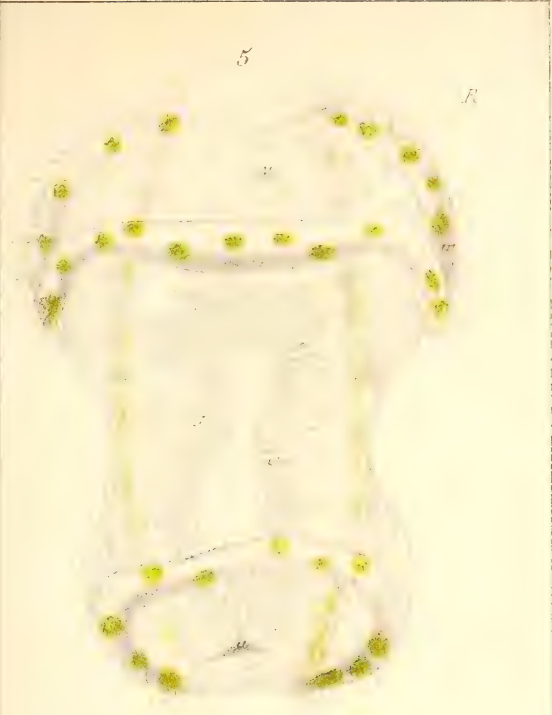
Fig. 32. » »

Fig. 33. *Cucumaria doliolum*. *M*, Mesodermkeim.

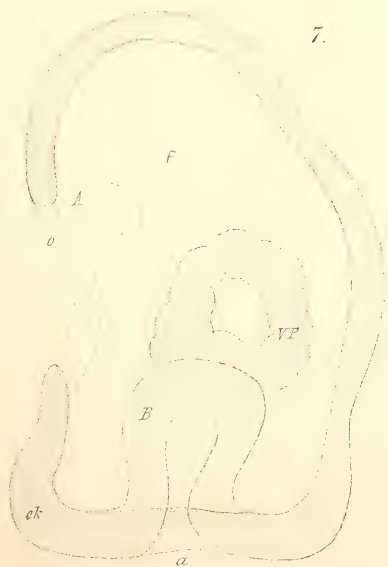
Fig. 34. » »

5

R

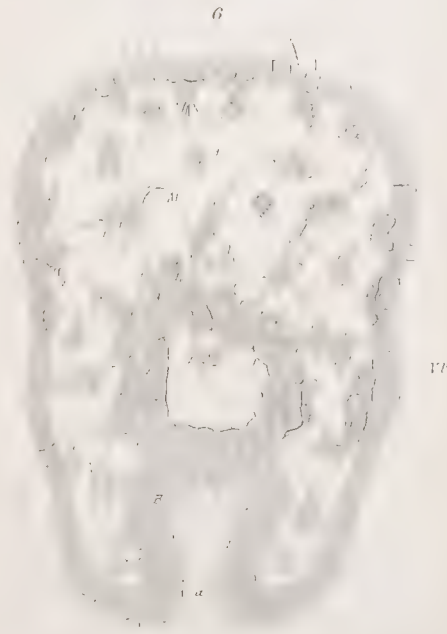
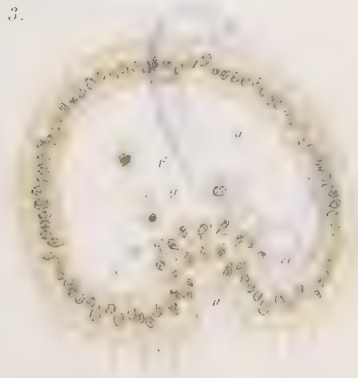
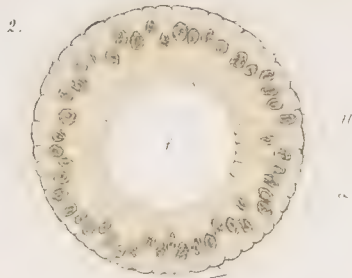
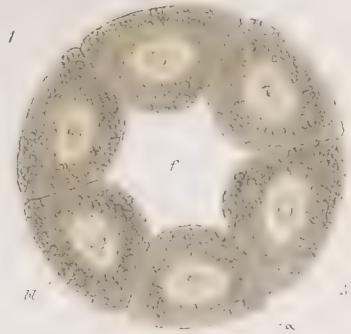


7.





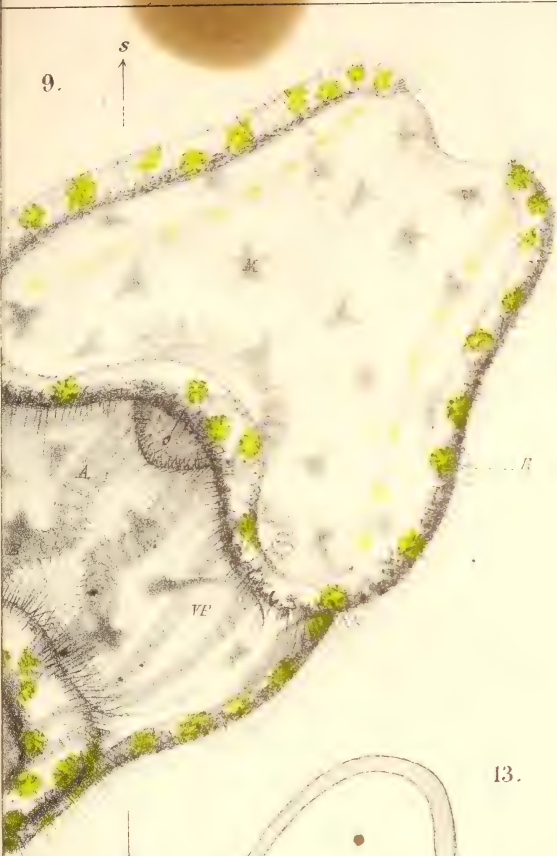






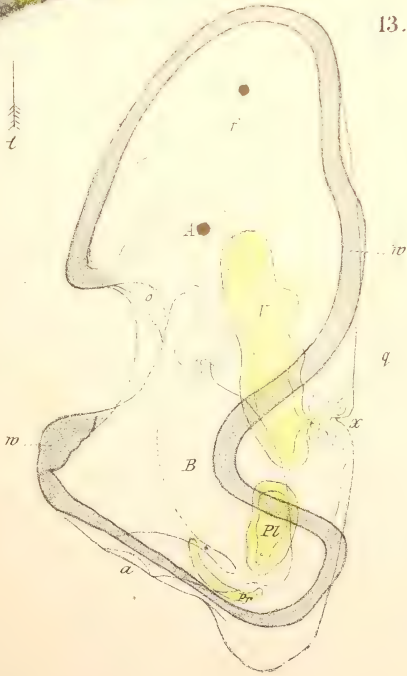
9.

s



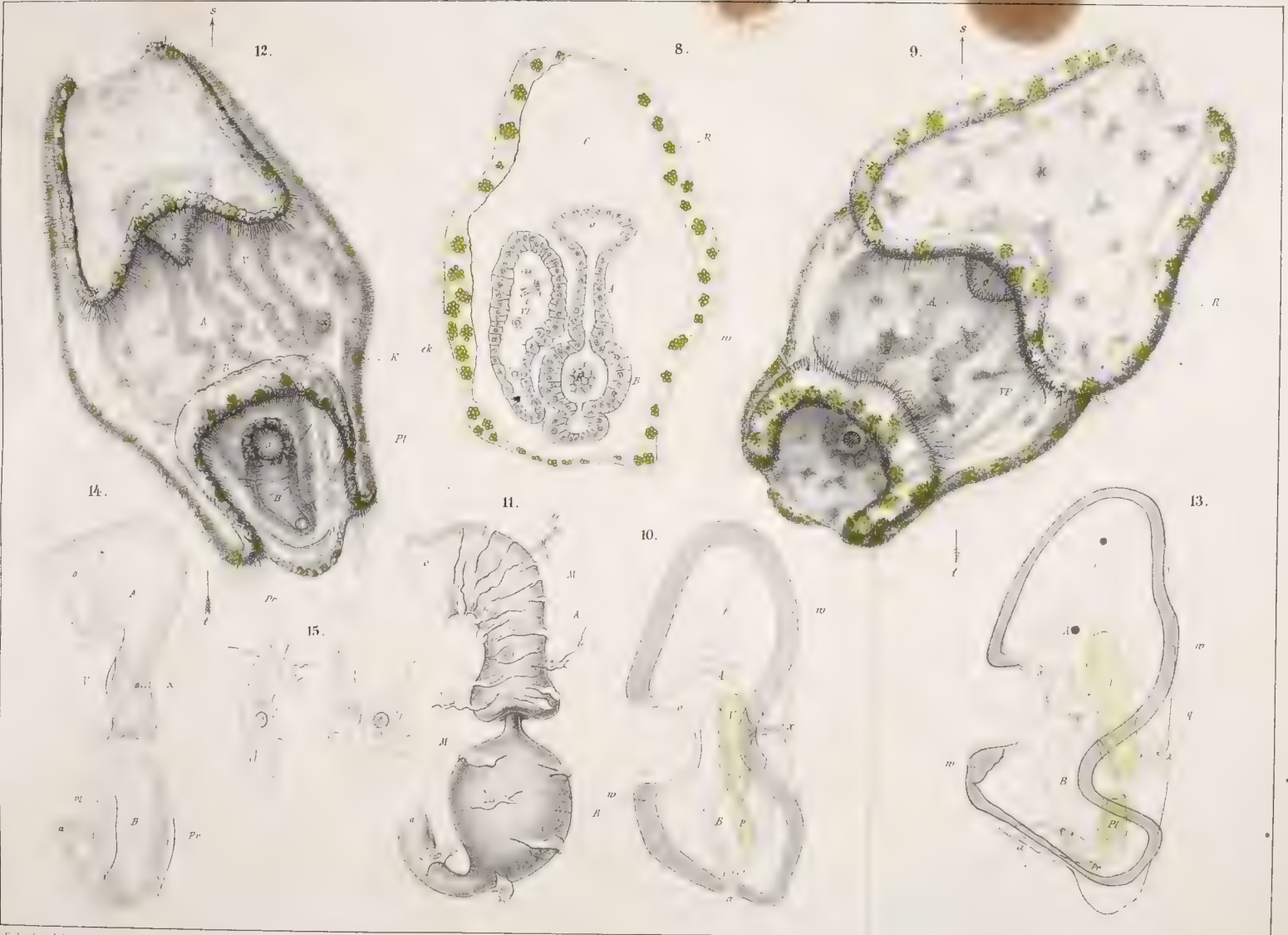
13.

t





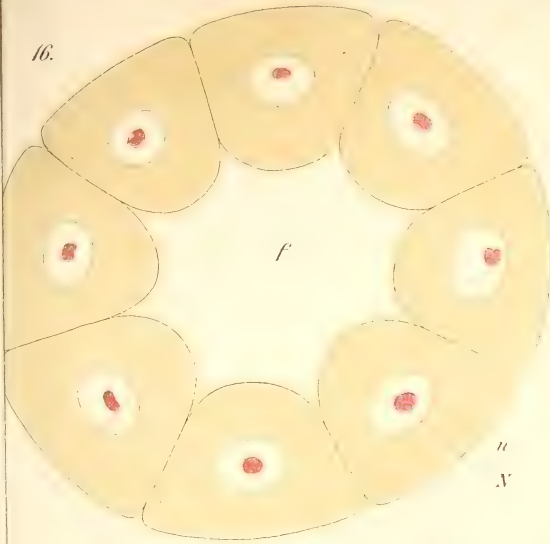




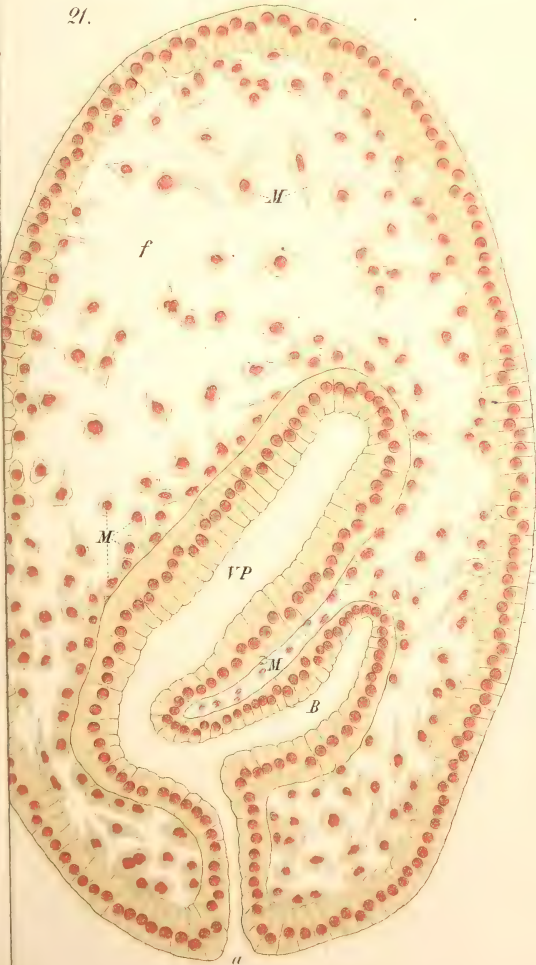




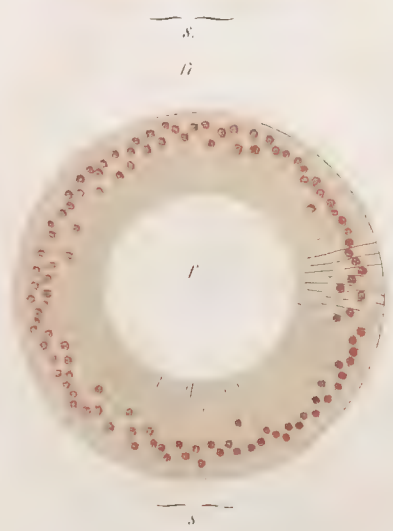
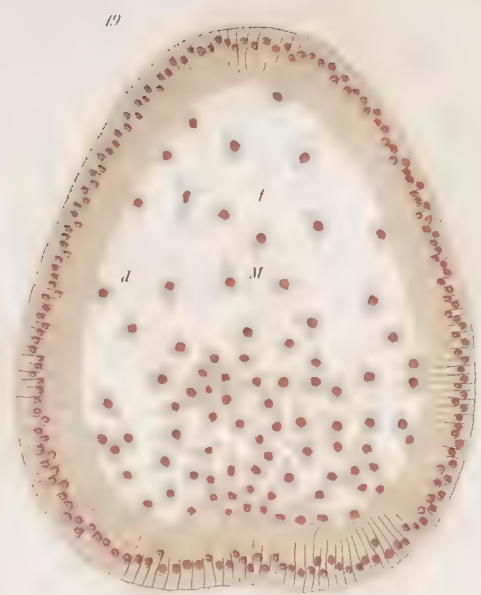
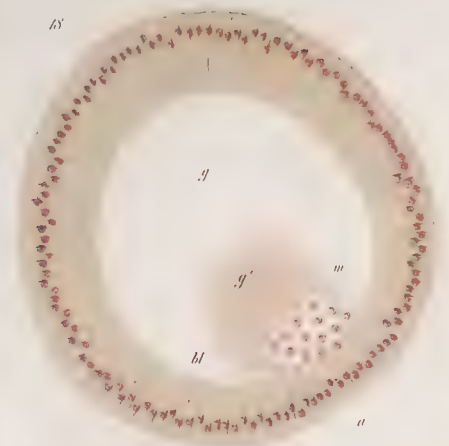
16.



21.









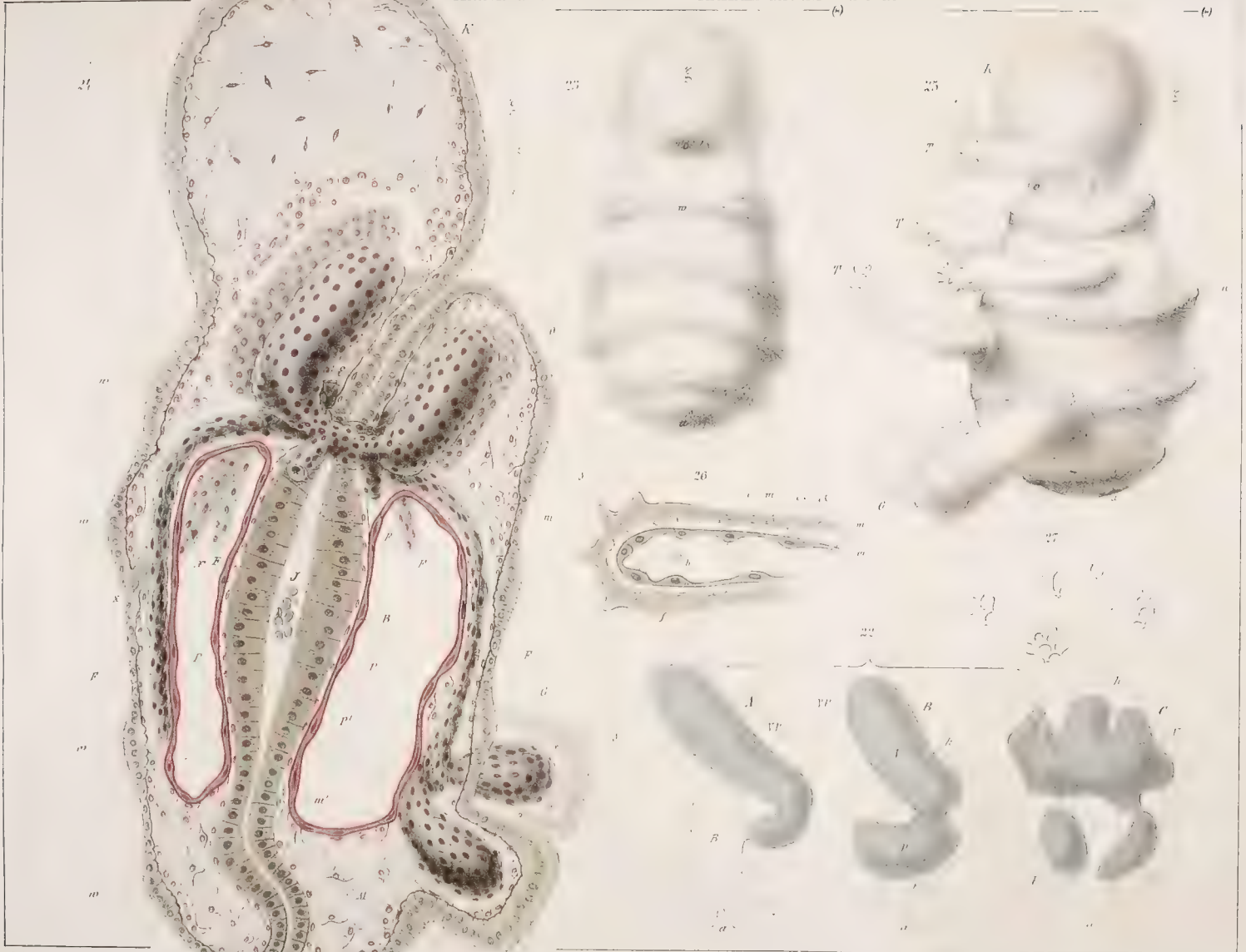


(b)





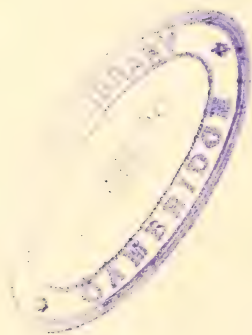












# Ueber die embryonale Entwicklungsgeschichte der Salpen.

Von

Dr. **W. Salensky**, Professor in Kasan.

---

Mit Tafel XIV—XVI.

---

Ogleich die Entwicklung der Salpen schon mehrmals untersucht und selbst eingehend und ausführlich von verschiedenen Beobachtern beschrieben wurde, kann dieser Gegenstand doch nicht als vollkommen erschöpft betrachtet werden und bietet noch ein weites Feld für weitere Untersuchungen dar. Die neuen Fortschritte, welche die vergleichende Embryologie der Thiere gemacht hat, fordern neue Untersuchungen in dem Gebiete der Entwicklungsgeschichte mancher wirbelloser Thiere und namentlich in dem der Salpen, da die letzten Untersuchungen über dieselben bereits vor längerer Zeit erschienen sind und weil unsere Kenntnisse über die Embryologie der nächst verwandten Thiere, namentlich der Ascidien, in der letzten Zeit bedeutend bereichert sind. Die Untersuchungen über die Entwicklung der Ascidien, welche wir **KOWALEWSKY**, **METSCHNIKOFF**, **KUPFFER** u. a. verdanken, haben viele Fragen angeregt, deren Entscheidung allgemeines morphologisches Interesse haben und die eine nochmalige Untersuchung der Salpen, als einer den Ascidien am nächsten stehenden Gruppe, wünschenswerth machen.

Ich werde hier nicht näher auf die Literatur der Entwicklungsgeschichte der Salpen eingehen, weil wir bei der speciellen Betrachtung der Entwicklungsvorgänge die Angaben der verschiedenen Forscher, welche mit demselben Gegenstand sich beschäftigten (**KROHN**, **VOGT**, **HUXLEY**, **H. MÜLLER**, **LEUCKART**, **KOWALEWSKY** etc.), kennen lernen werden. Ich muss aber hier einige Vorgänge aus der Entwicklung unserer Thiere besonders hervorheben, welche mich am meisten bei meinen Untersuchungen interessirten und von den früheren Beobachtern nicht voll-

kommen klar dargestellt sind. Es sind namentlich folgende: 1. die Bildung des sogenannten Brutsackes und seine spätere Umwandlung, 2. die Bildung der Placenta, und 3. Bildung der Keimblätter und die Beziehung derselben zur Entstehung der inneren Organe. Obgleich die beiden ersteren Fragen schon von den früheren Forschern oftmals behandelt sind, besteht doch in Bezug auf dieselben noch vieles Unklare und Widersprechende; die dritte ist erst in der letzten Zeit durch die Untersuchungen von KOWALEWSKY berührt und später nicht wieder untersucht worden.

Die vorliegenden Untersuchungen habe ich hauptsächlich an auf dem Leibe von *Salpa democratica* sich bildenden Embryonen von *Salpa mucronata* angestellt. Bei meinem Aufenthalt in Neapel im Frühjahr 1874 habe ich die Gelegenheit gehabt, die Entwicklung mehrerer Salpenarten an lebendigen Exemplaren zu beobachten. Das reichste Material für diese Untersuchungen boten mir die Kettenindividuen von *Salpa pinnata*<sup>1)</sup> und *Salpa democratica* dar; da aber die lebendigen Exemplare nicht vollkommen gut zur Beobachtung der Entwicklung der Keimblätter und der innern Organe sich eignen, habe ich den grössten Theil meiner Untersuchungen an conservirten Präparaten von *Salpa democratica* angestellt. Meine Präparate waren in der OWEN'schen Flüssigkeit bewahrt, welche überhaupt für die Conservirung der weicheleibigen Thiere grosse Dienste leistet. Die aus dem Mutterleibe herausgeschälten Embryonen habe ich mit Carmin oder Hämatoxylin gefärbt. In Bezug auf diese beiden Farbstoffe muss ich bemerken, dass die jüngeren Entwicklungsstadien besser mit Carmin als mit Hämatoxylin sich färben, die älteren entgegengesetzt. Bei der Färbung mit Carmin muss man das Präparat vor der Färbung einige Minuten in Spiritus halten, weil sonst sich der Carmin auf der Oberfläche des Präparats ansammelt und ein bedeutendes Hinderniss für die Untersuchung der inneren Structur des Präparates darstellt. Nach der Färbung habe ich meine Präparate in einer bekannten Weise behandelt, resp. dieselben zuerst in Spiritus gelegt, dann in Nelkenöl aufgehellt und endlich in Dammarlack eingeschlossen. Die in dieser Weise zubereiteten Präparate sind für die Untersuchung der feineren Structur des Embryonalleibes in verschiedenen Entwicklungsstadien so bequem, dass man sich mit dieser Methode vollkommen befriedigen kann und nur selten zu der in

1) Die Entwicklung dieser Salpe weicht etwas von der der *Salpa democratica* ab, und da ich bisher ein gehöriges Material für die Aufklärung einiger Vorgänge in der Embryologie derselben mir nicht verschaffen konnte, halte ich für zweckmässig, die Besprechung dieses Gegenstandes bis zu einer anderen Gelegenheit zu verschieben.



andern Fällen so unumgänglich nothwendigen und erfolgreichen Schnittmethode zu greifen braucht.

Die Entwicklung der Salpen kann sehr naturgemäss in drei Perioden getheilt werden. Die erste davon umfasst die Zeit vom Beginn der Entwicklung bis zur Beendigung des Furchungsprocesses; die zweite besteht in der Bildung der Keimblätter und in dem Auftreten der ersten Anlagen der innern Organe und schliesst mit der Bildung des Herzens ab; die dritte kann durch die definitive Entwicklung der Organe characterisirt werden.

### I. Der Furchungsprocess und die Bildung der Eibedeckungen.

Beginnen wir unsere Beschreibung mit demjenigen Zustande des Eies, in welchem dasselbe bei den noch im mütterlichen Leibe der solitären Salpen eingeschlossenen Kettensalpen sich befindet. Solche Eier wurden schon mehrmals bei den verschiedenen Salpenarten beschrieben und bei der *Salpa democratica-mucronata* beobachtet, mit dessen embryonaler Entwicklung wir uns hier vorzüglich beschäftigen werden. Nach den Angaben von LEUCKART<sup>1)</sup> und HUXLEY<sup>2)</sup> soll das Eichen von *S. mucronata* im Durchmesser ungefähr  $\frac{1}{22}$ ''' haben und aus einer ziemlich hellen Dottermasse und einem darin eingeschlossenen Kern bestehen. Ich kann die vollkommen richtige und ausgezeichnete Beschreibung von LEUCKART in Bezug auf das Salpenei bestätigen und muss hier nur einige Bemerkungen über die feinere Structur des Eichens hinzufügen. Das Ei von *Salpa mucronata* stellt einen nicht vollkommen kugelförmigen Körper dar, sondern ist an einem dem Oviduct zugewandten Ende etwas ausgezogen und besitzt daher eine etwa birnförmige Gestalt. Es ist, wie LEUCKART vollkommen richtig bemerkt (l. c. p. 47), nur von der Eikapsel eingehüllt. Diese entspricht vollkommen dem Follikel der Ascidien- und Pyrosomaeier. — Das Protoplasma, resp. die Dottermasse und das grosse Keimbläschen bilden auf diesem Entwicklungszustande die einzigen Bestandtheile des Salpeneichens. Den Keimfleck konnte ich nicht auffinden; er tritt aber, wie wir sehen werden, in den späteren Entwicklungsstadien auf. Das Protoplasma der Eizelle ist im frischen Zustande ziemlich hell; dasselbe färbt sich in den conservirten Präparaten sehr gut und tritt in Form eines aus polygonalen Abtheilungen bestehenden Hofes auf (Fig. 4 u. 2), welcher das Keimbläschen des Eies

1) LEUCKART, Zoologische Untersuchungen, 2. Heft. p. 47.

2) HUXLEY, Philosoph. Transact. 1851. p. 577 (HUXLEY giebt an, dass das Ei (oval body) ungefähr  $\frac{1}{1000}$  eines Zolls (winch) im längsten Durchmesser besitzt, was etwa dem  $\frac{1}{22}$ ''' beinahe gleicht.

umgibt. Diese Abtheilungen des Protoplasma ähneln sehr polygonalen Zellen, besitzen aber keine Kerne und sind, wie es scheint, nur sehr kurze Zeit vorhanden. In den Eiern der freischwimmenden Kettensalpen sind sie schon nicht mehr auffindbar. Das Keimbläschen ist im Verhältniss zu dem Umfang des Eies ausserordentlich gross; dieser bedeutenden Grösse wegen bemerkt man es schon bei sehr schwacher Vergrösserung, wozu noch die dunkle Färbung des umgebenden Protoplasmahofes (in gefärbten Präparaten) nicht wenig beiträgt. Die Grösse des Keimbläschens ist das einzige auffallende Merkmal im Vergleich mit denen anderer Thiere. Es stellt im Uebrigen eine mit heller Flüssigkeit erfüllte dünnwandige Blase dar.

An der gestielten Eikapsel (Fig. 1 u. 2) sind zwei Theile zu unterscheiden: 1) die eigentliche Eikapsel (Follikel), welche das Ei umschliesst, und 2) der Stiel, welcher mit dem Namen Oviduct vollkommen richtig bezeichnet werden kann. Die beiden Theile zeigen eine gewisse Gleichartigkeit im Bau: sie sind beide namentlich aus polygonalen ziemlich hohen gekernten Zellen zusammengesetzt. Das Protoplasma der Follikelzellen unterscheidet sich vom Dotter dadurch, dass es durch Hämatoxylin nicht gefärbt wird. Nach den Angaben von LEUCKART soll der Follikel (»die Eikapsel«, LEUCKART) aus einer structurlosen Membran und innerer Epitheliallage gebildet sein (l. c. p. 47). Von der Anwesenheit dieser structurlosen Membran in dem jetzt beschriebenen Stadium konnte ich mich nicht überzeugen; wohl aber konnte ich dieselbe in den späteren Stadien deutlich erkennen. Der Oviduct mündet durch die Geschlechtsöffnung in die Athemhöhle. Diese Mündungsstelle ist wie bekannt mit der sogenannten »schildförmigen Verdickung« umgeben, welche Nichts anderes darstellt als eine Verdickung der Athemhöhlenwand (inneren Mantels aut.) (Fig. 1 Sv). Die Lage des Oviductes, so wie der schildförmigen Verdickung ist schon von früheren Forschern richtig beschrieben worden und kann ich in dieser Beziehung die Angaben derselben nur bestätigen, indem ich hier nur auf die entsprechenden Abbildungen (Fig. 1—3) verweise, welche die Bauverhältnisse und die Lage dieser Organe erklären sollen. Ich brauche kaum zu bemerken, dass der Oviduct im inneren eine canalförmige Höhle enthält. Die Anwesenheit derselben wurde allerdings von VOGT<sup>1)</sup> in Abrede gestellt, welcher auch die Bezeichnung des Eikapselstiels mit dem Namen »Oviduct« nicht zulassen wollte. Allein diese Meinung ist vollkommen unrichtig und kann 1) durch unmittelbare Beobachtung und 2) durch den Umwand-

1) VOGT, Recherches sur les animaux inferieures de la mediterrannée. II. p. 51. Mémoires de l'institut national genevois. T. 2. 1854.

lungsprocess des Oviducts widerlegt werden. In den conservirten und gefärbten Präparaten kann man allerdings die Höhle des Oviducts nicht immer erkennen; bei der Untersuchung lebendiger Thiere unterscheidet man dieselbe aber sehr leicht, wie es durch Fig. 4, welche ein solches Ei darstellt, bewiesen werden kann.

In Bezug auf die Lage des Eies im Inneren des mütterlichen Körpers sind die meisten der früheren Beobachter darin einverstanden, dass das Ei der Salpen im sogenannten Nucleus liegt. Nach C. VOGT<sup>1)</sup> soll das Ei von der Athemhöhlenwand frei in die Athemhöhle herabhängen. Diese Ansicht erscheint aber wenig begründet; wenigstens können namentlich die weiteren Entwicklungsvorgänge des Eies, die Bildung der Brutkapsel, die Mündung derselben in die Athemhöhle u. a. sie in keinem Fall bestätigen. Auch kann man anderseits durch unmittelbare Beobachtung von der Unrichtigkeit der VOGT'schen Behauptung sich überzeugen, man hat nur das Ei mit dem Oviduct aus dem Mutterleibe herauszupräpariren. Ein derartiges Präparat ist in der Fig. 3 dargestellt. Diese Figur zeigt das Ei in dem Blutsinus, welcher wie die Blutgefäße der Salpen überhaupt, von einer Seite durch die Athemhöhlenwand, von der anderen durch die innere Fläche des Cellulosemantels begrenzt ist. Der Cellulosemantel ist auf der Figur nicht abgebildet, die im Profil dargestellte Athemhöhlenwand ist durch eine leicht gekrümmte Linie bezeichnet. Aus derselben Abbildung kann man auch ersehen, dass das Ei im Blutsinus nicht vollkommen frei liegt, sondern an einer der Wände desselben, nämlich an der inneren Seite der Athemhöhlenwand befestigt ist.

Es ist bekannt, dass die ersten Veränderungen des Eies, welche man in den Salpenindividuen eines freischwimmenden Salpenstockes bemerkt, in der Lageveränderung desselben bestehen. Dieser Process wurde schon von mehreren Forschern beschrieben, doch stimmen diese Beschreibungen nicht vollkommen mit einander überein. Nach den Angaben von HUXLEY<sup>2)</sup> und LEUCKART<sup>3)</sup> besteht die Lageveränderung des Eies in einer Zusammenziehung oder Verkürzung des Oviducts, nach VOGT<sup>4)</sup> und theils H. MÜLLER<sup>5)</sup> soll dieselbe durch das Zusammenrollen des Oviduct (Eikapselstiels) um das kugelige Ovarium bewirkt werden. Wir werden den Verlauf dieser Lageveränderung weiter verfolgen,

1) VOGT, l. c. p. 54.

2) l. c. p. 577.

3) l. c. p. 48.

4) l. c.

5) S. seine Abbildungen in den Icones zootom. von V. CARUS (Fig. 47).



bevor wir aber dazu übergehen müssen wir noch auf die ersten Entwicklungserscheinungen des Eies näher eingehen.

Die Eier, welche sich bei den kleinsten freilebenden Kettensalpen vorfinden, zeigen schon eine bedeutende Verschiedenheit von den eben beschriebenen. Sie haben erstens bedeutend an Grösse zugenommen (Fig. 3) und zweitens ist ihre Structur eine andere geworden. Die Veränderung der Eizelle betrifft zunächst den Dotter, welcher nun das frühere Bild der Zerklüftung verloren hat. Der Dotter besteht jetzt aus einer ziemlich homogenen feinkörnigen Masse, deren periphere Schicht etwas dichter als die centrale ist. Der jetzige Zustand der Eizelle zeigt auch darin von dem früher beschriebenen einen Unterschied, dass der Kern aus derselben verschwunden ist. Die Spuren der verschwindenden Keimbläschen glaube ich in diesem Stadium noch in einem hellen Flecken erkennen zu können, welcher im hinteren Theile des Eies sichtbar ist. — Die Zellen des Follikelepithels verändern sich jetzt nur unbedeutend; doch sind sie schon etwas mehr als früher abgeplattet.

Fig. 5 stellt ein Entwicklungsstadium dar, in welchem schon die Erscheinungen auftreten, welche eine neue merkwürdige Periode in der Entwicklung bezeichnen — die Periode der Lageveränderung des Eies und der Bildung der Brutkapsel. Bei keinem der Wirbellosen und Wirbelthiere treffen wir einen Vorgang, welcher mit dem vorstehenden etwas Analoges zeigt. Wir erblicken stets, dass bei der Entwicklung des Eies der viviparen Thiere die Eizelle in einen Fruchthälter wandert, in welchem sie ihre vollständige Entwicklung erreicht und aus dem schliesslich der entwickelte Embryo hervorgeht. Die accessorischen Theile der weiblichen Genitalorgane, wie Oviduct, Uterus etc. sind bei der Wanderung des Eies sehr wenig thätig, sie erleiden dabei sehr wenige Veränderungen und falls die letzteren auftreten, wie es z. B. bei Säugethieren der Fall ist, so sind sie doch vorübergehend und dauern nur während der Periode, in welcher die Entwicklung des Embryos vor sich geht. Nach dem Ausstossen des Embryo nehmen diese Theile der weiblichen Geschlechtsorgane ihren früheren Zustand an. Bei den Salpen treffen wir wesentlich verschiedene Verhältnisse. Hier wandert das Ei gar nicht durch den Oviduct in den Fruchthälter, sondern erreicht seine nothwendige Lageveränderung mit dem Oviducte selbst, durch dessen Zusammenziehung. Der Oviduct ist dabei selbst thätig. Durch einige wesentliche Veränderungen in seinem Bau und seiner Form wird er befähigt und geeignet zur Aufbewahrung des Eies. Diese Veränderungen sind nicht vorübergehend. Sie betreffen die wesentlichsten Bauverhältnisse der Ausführungsgänge der weiblichen Geschlechtsorgane und letztere kommen nie wieder in ihren früheren

normalen Zustand zurück wenn diese Veränderungen einmal eingetreten sind. Sie verwandeln sich, zum Theile wenigstens, in ein provisorisches Gebilde, welches den Namen Placenta führt. Das auf der Fig. 5 dargestellte Ei ist schon bedeutend verändert. Es ist ein Blick auf diese Abbildung genug um sich zu überzeugen, dass die Lageveränderung des Eies in der von LEUCKART beschriebenen Weise vor sich gehen muss. Von einem Umrollen des Eikapselstieles um das Ovarium herum kann hier keine Rede sein. Man kann in den etwas jüngeren Stadien schon die Vorbereitungen zu diesen Veränderungen bemerken, welche namentlich in einem engeren Zusammenrücken der Zellen des Oviducts sich ausprägen. In dem eben zur Betrachtung kommenden Stadium sind diese Veränderungen weit entschiedener. Das Ei hat mit dem Oviduct seine frühere Stelle verlassen und ist weiter nach vorn gerückt, nach der Mündungsstelle des Oviducts, welche von der schildförmigen Verdickung der Athemböhlenwand umgeben ist. Die Form des Oviducts und die Lage des Eies in demselben sind bedeutend verändert. Der Oviduct hat eine fast conische Gestalt angenommen. Die früher deutlich wahrnehmbaren Theile desselben: Follikel (Eikapsel) und Stiel sind jetzt nicht mehr zu unterscheiden. Beide sind in einen Schlauch verwandelt, welcher in seinem Inneren das Ei birgt. Das hintere Ende des Schlauches ist etwas verdickt und besteht aus cylindrischen Zellen, in welchen die Kerne mit Leichtigkeit nachgewiesen werden können. Dieses hintere Ende entspricht demjenigen Theile des Oviducts, in welchem früher die Eizelle sich befand und ist bedeutend verändert. Die Seitentheile des zusammengezogenen Oviducts bestehen aus denselben platten Zellen, welche wir in dem vorhergehenden Stadium angetroffen haben. Der vordere Theil des Oviducts ist verdickt und an der Mündungsstelle mit den Zellen der schildförmigen Verdickung umgeben. Diese sind unverändert geblieben.

Während im Oviducte die eben beschriebenen Veränderungen zum Vorschein kommen, schreitet auch die Entwicklung des Eies merklich fort; namentlich treten in demselben die ersten Vorerscheinungen der Dotterklüftung auf, bestehend in der Anwesenheit von zwei Kernen im Inneren des Eies, welche in beiden Enden des Eies sichtbar sind und kann ich hier die Beobachtung von KOWALEWSKY<sup>1)</sup> nur bestätigen, welcher behauptet, dass in den Salpeneiern die Theilung des Kerns immer der Dottertheilung vorangeht. Die erste Theilung des Dotters in die beiden ersten Furchungskugeln konnte ich nicht beobachten.

Das nächstfolgende Stadium stellt das Ei dar (Fig. 6), welches

1) Nachrichten der königl. Gesellsch. zu Göttingen. 4868. Nr. 49, p. 407.



schon im Zustande der Viertheilung sich befindet. Aus der Lage der Furchungszellen kann man ersehen, dass die Theilung der Eizelle durch meridionale Furchen zu Stande kommt. Jede der Furchungszellen ist mit einem Kerne versehen. Neben diesen Fortschritten des Furchungsprocesses zeigt dieses Stadium wesentliche Umbildungen des Oviducts. Wir können in diesem jetzt zwei Theile unterscheiden (Fig. 6): einen oberen, welcher nichts anderes als ein zusammengezogener Theil des Oviducts ist, und einen unteren, welcher die Furchungskugeln enthält. Der obere Theil des Oviducts erscheint in Form einer mit sehr starken Wänden versehenen Blase, welche nach vorn durch die frühere Genitalöffnung in die Athemhöhle mündet und nach hinten wieder mittelst einer Oeffnung mit dem untern Theile in Verbindung steht. Dieser Theil des Eies stellt nun die Anlage des Brutsackes resp. seiner inneren Lamelle dar (Fig. 6 *Brs*,  $\alpha$ ) und wird deswegen in unserer folgenden Beschreibung mit dem Namen: »innere Lamelle des Brutsackes« bezeichnet werden. Der Brutsack mündet, wie es schon gesagt, in die Athemhöhle; in dieser Mündungsstelle verbindet sich die innere Lamelle des Brutsackes mit der sog. schildförmigen Verdickung (Fig. 6 *Brs*,  $\beta$ ), welche nun auch etwas geändert ist. Sie ist namentlich weniger scharf abgegrenzt, abgeplattet und nur aus einer Zellschicht zusammengesetzt; die Zellen, welche die Oeffnung des Oviducts (Brutsackes) unmittelbar umgeben, sind bedeutend höher, als die weiter zurückstehenden, welche letztere einen allmäligen Uebergang zu den Zellen der Athemhöhlenwand zeigen. Da dieselbe der inneren Lamelle des Brutsackes anliegt und mit letzterer zusammen den sog. Brutsack bildet, kann dieselbe als äussere Lamelle des Brutsackes (Fig. 6 *Brs*,  $\beta$ ) bezeichnet werden. — Der Brutsack sammt den anliegenden Theilen der Athemhöhlenwand ragt schon jetzt in der Athemhöhle buckelförmig hervor. In den späteren Entwicklungsstadien springt das Ei mit den dasselbe umgebenden Theilen immer mehr und mehr in die Athemhöhle hinein, bis es endlich ganz in derselben liegend, seine volle Ausbildung erreicht.

Der zweite Theil des Eihälters, welchen wir vorläufig als Eikapsel bezeichnet haben, da er im beschriebenen Entwicklungsstadium die Furchungskugeln enthält, stellt einen kugelförmigen Sack dar, welcher in dem jetzt beschriebenen Entwicklungsstadium durch eine äusserst enge Oeffnung mit dem Brutsack in Verbindung steht. An ihrem hinteren Ende ist die Wand der Eikapsel etwas verdickt; die Zellen, welche diese Verdickung bilden, stammen von Zellen des verdickten Eikapselendes ab, welches wir in Fig. 5 abgebildet haben. Im Vergleich mit diesen letzteren haben sie ihrem Umfang nach etwas abgenommen und,



— wahrscheinlich in Folge der Zusammenziehung der Längsachse, — in eine Schicht gelagert.

Nach der Betrachtung dieses Stadiums wird uns ein Vergleich desselben mit den vorhergehenden die Entstehung des Brutsackes erläutern und haben wir nur noch die weitere Entwicklung des Brutsackes zu verfolgen. Bevor wir aber zu dieser übergehen, mögen die Angaben der früheren Beobachter in Bezug auf die Entstehung und Zusammensetzung des Brutsackes verglichen werden. In dieser Beziehung sind die Ansichten verschiedener Beobachter sehr divergirend. C. VOGT lässt die äussere Lamelle desselben durch ein Verwachsen der Stielwindungen entstehen. Nach den Angaben von H. MÜLLER (diese Zeitschr. Bd. IV, p. 334) nimmt der Brutsack seinen Ursprung aus einer ringförmigen Falte des inneren Mantels, welche auf der Höhe des Vorsprungs sich schliessen muss. LEUCKART endlich beschreibt den Brutsack als einen Bruchsack, welcher von dem inneren Mantel gebildet wird und zapfenförmig an der Stelle der früheren Genitalöffnung in die Athemböhle hineinragt. Er giebt ferner an, dass in dem Brutsacke zwei über einander geschichtete Lagen unterschieden werden können. Die äussere derselben betrachtet er als einen Theil des inneren Mantels, während die innere durch Wucherung und Weiterbildung aus den oben erwähnten Zellen im Umkreis der Geschlechtsöffnung (d. h. aus den Zellen der schildförmigen Verdickung) entstehen soll. Diese Unterscheidung der beiden Lagen im Brutsacke ist auf einer vollkommen richtigen Beobachtung begründet. Aus der eben gegebenen Beschreibung des in Fig. 6 abgebildeten Stadiums war schon zu ersehen, dass im Brutsack wirklich zwei deutlich erkennbare Lagen zu unterscheiden sind. Das Wesen der beiden Lagen ist aber von LEUCKART nicht vollkommen richtig aufgefasst und dadurch auch die Entstehung des Brutsackes von ihm nicht ganz richtig beschrieben. Die äussere Schicht des Brutsackes entsteht in der That aus den Zellen des inneren Mantels resp. der Athemböhlenwand<sup>1)</sup> und stellt der Hauptsache nach nichts anderes dar, als ein Derivat der ursprünglichen schildförmigen Verdickung. Es ist also die äussere Schicht des Brutsackes und nicht die innere, wie LEUCKART angiebt, welche aus der Verdickung entstanden ist. Die innere Schicht, welche ausschliesslich die Benennung Brutsack ver-

4) Auf Grund der unten zu erörternden Entwicklungsvorgänge des Cellulosemantels, aus welchen klar werden wird, dass der Theil des Salpenkörpers, der als »innerer Mantel« bezeichnet wird, mit dem wirklichen Mantel, resp. der Körperbedeckung der Salpen nichts zu thun hat und dass er in einer verschiedenen Weise entsteht, können wir diese zellige Bekleidung der Athemböhle »Athemböhlenwand« nennen.

dient, da sie das Ei von allen Seiten umgiebt, entsteht aus dem Oviduct. Die Anwesenheit der Genitalöffnung auf der Spitze des Brutsacks steht auch in Widerspruch mit der LEUCKART'schen Annahme. Auf Grund der eben beschriebenen Entwicklungsvorgänge können wir den Satz aufstellen, dass der Brutsack ein Derivat des Oviducts sei und von Aussen von einer Zellenlage bedeckt werde, welche aus der früheren schildförmigen Verdickung der Athemhöhlenwand hervorgehe.

Wir haben schon oben erwähnt, dass der Brutsack durch eine äusserst kleine Oeffnung mit der Eikapsel in Verbindung steht. Die wesentlichsten Veränderungen, welche wir in diesen beiden Theilen im nächstfolgenden Entwicklungsstadium antreffen (Fig. 7 *Brs*, *Eik*), bestehen namentlich in der Erweiterung der Oeffnung, durch welche die beiden Höhlen communiciren. Der Brutsack hat seine frühere kugelförmige Gestalt verloren und ist conisch geworden: zugleich sind auch wesentliche Veränderungen in der Eikapsel eingetreten. Dieselbe ist jetzt schüsselförmig geworden; in Folge der Erweiterung der Verbindungsöffnung zwischen dem Brutsack und der Eikapsel verschwindet die Grenze zwischen beiden Höhlen beinahe vollständig. Dasselbe Verhältniss treffen wir in den weiteren Entwicklungsstadien an, wo die nämlichen Veränderungen noch bedeutendere Fortschritte gemacht haben (Fig. 9). Das Wesen der Veränderungen, durch welche das Ei und sein Behälter den Zustand erreicht, welcher in Fig. 9 abgebildet ist, erhellt aus einem Vergleich der Fig. 6, 7 u. 9. Fig. 6 stellt die Bildung des Brutsackes in seinem frühesten Zustande dar. Die Höhle des Brutsackes ist von der Höhle der Eikapsel ziemlich getrennt. Die Verbindung zwischen diesen beiden Theilen ist nur durch eine sehr kleine Oeffnung vermittelt. Indem wir uns nun diese Oeffnung allmählich erweiternd denken, muss natürlich die Eikapsel die Form einer Schale annehmen, bis sie endlich, wenn die Falte, welche innerlich die beiden Höhlen trennte, sich ausgleicht, nur eine untere Wand des Brutsackes darstellt. Diesen letzten Zustand treffen wir nun in dem in Fig. 9 abgebildeten Stadium an. Die Furchungskugeln, welche früher in der Eikapsel ihren Platz hatten, gehen jetzt in den Brutsack über. Was die Ursache anbetrifft, welche die Formveränderung des Brutsackes und der Eikapsel bedingt, so glaube ich dieselbe in der Zusammenziehung des unteren Theiles der Eikapsel gefunden zu haben. In dem (Fig. 6) abgebildeten Stadium haben die Zellen des Bodens der Eikapsel in ihrer Grösse etwas zugenommen; in Folge dessen erscheint dieser Theil der Eikapselwand etwas verdickt. In dem nächstfolgenden Stadium (Fig. 7) breitet sich diese Verdickung etwas nach der Peripherie aus, bis endlich in dem zuletzt betrachteten Stadium (Fig. 9) die

ganze Eikapsel verdickt und aus grossen cylindrischen Zellen zusammengesetzt erscheint. Dass gleichzeitig mit dieser Verdickung auch die Zusammenziehung der Eikapsel vor sich geht, ist aus der Formveränderung der Eikapsel ersichtlich. Dieselbe stellt zu Ende des beschriebenen Umwandlungsprocesses keine Kapsel, sondern vielmehr eine aus cylindrischen Zellen bestehende Lamelle dar, welche den Boden des Brutsacks bildet und in diesem Zustande die Anlage der Placenta repräsentirt.

Das folgende Entwicklungsstadium (Fig. 41), mit dessen Betrachtung wir die Uebersicht der ersten Entwicklungsperiode zu Ende bringen können, stellt uns das Ei dar, welches im Vergleich mit dem vorhergehenden Zustande bedeutend an Grösse zugenommen hat. Es ragt in Form eines schon mit unbewaffnetem Auge sichtbaren conischen Zapfens in die Athemböhle hinein. Das Wachsthum des Eies und seiner Hülle geht nur im vorderen Theile resp. in dem Brutsacke vor sich; deswegen stellt der hintere Theil nur einen kleinen warzenförmigen Fortsatz des ersteren dar. Der hervorspringende Theil des Eies ist von Aussen durch die äussere Lamelle des Brutsackes bedeckt, welche sehr wenig verändert ist. Die innere Lamelle des Brutsackes besteht aus einer Schicht cylindrischer Zellen, welche im hinteren Theile viel höher als im vorderen sind. Im Vergleich mit dem vorigen Zustand ist diese innere Lamelle etwas feiner geworden. Die Genitalöffnung resp. die Oeffnung des Brutsackes ist jetzt beinahe geschlossen.

Während in den Theilen, welche die Eizelle umgeben, die eben beschriebenen Entwicklungsvorgänge zum Vorschein kommen, schreitet der Furchungsprocess des Eies immer weiter vorwärts. Die Furchung des Salpeneies geht nach dem Typus der sog. regelmässigen Furchung vor sich, was schon von früheren Beobachtern nachgewiesen wurde. Das Ei, welches wir in Fig. 6 als ein in vier Furchungskugeln zerfallenes verlassen haben, theilt sich weiter in acht Zellen (Fig. 8 *Fk*). Fig. 9 zeigt eine noch weiter fortgeschrittene Theilung. Die Furchungskugeln nehmen während der Theilung an Grösse ab. Fig. 40 stellt uns schon eines der letzten Furchungsstadien dar. Die Furchungskugeln nehmen die ganze Höhle des Brutsacks ein und sind in derselben so dicht an einander gedrängt, dass sie, in Folge des gegenseitigen Drucks die polygonale Gestalt annehmen. Ich konnte bei *Salpa democratica* nicht die vollkommen kugelförmige Gestalt des gefurchten Eies beobachten, wie es LEUCKART bei *S. fusiformis* beschrieben und abgebildet hat. Das gefurchte Ei nimmt vollständig die Form der Brutsackhöhle, die es ausfüllt, an.

Es bleiben uns noch einige Bemerkungen über die Stellung des



Eies im Verhältniss zu dem Blutsinus übrig. In den ersten Entwicklungsstadien lag das Ei in dem Blutsinus der Länge nach, in den letzten, in Folge der Wanderung des Eies, ragt dasselbe querüber in die Höhle hinein. LEUCKART giebt in Consequenz mit seiner Ansicht über die Stellung des Salpeneies im Mutterleibe an, dass das hintere Segment des Dotters — welches ohne alle Bedeckung sein soll — in eine Lacune des inneren Mantels hineinragt und vom mütterlichen Blute umspült wird. Ein Theil dieser Behauptung ist von uns schon oben untersucht; wir haben namentlich gesehen 1) dass die LEUCKART'schen Angaben über die Entstehung der Eibedeckungen nicht richtig sind und 2) dass das Ei während des Processes seiner Lageveränderung im Oviduct resp. im Eifollikel liegt, welcher letzterer (Oviduct) mit seinem vorderen Theile in den Brutsack, mit dem hinteren (Follikel) in die Anlage der Placenta sich verwandelt. Aus dieser Betrachtung erhellt: 1) dass das hintere Segment des Eidotters keineswegs unbedeutend sein kann und 2) dass es nicht der hintere Theil des Dotters ist, sondern die Anlage der Placenta resp. der Ueberrest der Eibedeckungen, welcher vom mütterlichen Blute im Blutsinus umspült sein muss.

## II. Bildung der Keimblätter und Anlage der inneren und äusseren Organe.

Die ersten Entwicklungsvorgänge, welche man weiterhin in dem gefurchten Ei beobachtet, bestehen in der Vermehrung und Differenzirung der zuerst gleichartigen Furchungszellen. Die früheren Beobachter, welche diesen Process bei den Salpen beschrieben, haben ihr Augenmerk hauptsächlich auf die Entwicklungsvorgänge gerichtet, welche die Entwicklung der äusseren Organe betreffen. Die Abhängigkeit der Entstehung der Organe von den histologischen Veränderungen, welche eigentlich die ersteren bedingen, wurde nur wenig beachtet. Selbst LEUCKART, dem wir die beste und vollständigste Beschreibung der Entwicklungsgeschichte der Salpen verdanken, lässt ihre Organe unmittelbar durch Differenzirung in der bisher »homogenen Körpermasse zu Tage treten« (loc. cit. p. 55). Er stellt die Anwesenheit der Keimblätter vollkommen in Abrede. Natürlich lässt sich diese Annahme durch die damals herrschenden Ansichten über die Entwicklung der niederen Thiere überhaupt erklären. Dieselben Angaben treffen wir in den damaligen embryologischen Arbeiten fast aller Forscher. Die neue Epoche in der Embryologie der niederen Thiere, welche sich in Untersuchung der histologischen Veränderungen des Eies während seiner Entwicklung ausprägt, ist auch für die Embryologie der Salpen nicht ohne Folgen geblieben. Durch die Untersuchungen von KOWALEWSKY

haben wir kennen gelernt, dass die ersten Differenzirungsvorgänge des Salpeneies in dem Auftreten der Keimblätter bestehen. Obgleich die Arbeit von KOWALEWSKY bis jetzt nur in Form einer vorläufigen Mittheilung publicirt ist, so sind doch in derselben die Hauptmomente der Entwicklung berücksichtigt. Fassen wir KOWALEWSKY's Angaben kurz zusammen, so sollen danach die Organe des Salpenleibes aus drei Keimblättern ihren Ursprung nehmen, welche letztere durch Differenzirung der zuerst gleichmässigen Zellenlage entstehen. Diese Keimblätter umgeben eine Höhle und zwar in der Weise, dass das obere und untere Keimblatt sich in Form von continuirlichen Schichten um dieselbe herumlagern, das mittlere aber in Form von drei Zellenhaufen zwischen die beiden anderen sich einschiebt. Die Anwesenheit einer Höhle bei den von KOWALEWSKY untersuchten Salpenembryonen aus den ersten Entwicklungsstadien (Furchungshöhle) zeichnet dieselben vor allen durch LEUCKART und anderen Forschern untersuchten Salpen bedeutend aus. Aus der Beschreibung und den Abbildungen von LEUCKART geht hervor, dass er weder bei *Salpa fusiformis*, noch bei der *S. pinnata* in den ersten Entwicklungsstadien diese Höhle gefunden hat. Ich kann diese Angabe LEUCKART's auch für *S. democratica* vollkommen bestätigen. Die von KOWALEWSKY in den ersten Entwicklungsstadien aufgefundene innere Höhle soll nach den Angaben dieses Forschers die primitive Darmhöhle darstellen, aus welcher später die Kiemenhöhle, der Darm und die Höhle der Placenta entstehen. Nach den Angaben von LEUCKART soll diese Höhle wenigstens bei den folgenden drei Salpenarten: *S. fusiformis*, *S. runcinata* und *S. pinnata* viel später erst zum Vorschein kommen. Ich kann zu diesen eben erwähnten drei Salpenarten noch *Salpa democratica-mucronata* beizählen, bei welchen die primitive Darmhöhle erst lange nach der Bildung der Keimblätter erscheint.

Das Auftreten der Keimblätter im Keime der *S. democratica* geschieht zu der Zeit, wann der Keim noch in Form eines conischen Zapfens in die mütterliche Athemhöhle hineinragt. Die äussere Form des Keimes ist im Vergleiche mit der des letzt besprochenen Stadiums nur wenig verändert. Der innere Bau desselben hat aber bedeutende Fortschritte gemacht. Wir haben schon im Anfang dieses Capitels gesagt, dass die erste Veränderung des Keimes in der Vermehrung und Differenzirung seiner Zellen bestehe. Erstere verursacht das Wachsthum des Keimes; letztere prägt sich in dem Auftreten der Keimblätter aus.

Das Ei der *S. democratica-mucronata* besteht in dem in Fig. 11 abgebildeten Stadium aus denselben zwei Theilen, welche wir schon

im vorigen Stadium zu unterscheiden im Stande waren. Der vordere Theil (Fig. 11) stellt den eigentlichen vom Brutsack umschlossenen Embryo dar und wird zunächst unsere Aufmerksamkeit auf sich lenken; der hintere (Fig. 11 *P*), welchen wir als die Anlage der Placenta bezeichnet haben, findet im 3. Capitel besondere Beachtung.

Der embryonale Theil ist vom Brutsack umschlossen. Der Bau des letzteren hat sich nur wenig geändert; er ist aus denselben cylindrischen Zellen zusammengesetzt, welche wir in dem vorigen Stadium bemerkten. Am vorderen Ende des Embryos sind die Zellen in mehreren Schichten gelagert; dieser Theil des Brutsackes ist im Vergleiche mit seinem früheren Zustande etwas verdickt, an den übrigen Stellen ist die Wand im Gegentheile verdünnt, was von der Abplattung ihrer Zellen bedingt wird.

Die Höhle des Brutsackes ist vom Embryo vollkommen ausgefüllt. Es ist bemerkenswerth, dass der letztere ganz dicht den Wänden des Brutsacks anliegt und deswegen die Form desselben wiederholt. Man kann auch nicht den kleinsten Zwischenraum oder eine cuticulare Scheidewand zwischen beiden unterscheiden und, wäre die Entstehung beider nicht bekannt, könnte man die Wand des Brutsackes für einen integrirenden Theil des Embryo annehmen. Im Embryo lassen sich zwei Schichten unterscheiden: die obere Schicht, die wir nun als oberes Keimblatt oder Exoderm bezeichnen können (Fig. 11 *Ex*) und die Innenmasse, welche Entoderm darstellt (Fig. 11 *En*). Erstere besteht in den Seitentheilen des Embryo nur aus einer Zellenlage, am hinteren Theile aber ist sie durch eine kleine Lücke unterbrochen, so dass die Innenmasse dort mit dem Brutsack sich unmittelbar berührt. Die Zellen des hinteren Theiles des oberen Keimblattes zeichnen sich von denen des vorderen durch ihre bedeutendere Grösse aus. Am vorderen Theile des Embryo ist das obere Keimblatt etwas verdickt; diese Verdickung liegt unmittelbar unter der Verdickung des Brutsackes und ist aus mehreren Zellenlagen zusammengesetzt. Die Zellen des oberen Keimblattes besitzen cylindrische Gestalt und sind mit je einem Kern versehen. Die Innenmasse des Embryo, welche wir als unteres Keimblatt (Entoderm) bezeichnet haben, hat nicht die Form einer Schicht, sondern stellt einen Zellenklumpen dar. Sie kann deswegen dem Darmdrüsenkeime einiger Thiere, welche solchen besitzen, homolog gestellt werden. Die Zellen des Entoderm zeichnen sich von denen des oberen Keimblattes durch ihre Grösse aus; das Protoplasma derselben enthält auch bedeutend mehr Körner als das des oberen Keimblattes, auch sind die Kerne beim ersteren viel grösser als beim letzteren.



Die in dem eben besprochenen Stadium aufgetretenen Keimblätter erscheinen schon in dem nächstfolgenden Stadium (Fig. 12) bedeutend verändert. Bevor wir dieselbe besprechen, wenden wir uns zu dem Brutsacke, welcher in Bezug auf Bau und Form wesentliche Veränderungen erlitten hat. Die Form anbelangend, so ist derselbe cylindrisch geworden; die cylindrische Gestalt rührt aber nicht von der Form des embryonalen Theiles, welcher letzterer eine kugelähnliche Gestalt besitzt, sondern vielmehr von der den Embryo bedeckenden äusseren Lamelle des Brutsackes her. Die letztere stellt eine cylinderförmige Hülse dar, an deren oberem Ende der Embryo selbst befestigt und in dem Blutsinus aufgehängt ist, der etwa zur Hälfte dadurch ausgefüllt wird.

Viel wesentlichere Veränderungen als die eben besprochenen treten im Bau des Brutsackes ein. Wir haben im vorigen Stadium schon bemerkt, dass die innere Lamelle des Brutsackes dünner geworden ist. Die Bedeutung dieser Verdünnung erhält in dem jetzt in Betracht stehenden Stadium seine Erklärung. Dieser Theil des Brutsackes erleidet eine regressive Metamorphose und zwar geht dieselbe so schnell vor sich, dass in dem jetzt beschriebenen Stadium (Fig. 12 *Brs*,  $\beta$ ) wir kaum einige Spuren der inneren Lamelle des Brutsackes zu entdecken im Stande sind. Der untere Theil derselben ist schon beinahe verschwunden und tritt nun in Form einer dünnen wellenförmigen Membran zwischen der ausgebreiteten Placentaanlage und dem veränderten äusseren Keimblatte auf. Im oberen Theile, welcher in dem vorhergehenden Stadium etwas verdickt erschien, kann man noch eine Lage cylindrischer Zellen unterscheiden. Die letzteren bedecken aber nicht die Spitze des Embryo, sondern treten zu beiden Seiten des letzteren auf; dadurch ist der frühere Zusammenhang der inneren und äusseren Lamellen des Brutsacks aufgehoben. Von nun ab ist der Embryo unmittelbar mit der äusseren Lamelle des Brutsacks umgeben.

Der embryonale Theil des Keimes tritt mit seinem vorderen Ende durch die von der inneren Lamelle des Brutsackes gebildete Oeffnung hinaus und liegt hier unmittelbar der äusseren Lamelle desselben an. Im Bau des Embryonalkörpers treten einige wesentliche Veränderungen hervor. Die bedeutendsten von diesen betreffen das äussere Keimblatt; die des inneren Keimblattes bestehen nur darin, dass es jetzt im Längsschnitte beinahe viereckige Gestalt zeigt. Der histologische Bau dieses letzteren Keimblattes bleibt unverändert. Das äussere Keimblatt (Fig. 12 *Ex*) umgiebt das innere von allen Seiten; die früher am hinteren Ende bestehende Oeffnung dieses Blattes ist jetzt durch das Zusammentreten seiner Ränder vollkommen geschlossen. Im oberen Keimblatte kann

man drei Theile unterscheiden, welche durch ihre Beschaffenheit ziemlich scharf von einander abweichen. Die Seitentheile zeigen den einfachsten Bau, indem sie nur aus einer Schicht kleiner cylindrischer Zellen bestehen. Nach hinten nehmen diese Zellen bedeutend an Umfang zu und sind in mehrere Schichten gelagert. Sie sind in diesem hinteren Theile polygonal und haben eine bedeutende Grösse. Wir haben gesehen, dass schon im vorhergehenden Stadium die hinteren Zellen durch ihre Grösse sich auszeichneten; ihr Wachsthum hat jetzt weitere Fortschritte gemacht. — In ähnlicher Weise hat sich auch der obere Theil des äusseren Keimblattes fortentwickelt. Dieser wächst nun in die Breite und stellt in dem hier in Betracht stehenden Stadium eine mützenförmige, aus zwei Zellenlagen bestehende Schicht dar. Die Zusammensetzung des oberen Theiles aus zwei Zellenlagen ist deswegen besonders wichtig, weil sie uns die Entstehung des mittleren Keimblattes erklären hilft.

In den bis jetzt betrachteten Entwicklungsstadien sind die Keimblätter gebildet, welche das Grundmaterial für den Aufbau der Organe darstellen. Die Organe des Salpenkörpers kommen allmählig zum Vorschein. Nach der Zeit des Auftretens erscheint als erstes das Nervenganglion. KOWALEWSKY lässt dieses Organ aus einem, das mittlere Keimblatt darstellenden Zellenhaufen entstehen. Ich kann diese Angabe wenigstens für *Salpa democratica* keineswegs bestätigen, und das ist schon aus der Entstehung und Form des mittleren Keimblattes erklärlich. Das letztere tritt bei unserer Salpe nicht in Form dreier Zellenhaufen auf, wie es KOWALEWSKY für seine Salpen angiebt, sondern ist schon zur Zeit seines Auftretens blattartig gestaltet. Die Beweise dafür liefert uns das Fig. 13 abgebildete Stadium, wo wir die Anlage des mittleren Keimblattes, sowie die des Nervenganglions antreffen.

Gehen wir zunächst zu der Entwicklung des mittleren Keimblattes über. Wir haben schon oben darauf hingewiesen, dass das obere Keimblatt in seinem vorderen Theil in dem zuletzt beschriebenen Stadium aus zwei Zellenlagen bestand. Auf dem jetzt in Betracht kommenden Stadium (Fig. 13 *Ex*) ist das obere Keimblatt in seiner ganzen Ausdehnung nur aus einer Zellenlage zusammengesetzt; an der Stelle aber, wo wir damals die zweite Zellenlage gefunden haben, tritt jetzt eine besondere Zellschicht auf, welche später besondere Entwicklung durchläuft, in die Muskellage und Anlage des Herzens sich verwandelt und deswegen als ein mittleres Keimblatt betrachtet werden kann. In Bezug auf die Entstehungsweise dieses mittleren Keimblattes kann kaum ein Zweifel herrschen; es liegt an derselben Stelle, wo die innere Zellenlage des vorderen Theiles des oberen Keimblattes lag und

unterscheidet sich von letzterem nur dadurch, dass es statt aus einer aus mehreren Zellenlagen besteht, welche gewiss durch Zellenvermehrung entstanden sind. Das mittlere Keimblatt (Fig. 13 *Ms*) ist im jetzigen Stadium nur sehr wenig entwickelt; am vorderen Ende des Embryo besteht es nur aus einer Zellenlage, nach hinten zu ist es etwas verdickt und aus mehreren Zellenlagen zusammengesetzt. Die vorderen Zellen des mittleren Keimblattes haben noch eine beinahe cylindrische Gestalt, sind aber abgeplattet; im hinteren Theile, wo sie mehr zusammengehäuft sind, nehmen sie polygonale Form an.

Ausser den eben besprochenen Veränderungen des oberen Keimblattes treffen wir in ihm noch andere an, welche für die weitere Entwicklung als sehr wesentliche zu bezeichnen sind. Der Bau des oberen Keimblattes überhaupt ist bedeutend verändert und Dank dieser Veränderungen können wir jetzt in den Haupttheilen des Embryonalkörpers uns orientiren. Denken wir uns den Embryo in der Lage, wie er in Fig. 13 abgebildet ist, so können wir nach dem Bau des oberen Keimblattes zwei Theile in demselben unterscheiden; einer von diesen, welcher in den späteren Stadien als der hintere sich erweist (Fig. 13 *El*), zeichnet sich dadurch aus, dass er aus abgeplatteten Zellen besteht. Nach oben zu nehmen die Zellen derselben allmählig cylindrische Gestalt an. Der obere Theil besteht aus cylindrischen Zellen und denselben Bau besitzt auch der vordere Theil des oberen Keimblattes (Fig. 13 *N*). Der untere Theil des letzteren ist aus grossen birnförmigen, mit grossen Kernen versehenen Zellen zusammengesetzt. Diese bilden das Centrum des unteren Theiles; nach der Peripherie resp. nach den Seiten des Embryo zu nehmen diese Zellen aber an Grösse ab und stellen einen allmählichen Uebergang zu den erwähnten cylinderförmigen und abgeplatteten Zellen dar. Die grossen Zellen der Unterwand des Embryo erscheinen nun als Anlage eines Abschnitts der später auftretenden Placenta, die wir als Dach der Placenta bezeichnen werden.

Ist man einmal über die Haupttheile des Embryo orientirt, so kann man schon von vorn herein bestimmen, welche Organe in jedem dieser Theile angelegt sein müssen. Die Bildung derselben tritt zuerst im vorderen Theile des Embryo und zwar in Form einer Verdickung des oberen Keimblattes auf, welche sich als die Anlage des Nervenganglions erweist. Diese Verdickung (Fig. 13 *N*) besitzt eine birnförmige Gestalt und nimmt ihren Anfang unter dem oberen Ende des Embryos. In ihrem oberen Theile ist dieselbe weniger ausgeprägt, nach unten hin nimmt sie aber an Umfang zu und endet stumpf abgerundet. Ueber der Nervenanlage sind die Zellen des oberen Keimblattes ein wenig mehr abgeplattet als hinter derselben.



Zum Schluss der Beschreibung dieses Stadiums (Fig. 13) müssen wir noch eine Veränderung erwähnen, welche in der äusseren Form des Embryo selbst eingetreten ist. Derselbe hat nämlich eine beinahe birnförmige Gestalt angenommen. Und wenn diese Formveränderung jetzt nur sehr unbedeutend erscheint, so ist sie doch darum wesentlich, weil sie schon ein Hinweis ist auf die spätere Abtrennung des Embryo von den unten liegenden Theilen.

Die eben besprochene Anlage des Nervensystems steht nur sehr kurze Zeit mit dem oberen Keimblatte in Verbindung. Wir treffen dieselbe schon in dem in Fig. 14 abgebildeten Stadium im Zustande eines selbstständigen, von den Körperbedeckungen unabhängig gewordenen Zellenhaufens an. Sie stellt jetzt einen soliden elliptischen Körper dar, ist aber in ihrem histologischen Bau nur wenig verändert. Sie besteht aus denselben kugelförmigen mit Kernen versehenen Zellen, welche wir früher schon gesehen haben.

Während das Nervensystem diese Entwicklungsvorgänge zeigt, hat die Entwicklung der inneren Organisation des Embryo bedeutende Fortschritte gemacht. Dieselbe äussert sich zunächst in der Bildung einer Höhle (Fig. 14 *Lh*), in welche namentlich das abgetrennte Nervenganglion zu liegen kommt. Die Höhle bildet sich zwischen dem äusseren und inneren Keimblatte und kommt zuerst am unteren Ende des Embryo zum Vorschein. In den späteren Entwicklungsstadien verbreitet sie sich nach oben, behält aber ihre ursprünglichen Verhältnisse zu den Keimblättern. So wie sie jetzt zwischen dem oberen und unteren Keimblatte erscheint, so bleibt sie auch in den späteren Stadien zwischen den Körperbedeckungen (dem oberen Keimblatte) und den Eingeweiden liegen, d. h. sie stellt eine Höhle dar, in welcher die Eingeweide gelagert sind und die deswegen die Benennung »Leibeshöhle« vollkommen verdient. Um diese Benennung zu berichtigen, müssen wir auf folgende zwei Umstände unser Augenmerk richten. Erstens namentlich darauf, dass die Leibeshöhle bei Salpen nicht bekannt ist; das kann leicht seine Erklärung darin finden, dass bei den erwachsenen Salpen eine eigentliche Leibeshöhle nicht besteht, weil sie in den letzten Entwicklungsstadien vollkommen mit Cellulosesubstanz erfüllt wird. Der zweite Umstand besteht darin, dass die eben erwähnte Höhle der Salpenembryonen von der Leibeshöhle anderer Thiere sich durch ihre Entstehungsweise unterscheidet, da sie zwischen dem äusseren und inneren Keimblatte erscheint, während die Leibeshöhle der Wirbelthiere ja durch Spaltung des mittleren Keimblattes zum Vorschein kommt. Allein diese Bildung der Leibeshöhle, welche wir bei den Wirbelthieren antreffen, ist keineswegs auf alle Thiere zu übertragen. Wird die Ent-

wicklungsgeschichte der Wirbellosen besser bekannt, so werden wir gewiss mehrere Fälle derjenigen Entstehungsweise der Leibeshöhle kennen lernen, welche wir hier bei den Salpen finden. Die Entwicklung einiger Mollusken (Calyptraea, Trochus, Limnaeus, Austern und wahrscheinlich mehrerer anderer, welche in dieser Beziehung untersucht wurden) zeigt uns, dass die Leibeshöhle bei diesen Thieren genau so entsteht, wie es eben bei den Salpen beschrieben ist. Am besten können diese Verhältnisse der Leibeshöhle zu den Keimblättern bei den Austern untersucht werden. Das Ei derselben stellt in den ersten Entwicklungsstadien einen soliden, aus drei Keimblättern bestehenden Körper dar. Das mittlere Keimblatt tritt in demselben in Form einiger Zellenhaufen auf und nimmt an der Entstehung der Leibeshöhle keinen Antheil. Die letztere kommt zwischen dem oberen und unteren Keimblatte zum Vorschein und wird in den späteren Stadien durch die sich verlängernden Zellen des mittleren Keimblattes durchsetzt.

Im jetzigen Stadium kann man auch deutlich die Anlage des Elaeoblastes unterscheiden. Dieselbe (Fig. 44 *El*) erscheint nun am hinteren Körpertheile in Form eines Zellenhaufens, welcher aus dem oberen Keimblatte seinen Ursprung nimmt und mit demselben noch in Zusammenhang steht. Die Form dieses Zellenhaufens ist eine elliptische, die Zellen derselben sind kleiner als die des unteren Keimblattes und enthalten je einen kleinen Kern.

Das mittlere Keimblatt zeigt auch einige Fortschritte in seiner Entwicklung, indem dasselbe jetzt in Folge der Vermehrung seiner Zellen stark verdickt erscheint. Es nimmt aber nur einen kleinen Abschnitt im oberen Theile des Embryo ein und lässt in seinem Bau keine wesentlichen Veränderungen erkennen.

Erst nachdem im Embryo die eben hervorgehobenen Anlagen des Nervenganglions und Elaeoblastes sowie die Leibeshöhle aufgetreten sind, fängt das untere Keimblatt an, — welches bisher noch in seinem früheren Zustande sich befand, — sich weiter zu entwickeln (Fig. 45 *A* und *B*). Die Entwicklungsvorgänge dieses Keimblattes bestehen zuerst in dem Auftreten einer Höhle im inneren desselben, welche die erste Anlage der Athemhöhle resp. primitiven Darmhöhle darstellt. Bevor wir aber diese inneren Veränderungen des Embryo berücksichtigen, wenden wir uns jetzt zu dem Brutsacke, welcher, wie oben bemerkt, nur aus einer äusseren Lamelle besteht. Schon früher machten wir darauf aufmerksam, dass bei dem allmäligen Wachsthum des Embryo dessen oberer Theil besonders an Umfang zunimmt. Jetzt erreicht dieser Theil eine solche Grösse (Fig. 45), dass die ihn umhüllende Wand des Brutsackes nicht mehr den Druck desselben aushalten kann.



Der Brutsack platzt in seinem vorderen Theile, namentlich an der Stelle, welche der früheren Genitalöffnung entspricht und senkt sich nach unten. In dem in Fig. 15 abgebildeten Stadium erscheint die geborstene Brutsackhülle in Form einer Falte (Fig. 15 *Brs*,  $\beta$ ), welche nur den unteren Theil des Embryo umgiebt, später aber kommt sie ganz unter den Embryo zu liegen. LEUCKART, der diese Zerreiſung der äusseren Hülle des Brutsackes auch beschreibt, behauptet, dass dieselbe in einem viel späteren Stadium geschieht. Die Verschiedenheit unserer Angaben in Bezug auf die Zeit dieses Vorganges findet vielleicht in dem Umstande seine Erklärung, dass beim Zerplatzen des Brutsackes der Embryo doch nicht vollkommen von der äusseren Umhüllung befreit wird. An der Stelle dieser äusseren Hülle des Brutsackes tritt die andere, welche dieselbe Lage im Verhältniss zum Embryo einnimmt und von ersterer dadurch sich unterscheidet, dass sie structurlos ist. Diese letztere Hülle stellt nichts anderes dar, als die cuticulare Absonderung der äusseren Lamelle des Brutsackes. Man kann die Bildung dieser Hülle ganz gut an den Embryonen von verschiedenen Stadien, wie z. B. an den auf Fig. 15, 16 u. 17 abgebildeten, verfolgen. Aus der Betrachtung dieser letzteren ist ersichtlich, dass die cuticulare Hülle nach hinten um so mehr wächst, als die äussere Hülle des Brutsackes nach hinten sich hinabsenkt, so dass die erstere zuletzt das hintere Ende des Embryo erreicht und denselben vollkommen umhüllt. In dem in Fig. 15 abgebildeten Stadium, wo die äussere Hülle des Brutsackes schon das hintere Drittel des Embryo umhüllt, bedeckt die cuticulare Hülle die beiden vorderen Drittheile und ist mit der inneren Wand der Falte des Brutsackes verwachsen. Der ganze Vorgang stellt sich so dar, als ob die äussere Hülle des Brutsackes bei ihrem Hinabsinken allmählig von der cuticularen Hülle sich ablöse. Gegen das Ende dieses Vorganges erscheint die äussere Hülle des Brutsackes ganz an dem hinteren Ende des Embryo und umgürtet dasselbe in Form einer zusammengelegten Falte. In diesem Zustande kann dieselbe während der ganzen folgenden Entwicklung des Embryo beobachtet werden. Ich habe sie selbst nach dem Ausschlüpfen des Embryo aufgefunden. Die cuticulare Hülle ersetzt vollständig die äussere Hülle des Brutsackes, und kann an den frisch untersuchten Präparaten irrthümlich für dieselbe gehalten werden, wie es wahrscheinlich bei LEUCKART der Fall gewesen ist. Um mit den embryonalen Hüllen hier abzuschliessen, müssen noch einige histologische Veränderungen der äusseren Hülle erwähnt werden, welche in den späteren Stadien zum Vorschein treten. Wir haben gesehen, dass diese letztere in den früheren Entwicklungsstadien aus abgeplatteten Zellen besteht. Tritt nun dieselbe in die



Periode seiner regressiven Metamorphose ein, so nehmen ihre Zellen bedeutend an Höhe zu und wachsen um so mehr nach oben, je weiter die Hülle nach hinten rückt, bis sie endlich die Gestalt ziemlich hoher Warzen annehmen. In Folge dieser sonderbaren Gestaltveränderung der Zellen erscheint die Hülle, wenn sie am hinteren Ende des Embryo liegt, in Form eines Wulstes, wie sie wirklich von LEUCKART (loc. cit. p. 63) beschrieben ist. Die Untersuchung der gefärbten Präparate kann den wirklichen Bau dieser Hülle aufklären und damit auch nachweisen, dass diese Wulstform nur scheinbar ist.

Die Veränderungen des histologischen Baues des Darmdrüsenblattes bestehen in der Vermehrung seiner Zellen, welche dabei auch bedeutend kleiner werden. Viel wichtiger aber als diese histologischen Veränderungen ist das Auftreten der Höhle im Inneren des Darmdrüsenblattes, welche die Anlage der Athemhöhle darstellt. Im optischen Längsschnitte erscheint dieselbe als eine längliche, schwach gebogene Spalte, welche im vorderen Theile des Embryo etwas breiter als im hinteren ist (Fig. 15 A, Ah). Nach hinten zu ist diese Höhle etwas nach oben gekrümmt; dieser hintere Theil stellt nun die Anlage des Darmcanals dar; der übrig bleibende vordere erscheint als die eigentliche Anlage der Athemhöhle.

Die Athemhöhlenwand ist nicht überall gleichmässig gebaut. Im oberen Theile, wo dieselbe mit dem mittleren Keimblatte sich verbindet, besteht sie nur aus einer Zellenlage; die Seitentheile sind aus mehreren Zellenschichten zusammengesetzt. Die Unterwand besteht wieder aus einer Lage etwas verlängerter und abgeflachter Zellen. Unter der Athemhöhlenwand bleiben noch einige Zellen des Darmdrüsenblattes übrig, welche an der Zusammensetzung der Athemhöhlenwand keinen Theil nehmen und später sich in Blutkörperchen verwandeln.

Stellt man den Embryo unter dem Mikroskop so auf, dass derselbe in seinem optischen Querschnitt dem Beobachter erscheint, so überzeugt man sich, dass die Athemhöhle eine halbmondförmige Gestalt im Querschnitt besitzt, und dass diese Gestalt durch eine Verdickung der oberen Wand derselben bedingt ist. Diese Verdickung, welche im Längsschnitt (Fig. 15 A) auch ohne Mühe gesehen werden kann und in Form eines dicken Stranges dort (Fig. 15 A u. B, K) erscheint, ist die Kiemenanlage. Sie besteht aus denselben rundlich polygonalen Zellen, aus welchen das ganze Darmdrüsenblatt zusammengesetzt ist, und lässt schon in ihrem oberen Theil die Spuren einer weiteren Differenzirung — namentlich die Bildung der Kloake — entdecken (Fig. 15 A u. B, Cl). Betrachtet man den Embryo im Querschnitt von der vorderen Seite aus, so bemerkt man da, wo die Anlage der Kieme mit dem Darmdrüsenblatt verbunden

ist, eine kleine Lücke, welche noch keine eigentlichen Wände besitzt und seiner Stelle nach der Kloake entspricht. Durch die eben erwähnte Anlage des Kloakentheiles der Athemhöhle wird die Verbindungsstelle zwischen der Kieme und dem Darmdrüsenblatt auf zwei Zellenstränge reducirt, welche aus je einer Zellenreihe bestehen (Fig. 15 *B, K*). Dieselben Verhältnisse können auch später beobachtet werden; nur ist dann dieser Verbindungstheil in Folge des Wachstums der Kieme durch zwei Lamellen repräsentirt (vergl. Fig. 27 *K*).

Die Anlage des Nervensystems unterliegt weiteren sehr wesentlichen und merkwürdigen Veränderungen. Aus dem compacten Zellenhaufen verwandelt sie sich namentlich in eine Blase. Diese auffallende Erscheinung wurde zuerst von LEUCKART bemerkt. Die Nervenblase liegt in der Leibeshöhle und zwar mit ihrem vorderen Ende dem Darmdrüsenblatt an (Fig. 15 *A, N*), — dieses Verhältniss der beiden Theile ist für die weitere Ausbildung des Nervensystems und hauptsächlich der später auftretenden Flimmergrube von grosser Wichtigkeit.

Aus den eben betrachteten Stadien ersehen wir, dass die Entwicklung der inneren Organisation bei den Salpen ziemlich frühzeitig schon einen bedeutenden Grad erreicht. Die Anlagen der Organe treten schon in den ersten Entwicklungsstadien auf; selbst das Herz, welches sonst bei allen Wirbellosen ziemlich spät erscheint, ist bei den Salpen ziemlich früh angelegt. Das Herz sammt Pericardium entsteht aus dem mittleren Keimblatt, welches, wie oben erwähnt, aus zwei lateralen, dem unteren Keimblatte ganz dicht anliegenden Platten besteht. Auf der rechten Seite setzt sich die rechte Platte des Mesoderms etwas nach hinten fort und überragt selbst das hintere Ende der Athemhöhlenwand, und eben dieser Theil ist es, aus welchem das Herz seinen Ursprung nimmt (Fig. 16 *H<sub>z</sub>*). Nach oben ist dieser Theil etwas verdickt, nach unten erscheint derselbe so umgerollt, dass er in einen hohlen ellipsoiden Sack sich verwandelt. Dieser Sack stellt nun die Anlage des Pericardiums dar. Er hat seine Stelle unter der Anlage des Darmcanals und ist nach allen Seiten hin vollkommen geschlossen. In den späteren Stadien, welche wir im 3. Capitel speciell betrachten werden, kommen wir auf das Verhältniss der Pericardiumanlage zum mittleren Keimblatt und auf den Bau der Herzanlage ausführlicher zu sprechen; hervorzuheben ist noch besonders, dass die obere Wand der Pericardiumanlage (Fig. 16 *H<sub>z</sub>*), nämlich dieselbe, welche der Athemhöhlenwand anliegt, etwas verdickt ist. Diese Verdickung ist nun nichts anderes, als die Anlage des Herzschlauches selbst, welche dergestalt zuerst in Form eines soliden Zellenhaufens erscheint.

### III. Definitive Ausbildung der äusseren und inneren Organe.

#### 1. Aeussere Form.

Wenn die inneren Organe des Salpenembryo auftreten, hat das ganze Ei eine birnförmige Gestalt. Die beiden Theile desselben: der embryonale Theil und die Placenta sind von Aussen nicht voneinander abgetrennt. In den weiteren Entwicklungsstadien geht das Wachsthum im embryonalen Theil viel schneller als in der Placenta vor sich, was natürlich zunächst eine äussere Abgrenzung zwischen den erwähnten Theilen bedingt.

Der Leib der Salpenembryonen wächst mehr in die Länge als in die Breite und Höhe, und nimmt dadurch walzenförmige Gestalt an. Am hinteren Ende dieser Walze tritt mehr und mehr ein blasenförmiger Hügel hervor, welcher durch das Wachsen der Elaeoblasteszellen zu Stande kommt und eigentlich den späteren Nucleus repräsentirt. Das vordere Ende des Salpenleibes ist seitlich abgerundet, abgestutzt und lässt ziemlich spät eine seichte Querrinne an sich beobachten, welche nichts anderes als die Anlage der vorderen Oeffnung darstellt. In der Mitte des Körpers, ungefähr an der Stelle, wo die Kloakenhöhle zum Vorschein tritt, bemerkt man eine ähnliche Rinne, welche der Kloakenöffnung als Anlage dient und gleichzeitig mit der früher erwähnten Oeffnung sich weiter ausbildet. Bevor aber diese beiden Oeffnungen oder, richtiger gesagt, ihre rinnenförmigen Anlagen auftreten, kann man schon ihre Stelle bestimmen, indem dort die Anlagen von Ringmuskeln in Form von je zwei im Querschnitt scheibenförmigen Zellenhaufen erscheinen.

Mit der Zeit ändert sich weiter die Gestalt des Salpenleibes; er nimmt die Form eines vierseitigen Prisma an. Doch wird dies erst in den spätesten Entwicklungsstadien bemerklich und kommt gleichzeitig mit der Ausscheidung des äusseren Cellulosemantels zu Stande. Dazu treten noch Veränderungen der äusseren Organe. Der Elaeoblast nimmt im Verhältniss zum vorderen Theil des Körpers bedeutend an Grösse ab, und hinter der Kloakenöffnung erscheinen zwei conische Fortsätze, welche als charakteristische Kennzeichen für den definitiven Zustand der *Salpa democratica* dienen.

#### 2. Placenta.

In Bezug auf die Entwicklungsgeschichte der Placenta sind die Angaben der Forscher, welche mit der Embryologie der Salpen sich beschäftigten, nicht ganz übereinstimmend. Nach den einen soll die Placenta durch Abschnürung aus dem soliden Embryonalkörper entstehen. Am besten ist diese Annahme mit folgenden Worten von



LEUCKART formulirt: »Er (der Fruchtkuchen) ist, wenn man will, der Rest der Dottermasse, der nach der ersten Anlage des Embryo übrig bleibt etc.« (l. c. p. 53). KROHN<sup>1)</sup> lässt die Placenta selbst früher als den Embryonaltheil entstehen, welcher letztere sich auf der Spitze der Placenta bildet. Diese Angabe scheint am wenigsten wahrscheinlich zu sein. Die Angabe von KOWALEWSKY weicht darin ab, dass die Placenta in Form eines hohlen Körpers auftreten soll, weil auch ein Theil der primitiven Darmhöhle der abgeschnürten Anlage in ihr aufgeht.

Eine von allen eben angeführten abweichende Meinung wurde von C. VOGT ausgesprochen, nach welcher die Placenta ganz unabhängig vom Dotter angelegt wird. Nach C. VOGT soll im Dotter der Salpen keine Abschnürung eintreten, durch welche nach den Angaben anderer Beobachter der Embryonaltheil und die Placenta angedeutet werden; die Placenta entsteht nach VOGT vielmehr als ein »Depot«, welches unter dem Einfluss der Blutmasse um den Dotter sich bildet.

Aus dem, was wir schon oben bei der Beschreibung der Eiwanderung und Bildung des Brutsackes hervorgehoben haben, geht hervor, dass die Bildung der Placenta bei *Salpa mucronata* in anderer Weise geschieht als es von früheren Beobachtern beschrieben wurde. Die Placenta bildet sich bei unseren Salpen zum grössten Theil aus dem Ueberreste des Oviducts, resp. des Follikels und steht im Anfang also mit dem eigentlichen embryonalen Körper in keinem Zusammenhang; erst später tritt dieselbe mit dem Embryonalleibe in Verbindung, verwandelt sich schliesslich in einen Theil desselben und kann selbst — wie es von manchen Forschern angegeben wurde — von dem ausschlüpfenden Embryo mitgenommen werden. Und gerade *Salpa mucronata* gehört zu der Kategorie der Salpen, bei welcher die Placenta beim Ausschlüpfen des Embryo vom Embryonalleibe nicht losreisst, sondern mit demselben verwächst.

Die äussere Form der Stadien, welche als Beweis der LEUCKART'schen Annahme in seiner Schrift abgebildet und beschrieben sind (siehe p. 53 und Fig. 2, Taf. II seiner Untersuchungen), kann in der That Grund zu der Annahme bieten, als ob die Anlage der Placenta vom Embryonalleibe abgeschnürt wäre, und erst wenn man die Vorgänge kennen lernt, welche die Wanderung des Eies begleiten, erhält der Bildungsprocess der Placenta seine richtige Erklärung. Die Anlage der Placenta erscheint zuerst in Form eines kleinen aus cylindrischen Zellen bestehenden Anhangs am hinteren Theile des Brutsackes und bleibt eine gewisse Zeit, nämlich bis zum Ende des Furchungsprocesses ohne alle Veränderungen.

1) Ann. des sc. nat. Sér. III. T. 6. 1846, p. 123.

Die letzteren treten erst dann auf, wenn im Embryonaltheil die ersten Differenzirungserscheinungen der Keimblätter bemerkbar werden (Fig. 44 P). Die Form der Placentaanlage bleibt auch in diesem Stadium ziemlich dieselbe; die histologische Zusammensetzung derselben erscheint aber bedeutend verändert. Die Zellen, aus welcher die Anlage besteht, sind bedeutend vermehrt und haben ihre frühere cylindrische Form verloren. Die Placenta erscheint jetzt aus polygonalen in mehrere Reihen gelagerten Zellen zusammengesetzt.

Hierzu sei noch bemerkt, dass die Bildungsgeschichte der Placenta keineswegs so einfach ist, wie es früher angenommen wurde. LEUCKART bemerkt in Bezug auf die histologischen Elemente der Placenta, dass dieselben »auf der Entwicklungsstufe verharren, die sie bei der Abtrennung des Fruchtkuchens besaßen, und dass sie, so zu sagen, beständige Furchungskugeln bleiben, an denen man nicht einmal eine äussere Zellmembran mit Sicherheit erkennen kann« (l. c. p. 53). Dass diese Behauptung nicht vollkommen richtig ist, kann man schon daraus ersehen, dass die Placenta zur Zeit ihrer höchsten Ausbildung einen ziemlich complicirten Bau besitzt. Wir treffen in der Bildungsgeschichte derselben eine Differenzirung ihrer Elemente an und können nach dem Character der Entwicklungsvorgänge drei Entwicklungsperioden unterscheiden, von denen die erste durch die Zellenvermehrung in der Placentaanlage characterisirt werden kann, die zweite durch die progressiven Differenzirungsvorgänge sich auszeichnet, die dritte in der regressiven Metamorphose der Placenta besteht. Diese drei Perioden entsprechen den verschiedenen Entwicklungszuständen des Embryo.

Die erste Periode dauert so lange, bis im Embryo die Athemböhle zum Vorschein tritt. Es ist schon oben bemerkt, dass nur der grösste Theil der Placenta und nicht die ganze aus dem Eifollikel entsteht. Bei der Beschreibung der Differenzirungsvorgänge im Embryonaltheile haben wir nämlich gesehen, dass im hinteren Theile des Embryo grosse Zellen entstehen, welche in die Placenta übergehen und die obere Wand derselben — welche ich bereits als Dach der Placenta bezeichnete — bilden. Diese obere Wand stellt also denjenigen Theil der Placenta dar, welcher seine Entstehung nicht dem Ueberreste des Oviducts (Follikels), sondern den Furchungszellen verdankt.

Die Vermehrung der Zellen in der Placentaanlage geht sehr rasch vor sich. Schon wenn die innere Hülle des Brutsackes verschwindet (Fig. 42 P), erscheint die Anlage bedeutend vergrössert. Sie verliert dabei ihre ursprüngliche Gestalt, wächst nach hinten und nach den Seiten zu und tritt nun in Form eines ziemlich unregelmässig gestalteten Zellenhaufens auf. Nach oben zu wächst dieselbe zwischen die innere und



äussere Platte des Brutsackes hinein und umfasst schon in diesem Stadium (Fig. 12) beinahe den ganzen hinteren Theil des Embryos. Vom letzteren ist die Anlage der Placenta nur durch eine dünne Membran der verschwindenden inneren Platte des Brutsackes (Fig. 12 *Brs*,  $\alpha$ ) abgetrennt. Sehr bald darauf wird aber auch diese Scheidewand beseitigt und dann treffen die Zellen der Anlage mit den äusseren Zellen des Embryonaltheiles, resp. mit dem oberen Keimblatt zusammen (Fig. 13 *P*). Dieser wichtige Moment ist dadurch von grosser Bedeutung für den Bildungsvorgang der Placenta, als damit zwischen der Placenta und dem Embryo die innigste Verbindung von nun ab hergestellt wird. Die Placenta erscheint nun als eine hintere Fortsetzung des Embryonaltheiles und geht nach oben in denselben ohne bestimmte Grenze über. Mit diesem Vorgang kann die erste Periode der Placentaentwicklung als geschlossen angesehen werden. Die Placenta stellt nun ein solides aus deutlich abgegrenzten Zellen bestehendes Organ dar, dessen Zellen das Material für die weitere Differenzirung darbieten.

Die eben beschriebenen Entwicklungserscheinungen gehen dann vor sich, sobald im Embryonaltheil die ersten Spuren der Leibeshöhle zum Vorschein treten. Die Placenta erscheint zu dieser Zeit noch in Form eines soliden Zellenhaufens. Die Bildung der Placentarhöhle wurde von früheren Beobachtern verschieden beschrieben. LEUCKART lässt dieselbe in der Anlage dadurch entstehen, dass »das hintere Ende der Anlage sich abplattet und in seiner Mitte einen grubenförmigen Eindruck bekommt« (l. c. p. 53). Nach den Untersuchungen von KOWALEWSKY soll diese Höhle, wie oben erwähnt ist, aus der primitiven Darmhöhle ihren Ursprung nehmen. Ich kann weder die eine noch die andere dieser Angaben bestätigen. Die Höhle der Placenta ist nichts anderes als eine Fortsetzung der Leibeshöhle und tritt natürlich nicht vor dem Erscheinen der letzteren auf. Zuerst bemerkt man dieselbe in dem auf der Fig. 15 abgebildeten Stadium, wo sie in Form einer Spalte zwischen den oberen Zellen und der Innenmasse zum Vorschein kommt. Bald darauf zeigen sich in der Placentaanlage die ersten wesentlichen Differenzirungsvorgänge; sie erscheint schon nicht mehr aus gleichartigen Zellen zusammengesetzt, sondern lässt drei verschiedene Abschnitte erkennen, welche durch ihren histologischen Bau und ihr weiteres Schicksal sich von einander unterscheiden. Diese drei Theile sind folgende: 1. die Seitenwände (Fig. 15 *Sp*), welche mit dem oberen Keimblatt des Embryo vollkommen verwachsen sind, 2. die Innenmasse der Placenta (Fig. 15 *Pp*) und 3. das Dach der Placenta (Fig. 15 *Pd*), welches aus dem Embryonaltheile entsteht. Die zwei ersteren Theile sind aus der primitiven Anlage der Placenta (Fig. 9, 10, 11, 12 etc. *P*) ent-



standen und durch die Leibeshöhle von einander abgetrennt. Die Seitenwand besteht aus runden gekernten Zellen, die ziemlich dicht aneinander liegen. Dieser Theil besitzt im Längsschnitt eine birnförmige Gestalt, indem derselbe in der Mitte am meisten verdickt ist. Die Innenmasse zeigt merkwürdige Veränderungen ihres Baues. Sie stellt nun einen cylindrischen Strang dar, der durch die Placentarhöhle läuft und am hinteren Ende mit Kernen besetzt ist. Dieser Strang besteht aus einer weichen, dem Protoplasma ähnlichen, feinkörnigen Masse und ist gewiss aus den zusammengeflossenen Zellen der früheren Placentaanlage entstanden, deren Kerne am hinteren Ende des Stranges sich anhäufen. Das Dach der Placenta, welches wir in dem vorhergehenden Stadium aus grossen unteren Zellen des Embryonaltheiles angelegt gesehen haben, ist insofern in diesem Stadium verändert, als es nun aus zwei Zellenschichten besteht. Diese beiden sind durch Vermehrung der einschichtigen Anlage entstanden.

Die weitere Entwicklung der Placenta besteht in der Ausbildung der eben besprochenen Theile. Dieselben erreichen aber sehr bald den höchsten Grad ihrer Entwicklung und verharren in diesem Zustand so lange, bis in der Placenta die Vorgänge der regressiven Metamorphose vor sich zu gehen beginnen. Gleichzeitig mit diesen inneren Veränderungen treten noch äussere auf, welche eine Umbildung der Form der Placenta bedingen. Die Placenta wächst in die Breite (Fig. 48, 49, 20 etc. *P*) und nimmt allmählig ihre wohlbekannte kugelförmige Gestalt an.

Ueber die inneren Veränderungen können wir uns kurz fassen. Sie betreffen hauptsächlich die Wände der Placenta, da die übrigen Theile derselben fast unverändert bleiben. Das Dach stellt während der ganzen Entwicklungszeit eine concave aus zwei Zellenschichten bestehende Platte dar, welche mit dem Wachsthum der Placenta gleichfalls in Länge und Breite zunimmt, mit den Seitenwänden zusammenwächst und eine Scheidewand zwischen der Leibeshöhle und der Placentarhöhle bildet. Die Innenmasse liegt mit ihrem vorderen Ende dem Dach sehr dicht an und verliert dabei sehr bald ihre frühere cylindrische Gestalt. Sie zerfällt nämlich in mehrere Stränge, die in Form unregelmässiger Fäden von verschiedener Dicke die Höhle der Placenta durchsetzen. Sie gehen immer aus dem oberen Theil der Innenmasse hervor, gehen verschieden gestaltete Fäden ab, welche sich ihrerseits wieder verzweigen und vereinigen (Fig. 17, 48, 49, 22 u. 26 *Pp*). Das ganze Bild hat eine gewisse Aehnlichkeit mit dem, was wir an bewegten Protoplasamassen antreffen. Dass hier derartige Bewegungen vorkommen, ist wahrscheinlich, doch kann ich das mit Bestimmtheit nicht behaupten. LEUCKART hat diese Verästelungen im Innern der Placentarhöhle

gesehen, hat aber diese »inneren Erhebungen« für Theile der Innenwände der Placenta angenommen.

Die früher hervorgehobene LEUCKART'sche Angabe, dass die histologischen Elemente der Placenta als »beständige Furchungskugeln« bleiben, beruht wahrscheinlich auf der Beobachtung der Zellen, welche die Wand der Placenta zusammensetzen. Dieselben bekommen in der That ein Aussehen, welches den Furchungskugeln nicht unähnlich ist. Einige von ihnen nehmen sehr bald ungewöhnlich im Umfang zu und erhalten dabei eine kugelförmige Gestalt (Fig. 16, 18, 19 P). Solche Zellen liegen zum grössten Theil der inneren Wand der Placenta an. Die Aehnlichkeit dieser Zellen mit den Furchungskugeln wird noch dadurch auffallender, dass dieselben ein feinkörniges Protoplasma, einen grossen blasenförmigen Kern und ein punctförmiges Kernkörperchen besitzen.

Wir müssen noch einen Umstand, nämlich die Verhältnisse der Placenta zu dem Mutterleibe berücksichtigen. Dieses ist um so notwendiger, als wir darüber zwei sich einander widersprechende Ansichten besitzen. Die früheren Beobachter betrachteten die Placenta als ein Organ, welches dem gleichnamigen Gebilde der Säugethiere seiner Function nach entspreche. Nach diesen Angaben soll die Placenta mit den mütterlichen Blutgefässen im Zusammenhang stehen, so dass das mütterliche Blut mittelst dieser den Embryo umspült. KOWALEWSKY hat aber diesen Zusammenhang in Abrede gestellt. Aus dem Vorstehenden können wir schon schliessen, dass die frühere Annahme über die Function der Placenta die richtige ist. Wir haben schon oben gesehen, dass die Anlage der Placenta bei ihrem Auftreten in den Blutsinus hineinragt. In den späteren Stadien, wenn die Placenta eine Höhle erhält, bleiben diese Verhältnisse unverändert (Fig. 18, 26 P). Die Placenta stellt auch dann ein Organ dar, welches mit dem Blutsinus der Mutter im innigsten Zusammenhang steht; eine Veränderung tritt in der Placenta insofern ein, als die Placentarhöhle einen bedeutend grösseren Raum für das mütterliche Blut gewährt. Während eines gewissen Zeitraumes tritt selbst die Leibeshöhle des Embryo mit dem mütterlichen Blutsinus in Verbindung. Dies geschieht nämlich zu der Zeit, in welcher das Dach der Placenta noch nicht vollkommen deren Höhle von der Leibeshöhle abtrennt (Fig. 15 P). Später, wenn die erste vollkommen geschlossen wird, stellt die Placenta nach ihren Bauverhältnissen und physiologischen Einrichtung einen Theil des mütterlichen Blutsinus dar.

## 3. Haut.

Die Haut der Salpen, der sogenannte äussere Mantel bildet sich aus dem oberen Keimblatt. Das ganze obere Keimblatt verwandelt sich namentlich in den Mantel.

In den Stadien, welche wir schon früher betrachtet haben, kann man bemerken, dass an verschiedenen Stellen des Embryo das obere Keimblatt verschiedene Dicke zeigt. Ausser den beiden früher erwähnten Verdickungen an den Stellen, wo später die beiden Oeffnungen des Salpenleibes auftreten, ist dieses Blatt im vorderen Theil des Embryonalkörpers bedeutend dicker als im hinteren, in welchem letzteren der Elacoplast sich befindet. Später treten auch an einigen Stellen des hinteren Theiles die Verdickungen auf, welche die Anlagen der Fortsätze darstellen, die für die Ammenform (*Salpa democratica*) charakteristisch sind. In Bezug auf die histologische Zusammensetzung erleidet das obere Keimblatt beinahe keine Veränderungen; die Zellen behalten ihre frühere cylindrische Gestalt und sind mit je einem grossen runden Kern versehen.

Es wurden schon längst im Mantel der Salpen, sowie in dem der Ascidien zwei Schichten, der sogenannte äussere und innere Mantel, unterschieden. Obgleich die histologische Zusammensetzung dieser beiden Schichten ziemlich genau von früheren Forschern untersucht wurde, ist der genetische Zusammenhang beider erst in der letzten Zeit aufgeklärt. Nach den Untersuchungen von KOWALEWSKY<sup>1)</sup> und KUPFFER<sup>2)</sup> wurde angenommen, dass die Celluloseschicht des Ascidienmantels ein Absonderungsproduct der sogenannten Testazellen sei. HERTWIG<sup>3)</sup> und später auch ARSENIJEFF<sup>4)</sup> haben aber gezeigt, dass die Testazellen bei der Bildung der Celluloseschicht keineswegs thätig sind, und dass die letztere durch die Absonderung der Epidermis entsteht. Durch die letzterwähnten Untersuchungen ist das Verhältniss zwischen dem äusseren Keimblatt (der Haut) und der Celluloseschicht des Mantels für die Ascidien bewiesen worden; für Salpen ist eine solche Entstehungsweise der Celluloseschicht schon längst durch die Untersuchungen von R. LEUCKART bekannt geworden; denn er sagt, dass »der Cellulosemantel seiner Genese nach als ein Secret der zelligen Körperwand betrachtet werden muss und theils auf der äusseren Fläche, theils auch im Innern derselben sich ablagert« (l. c. p. 59).

1) Mem. de l'Acad. Imper. de St. Pétersbourg. T. X; Arch. f. mikroskop. Anatomie. Bd. 7.

2) Arch. für mikroskop. Anatomie. Bd. 6.

3) Jenaische Zeitschr. VII.

4) Berichte d. Mosk. Gesellsch. f. Naturgesch. u. Antrop. Bd. X. p. 86. 1872.



Während ich in Bezug auf den Ausscheidungsprocess des äusseren Cellulosemantels den ausgezeichneten Untersuchungen von LEUCKART nur wenig hinzufügen kann, muss ich auf eine Unrichtigkeit in der Definition der beiden Mantelschichten, welche auch von LEUCKART ausgesprochen wurde, hinweisen. Die nicht vollkommen richtige Darstellung der Entwicklung der Körperwandung beruht hauptsächlich auf dem Umstande, dass von den früheren Beobachtern die Entwicklung der Keimblätter und die Verwandlung derselben in die inneren Organe nicht näher berücksichtigt wurden. LEUCKART sagt in Bezug auf die Entstehung der Körperwände Folgendes: »Was man bisher mit diesem Namen bezeichnen konnte, ist eigentlich nichts Anderes, als der Rest der embryonalen Zellenmasse, der bei der Anlage der inneren Organe nicht weiter verwendet wurde« (l. c. p. 58). Aus einigen Stellen der LEUCKART'schen Beschreibung überzeugt man sich, dass von ihm, wie von den anderen früheren Beobachtern, die epitheliale Wand der Athemhöhle, welche, wie wir gesehen haben, aus dem inneren Keimblatte entsteht, für einen Theil des sog. inneren Mantels angenommen wurde. In Folge dessen nimmt LEUCKART an, dass »der innere Mantel der Salpen auf beiden Flächen mit einem pflasterähnlichen Epithelium bekleidet ist« (l. c. p. 43) und dass die sog. Bauchfalten aus einer Vertiefung der Bauchwand entstehen (l. c. p. 58). Aus dem allen ist ersichtlich, dass man unter dem Namen »Mantel« zwei ihrer Entstehung nach verschiedene Gebilde versteht: die Haut und die Athemhöhlenwand (den äusseren und inneren Mantel) verstanden hat. Die beiden Theile sind bei den ausgebildeten Salpen in der That mit einander verbunden, und doch müssen sie als zwei genetisch verschiedene Gebilde betrachtet werden.

Fig. 27 stellt einen Querschnitt des Embryo zur Zeit der Ausscheidung der Celluloseschicht dar. Der Character des Zusammenhangs des Mantels (Fig. 27 *H*) mit der Athemhöhlenwand (Fig. 27 *Ahw*), welchen wir zu dieser Zeit bei den Salpenembryonen antreffen, ist ziemlich mit dem der ausgebildeten Salpen übereinstimmend. Aus dem Querschnitte ist es ersichtlich, dass beide genannten Theile des Salpenleibes durch eine homogene Celluloseschicht mit einander verbunden sind und bei den ausgebildeten Salpen wirklich die Körperwand ausmachen. Wenn wir jedoch diese Theile von ihrer Entstehung bis zur völligen Ausbildung verfolgen, so sehen wir, dass dieselbe in den früheren Entwicklungsstadien sich anders verhalten, als es bei den ausgebildeten Salpen der Fall ist.

In der Zeit, da die Leibeshöhle zum Vorschein tritt, trennt dieselbe das äussere Keimblatt von dem mittleren und unteren ab (Fig. 45 *A u. B*);

sie behält dieselben Verhältnisse zu den Keimblättern bis zu der Zeit, in welcher vom äusseren Keimblatte die Celluloseschicht abgeschieden wird. Die Abscheidung des Cellulosemantels wird durch die Zellen des äusseren Keimblattes bewirkt. Das Ausscheidungsproduct der inneren Flächen der Zellen erfüllt die Leibeshöhle mit einer homogenen Cellulosemasse; die Leibeshöhle verschwindet nach und nach beinahe gänzlich bis auf einen kleinen Ueberrest, welcher auch in den späteren Stadien, so wie bei den ausgebildeten Salpen durch die canalförmigen Blutgefässe repräsentirt wird.

Um von der Richtigkeit des eben über den Bildungsprocess des Cellulosemantels gesagten sich zu überzeugen, hat man nur die Fig. 26, 27 u. 33 mit einander zu vergleichen. Die zwei ersteren stellen zwei Querschnitte der Salpenembryonen aus zwei verschiedenen Entwicklungsstadien dar; auf der Fig. 33 ist ein optischer Längsschnitt abgebildet. Der auf Fig. 26 abgebildete Querschnitt ist von einem Embryo entnommen, in welchem die Bildung der Celluloseschicht noch gar nicht aufgetreten ist. Das äussere Keimblatt solcher Embryonen besitzt denselben histologischen Bau, wie wir es bei den frühesten Entwicklungsstadien antreffen. Weiter von diesem aus nach Innen folgt zunächst die Leibeshöhle (Fig. 26 *Lh*). Die Grösse dieser Höhle hat jetzt im Vergleiche mit der früheren bedeutend abgenommen, in Folge dessen treten die mittleren und äusseren Keimblätter viel näher an einander, als es früher der Fall war. Dieses Verhältniss bleibt auch später, wenn die Celluloseschicht nach oben und unten von dem äusseren Keimblatte sich ausscheidet (Fig. 27 u. 33). Eine von den beiden citirten Figuren, nämlich Fig. 33, repräsentirt das äussere Keimblatt in dem Zustande, wo die Ausscheidung der Celluloseschicht noch gar nicht vollendet ist. Aus dieser gewinnt man die Ueberzeugung, dass die Celluloseschicht wirklich nur ein Product der Ausscheidung des äusseren Keimblattes (der Haut) ist, und dass das innere Keimblatt (Athemböhlenwand) daran keineswegs theilnimmt. Fig. 27 stellt einen Querschnitt des Embryo dar, bei welchem die Ausbildung der Celluloseschicht fast vollkommen vollendet ist. Die wichtigste Veränderung, welche in diesem Stadium bemerkbar ist, besteht in der Ausfüllung der Leibeshöhle mit einer Cellulosemasse, welche die Haut und Cellulosewand mit einander verbindet. Die Leibeshöhle ist beinahe verschwunden; der Ueberrest derselben erscheint in Form einiger Lücken (Fig. 27), welche die Querschnitte des Blutsinus darstellen.

Die wichtigsten Veränderungen, welche wir in den Zellen des äusseren Keimblattes beim Beginn der Cellulosebildung antreffen, bestehen darin, dass dieselben ihre Hülle verlieren. Da, wo die Cellu-



loseschicht am meisten zur Entwicklung kommt, wie z. B. an den hornförmigen Fortsätzen des Embryo, erreichen die Zellen (Fig. 34 H) der Haut ihre grössere Entwicklung. Sie bilden, wie in den vorigen Stadien eine zusammenhängende Schicht, doch liegen ihre beiden Enden in der Cellulosemasse und fliessen mit derselben vollkommen zusammen, so dass zwischen den beiden keine scharfe Grenze mehr gezogen werden kann.

Die Celluloseschicht ist nicht vollkommen homogen. In manchen Stellen derselben findet man zellenförmige Gebilde und Kerne, welche in ziemlich grosser Menge in dieser Schicht eingebettet sind. In Bezug auf den Ursprung dieser letzteren bin ich zu derselben Ansicht gekommen, welche von HERTWIG und ARSENIIEFF über den Ursprung der Zellen des Ascidienmantels ausgesprochen wurde. Bei der genaueren Betrachtung der Präparate kann man leicht Zellen von verschiedener Gestalt unterscheiden, welche auch verschiedenen Ursprungs sein müssen. Einige von ihnen stellen kleine hüllenlose, mit grossem Kern und einem sehr schmalen Protoplasmahof versehene Zellen dar. Solche müssen meiner Meinung nach aus dem oberen Keimblatte ihren Ursprung genommen haben. Auf diese Entstehungsweise weist hin: 1) die Identität dieser Zellen mit denen des oberen Keimblattes, 2) einige Stellen des Präparats (Fig. 34), wo einige solcher Zellen die Fortsätze besitzen, welche mit den Zellen des oberen Keimblattes zusammenhängen. — Die anderen zellenförmigen Gebilde gleichen mehr Kernen und haben eine gewisse Aehnlichkeit mit den Kernen der Elaeoblastzellen und der Blutkörperchen; sie sind nur mit einem äusserst kleinen Theil des Protoplasma umgeben. Vielleicht sind es aus der Leibeshöhle eingewanderte Blutkörperchen.

Nach diesem Ueberblicke der Entwicklungsgeschichte des Mantels können wir die Frage entscheiden: was man eigentlich unter dem Mantel der Salpen und unter den äusseren und inneren Mantelschichten verstehen muss? Die Entstehungsweise des Mantels und seine histologische Zusammensetzung weisen darauf hin, dass der zellige Theil desselben der Epidermis anderer Thiere entspricht, die Celluloseschicht aber als eine Art cuticularer Bildung betrachtet werden muss. Die Entwicklungsgeschichte der Keimblätter und namentlich ihre spätere Verwandlung zeigt, dass die späteren Verhältnisse der ursprünglichen Keimblätter, namentlich der Zusammenhang der Haut und der Athemhöhlenwand hauptsächlich durch die Ausscheidung der Celluloseschicht bedingt ist. Ich glaube deswegen, dass wenn wir in dem Mantel der Salpen zwei Blätter unterscheiden wollen, wir nur berechtigt sind, mit diesen Namen die beiden durch die Zellschicht (Epi-



dermis) getrennten Cuticularschichten zu verstehen. Genetisch muss man aber den Mantel der Salpen als ein Derivat des oberen Keimblattes annehmen, welches die Cuticula in Form einer hyalinen Cellulose-schicht ausscheidet.

#### 4. Das Nervensystem und die Sinnesorgane (Flimmergrube und Auge).

Es ist schon längst bekannt, dass das Nervensystem der Salpen in einer gewissen Periode seiner Entwicklung die Gestalt einer Blase darstellt. In der letzten Zeit hat KOWALEWSKY eine merkwürdige Entdeckung gemacht, nämlich dass die Nervenblase, bevor sie wieder in einen soliden Nervenknotten sich verwandelt, in drei Blasen zerfällt, von welchen die oberste sich in das Auge umbilden soll. Von der Richtigkeit dieser Beobachtung kann man sehr leicht bei den Salpenembryonen sich überzeugen, bei welchen alle inneren Organe schon angelegt sind (Fig 16).

Diese Erscheinung, obgleich sie den entsprechenden embryonalen Erscheinungen der Ascidien und wahrscheinlich Wirbelthierembryonen analog ist, tritt hier in etwas von dem Verhalten dergenannten Thiere abweichender Weise auf. Wenn bei den letzterwähnten Thieren wir schon von Aussen die Eintheilung der Nervenanlage in die Blasen, von welchen bestimmte Theile des Nervensystems ihren Ursprung nehmen, bemerken können, so ist das bei den Salpenembryonen nicht der Fall. Die drei Nervenblasen der Salpenembryonen sind nur von der Innenseite des Embryo von einander abgetrennt. Ihre Bildung ist hauptsächlich durch die verschiedenen Veränderungen der Nervenblasenwand bedingt, zu welchen wir jetzt übergehen.

Die Wand der Nervenanlage in dem Stadium, mit welchem wir unsere allgemeine Beschreibung der primitiven Embryonalvorgänge beschlossen haben, ist (Fig. 16 *N*) auf seiner ganzen Ausdehnung von gleicher Dicke. Die ersten Veränderungen in der primitiven Nervenblase, welche wir in dem nächstfolgenden Stadium (Fig. 17 *N*) bemerken, sind vorerst in der Verdickung seiner Wände und in dem Längenwachsthum der ganzen Blase ausgesprochen. Die Verdickung geschieht an der Innenseite der Nervenblase und ist ungleichmässig, weswegen das ganze Lumen derselben im Längsschnitt nicht mehr in Form eines Oval erscheint, sondern durch verdickte Stellen in drei Abtheilungen zerfällt. Diese inneren Theile der primitiven Nervenblase sind die, welche man als drei Nervenblasen bezeichnen kann. Zwar sind auf diesem Stadium (Fig. 17 *N*) die Verdickungen der Wand, so wie die Trennung in drei Nervenblasen nur wenig ausgeprägt, doch

können wir immerhin die Grenzen zwischen den erwähnten Blasen ziemlich leicht unterscheiden.

Viel schärfer sind sie aber im folgenden Stadium (Fig. 18  $N_{1, 2, 3}$ ) ausgeprägt, in welchem wir ausserdem noch einige Veränderungen in der Gestalt der ganzen Nervenanlage beobachten können. Diese letzteren bestehen darin, dass die Nervenanlage noch mehr in die Länge gewachsen ist und mit ihrem vorderen Ende ganz dicht der Wand der Athemböhle anliegt. An dieser Stelle ist die Nervenanlage etwas in die Länge gezogen. Die Nervenblasen besitzen im optischen Längsschnitte eine bisquitähnliche Gestalt und sind mit einander durch engere Theile der Nervenöhle verbunden. Im Einzelnen sind sie gleichförmig, nur unterscheiden sich die vordere und hintere Blase (Fig. 18  $N_{1, 3}$ ) von der mittleren (Fig. 18  $N_2$ ) durch kleine Verlängerungen ihrer Höhlen, welche den beiden Enden der Nervenanlage zu gerichtet sind.

Hat die Nervenanlage den eben beschriebenen Zustand erreicht, so gehen in ihr jene bemerkenswerthen Erscheinungen vor sich, welche zur Bildung der Flimmergrube führen.

Die Flimmergrube der Salpen stellt bis jetzt eines der räthselhaftesten Organe dar. Die Lage derselben, ihr anatomischer Bau, haben Anlass zu den verschiedensten Ansichten über die Verrichtung dieses Organs gegeben. Ich lasse mich nicht auf eine Beurtheilung der verschiedenen Meinungen ein, welche über die physiologische Deutung der Flimmergrube ausgesprochen wurden, da die Geschichte dieser Frage in den LEUCKART'schen Untersuchungen sehr ausführlich dargestellt ist (l. c. p. 26 — 28). Hier will ich nur die zwei Hauptansichten anführen. Nach der Meinung einiger Beobachter soll die Flimmergrube mit dem Respirationsorgane in einer Beziehung stehen. Diese Ansicht wurde aber schon längst beinahe gänzlich aufgegeben und machte einer anderen Platz, nach welcher die Flimmergrube ein Sinnesorgan repräsentirt. Die Vertreter dieser letzteren Meinung: ESCHRIGHT, SARS, HUXLEY und R. LEUCKART gehen nur darin auseinander: welchem Sinne die Flimmergrube dient? ESCHRIGHT und SARS betrachten die letztere als ein Gefühlsorgan, HUXLEY als ein Geschmacksorgan, LEUCKART endlich erklärt dieselbe für ein Geruchsorgan. Aus allen früher mitgetheilten Thatsachen kann man als festgestellt annehmen, dass die Flimmergrube in gar keiner Beziehung zu dem Respirationsorgane steht. Was aber die Frage über die Bestimmung der Art der Sinneswahrnehmung dieses Organs anbetrifft, so können wir dieselbe nur auf dem Wege der anatomischen, physiologischen und embryologischen Forschung mit einiger Sicherheit feststellen.

Wir gehen nun zunächst zu der Entwicklungsgeschichte der



Flimmergrube über um dann später auf Grund der embryologischen Thatsachen die definitive Form und den definitiven Bau der Flimmergrube zu betrachten. Die Flimmergrube bildet sich aus der vorderen Nervenblase (Fig. 17, 18 etc.  $N_1$ ) und zwar aus dem Theile derselben, welcher nach vorn, nach dem unteren Keimblatte resp. der Wand der Athemhöhle zu, etwas in die Länge gezogen ist. Dieses vordere, einen kleinen Vorsprung (Fig. 18 u. 19  $N_1$ ) bildende Vorderende, welches der Wand der Athemhöhle dicht anliegt, ist nach der rechten Seite hin etwas gekrümmt; um deshalb die Entwicklungsvorgänge der Flimmergrube besser zu verfolgen, muss man den Embryo, wenigstens in den ersten Stadien von der rechten Seite beobachten. In den späteren Stadien, wenn die Flimmergrube mehr gewachsen ist, kann dieselbe von beiden Seiten gleich gut beobachtet werden.

In dem eben besprochenen Stadium (Fig. 19  $N_1$ ) sind die Zellen des vorderen Endes der Nervenanlage denen der Athemhöhle so dicht angelagert, dass sie als mit einander verwachsen betrachtet werden können, obgleich zwischen beiden noch eine Grenze bemerklich ist. In dem etwas späteren Entwicklungsstadium (Fig. 20  $N_1$ ) treffen wir schon eine vollkommene Verbindung zwischen der Wand der Athemhöhle und der Wand der Nervenanlage an. An der beigefügten Abbildung des betreffenden Stadium sieht man wie diese beiden Zellenwände in einander übergehen; dieser Uebergang erscheint genau an derselben Stelle, wo im vorhergehenden Stadium (Fig. 19) das vordere Ende der Nervenanlage sich an die Athemhöhlenwand anlegte. Die Verbindung der Nervenhöhle mit der Athemhöhle ist durch die Zerstörung der Scheidewand zwischen beiden hergestellt. Die kleine Oeffnung, durch welche die unmittelbare Communication geschieht, führt zunächst in einen engen canalförmigen Theil der Nervenhöhle, welche letztere nichts anderes als die aus der vorderen Nervenblase entstehende Anlage der Flimmergrube ist<sup>1)</sup>. Die beiden übrigen Nervenblasen sind in sofern verändert, als sie im Vergleich mit dem letztbeschriebenen Zustand viel enger geworden sind.

Das erste, was zunächst bei der Nervenanlage in die Augen fällt (Fig. 21  $N$ ), ist die Verdickung der Wände derselben und die Verengung der Nervenhöhle, welche von der erstern bedingt ist. Die Form des Nervenknötens wird dabei wenig verändert. In histologischer Be-

1) Als ich meine Beschreibung bereits zum Schluss geführt hatte, habe ich aus der eben erschienenen ausgezeichneten Arbeit von KOWALEWSKY über die Entwicklung der Pyrosomen (s. Archiv f. mikroskop. Anatomie. Bd. XI, p. 597—635) erfahren, dass bei den letztgenannten Tunicaten die Flimmergrube ebenfalls durch die Verbindung des Nervenrohres mit der Athemhöhle, resp. Darmhöhle entsteht.



ziehung lässt sich zu dieser Zeit ein Unterschied zwischen den eigentlichen Nervenknotten und der Flimmergrube leicht entdecken. Der erste ist wie früher aus den kugelförmigen Zellen zusammengesetzt, in den letzteren geschieht dies durch cylindrische. Der früher hohle Nervenknotten verwandelt sich mehr und mehr in einen soliden Körper; bei den etwas älteren Embryonen ist die Ausfüllung der Nervenblasen ziemlich weit fortgeschritten (Fig. 22 N). Man trifft bei denselben schon keine zusammenhängenden Nervenblasen, wie wir sie früher beobachtet haben, sondern nur die Reste der Höhlen, welche von einander vollkommen abgetrennt sind. Sie sind dabei bedeutend verkümmert und mehr nach dem vorderen Theile des Nervenknottens hingerrückt. Der Nervenknotten selbst zieht sich dabei zusammen und nimmt eine im Längsschnitt birnförmige, von Aussen gesehen aber scheibenförmige Gestalt an. Der mittlere Theil desselben ist etwas erhöht, mit ihm erhebt sich auch die Haut des Embryo und bildet einen conischen hügel förmigen Buckel, welcher bei der Betrachtung des optischen Längsschnittes immer mehr und mehr hervortritt. Der jetzt beschriebene Zustand des Nervenknottens ist darum von grosser Wichtigkeit, weil er uns zur Orientirung über die weiteren Verwandlungen der Nervenblasen dient. Der nach oben vorgetretene Vorsprung des Nervenknottens, welcher jetzt noch ziemlich schwach angedeutet ist, stellt die Anlage des später auftretenden Auges dar, zu dessen Entwicklung wir nun übergehen.

Nach den Untersuchungen von KOWALEWSKY soll das Auge aus der obersten Nervenblase sich bilden. Diese Behauptung scheint mir wenigstens für *Salpa democratica* nicht vollkommen richtig zu sein und zwar aus dem Grunde, weil die Anlage des Auges erst nach dem vollständigen Verschwinden der Nervenblasen zum Vorschein tritt. Die Verwandlung der Nervenanlage in einen soliden Nervenknotten geschieht sehr bald nach dem eben beschriebenen Entwicklungszustande, so dass wir in einem etwas späteren Stadium (Fig. 23 N) schon gar keine Spuren von den beiden hinteren Nervenblasen entdecken können. Die Veränderungen des Nervenknottens, welche man jetzt beobachtet, bestehen hauptsächlich darin, dass derselbe sich in die Querachse zusammenzieht, in Folge dessen er eine im Längsschnitt beinahe dreieckige Gestalt annimmt. Die Spitze des Dreiecks, welche nach oben gerichtet ist, stellt uns die Anlage des Auges dar, welche aber viel später, erst zum Ende des Foetallebens seine Differenzirung erhält. In histologischer Beziehung ist der eben beschriebene Zustand des Nervenknottens sehr wenig von dem früheren verschieden, da derselbe

aus denselben runden Zellen besteht, welche wir in früheren Entwicklungsstadien bereits beschrieben haben.

Die Ausbildung des Auges fällt der Zeit nach mit der vollkommenen Ausbildung der Celluloseschicht im Embryo zusammen. Der hintere Theil eines Embryo in solchem Entwicklungszustande ist in der Fig. 34 abgebildet. Das Ganglion selbst ist auf der Fig. 24 dargestellt. Dasselbe ist im Längsschnitte fast flaschenförmig und lässt an sich zwei Theile: einen oberen und einen unteren unterscheiden. Der erste erscheint als buckelförmiger Vorsprung des letzteren und stellt uns das Auge dar, an welchem wir schon drei für *Salpa democratica* charakteristische Pigmenthaufen beobachten können. Die Verwandlung dieses oberen Theiles des Nervenknötens in das Auge geschieht hauptsächlich durch das Auftreten dieser drei Pigmentanhäufungen. Die Pigmentzellen sind durch kleine Zwischenräume von einander abgetrennt; ihrer Form nach sind sie polygonal und in ihrer Mitte mit je einem Kern versehen.

Diese Art und Weise der Ausbildung des Auges bei *Salpa democratica* scheint auch für die anderen Salpenarten gelten zu können, da nach den Angaben von LEUCKART die Anlage des Salpenauges in Form eines soliden Zellenhaufens auftritt.

Bevor wir uns von der Entwicklung des Nervensystems und der Sinnesorgane abwenden, müssen wir noch die weiteren Schicksale der Flimmergrube erwähnen. Die definitive Ausbildung dieses Organs scheint erst nach dem Ausschlüpfen des Embryo aufzutreten; es gehen aber einige sehr wesentliche Erscheinungen gegen das Ende der Entwicklung vor sich, auf die wir nun unser Augenmerk richten wollen. Wir haben die Flimmerrinne in der Periode ihrer Entwicklung verlassen, als sie nur eben erschienen war, namentlich zur Zeit der Bildung einer Oeffnung, welche die Communication zwischen der Nervenöhle und Athemböhle vermittelt. Während in den späteren Stadien die beiden hinteren Nervenblasen vollkommen verschwinden und der hintere Theil der Nervenanlage in ein solides Nervenganglion verwandelt wird, treten auch in der vorderen Nervenblase resp. in der Flimmergrube die Veränderungen hervor, welche zuerst in dem Längenwachsthum derselben bestehen (Fig. 24, 22, 23 u. 30 N). Die Flimmergrube wächst nach vorn in die Athemböhle hinein; in Folge dessen bildet die Wand der Athemböhle eine Falte, von welcher die vordere Oeffnung der Flimmerrinne vollkommen umgeben wird (Fig. 23 u. a. N). Nach hinten zu dringt die Höhle der Flimmergrube in das Nervenganglion hinein, und breitet sich in demselben ein wenig aus; dieser letztere Theil der Flimmergrube, welcher ein Ueberrest der vorderen Nervenblase darstellt, zeigt anfangs eine kugelförmige Gestalt, später plattet er



sich ab und verwandelt sich in eine breite nach unten gekrümmte Spalte, welche von allen Seiten von den Zellen des Nervenganglions umgeben ist (Fig. 30 N). Die Ausbildung der Cilien im Inneren der Flimmergrube geht ziemlich frühzeitig vor sich, da man dieselbe bei ziemlich jungen Embryonen ausgebildet findet. In Bezug auf die Cilien der Flimmergrube ist zu bemerken, dass auf jeder Flimmerzelle immer nur eine grosse Cilie in der Mitte aufsitzt und dass in den weiteren Entwicklungsstadien diese Cilien in ihrer Grösse zunehmen.

Nachdem ich die Entwicklung der Flimmergrube studirt hatte, war es mir von grossem Interesse den Bau der Flimmergrube bei den ausgebildeten Salpen zu untersuchen. Die früheren Forscher haben bereits die Frage über das Verhältniss der Flimmergrube zum Nervenknotten bei verschiedenen Salpen zu bestimmen versucht, sind aber in dieser Beziehung zu keinen sicheren Resultaten gelangt. Nach den Untersuchungen von ESCHRIGHT, SARS, HUXLEY und später LEUCKART soll die Flimmergrube von einem Nerven versorgt werden, welcher vom vorderen Theile des Nervenknottens sich abzweigt und, — nach den LEUCKART'schen Angaben, — einen feinen Ast zu dem hinteren Ende der Flimmergrube absendet. An meinen Exemplaren konnte ich die betreffenden Nervenstämme nicht mehr auffinden und das Verhältniss der Flimmergruben zum Ganglion erschien mir unter einem ganz anderen Lichte, als den früheren Forschern. Dieses Verhältniss ähnelt sehr dem, bei den Salpenembryonen angetroffenen und kann mit Leichtigkeit daraus abgeleitet werden. Fig. 25 stellt uns die Flächenansicht eines Ganglion mit einer dazu gehörenden Flimmergrube von *Salpa democratica* dar. Die äussere Form des betreffenden Ganglions ist, wie man aus der Abbildung sieht, im Vergleich mit dem letzt beschriebenen embryonalen Zustande desselben sehr wenig verändert. Von oben betrachtet, stellt dasselbe wie früher einen birnförmigen soliden Körper dar, welcher mit seiner breiten Hälfte nach hinten, mit der zugespitzten nach vorn gerichtet ist. Betrachten wir den vorderen Theil des Ganglions, so bemerken wir ohne Mühe, dass derselbe nach vorn mit einem ziemlich langen dünnwandigen Canal in Verbindung steht. Der letztere ist nichts anderes als das Derivat des Flimmergrubencanals, welchen wir früher gesehen haben. Die ursprünglichen embryonalen Verhältnisse des Ganglions zu diesem Canal sind so wenig und unwesentlich verändert, dass wir bei den ausgebildeten Salpen genau dieselben Theile und zwar in derselben Lage wiederfinden, welche wir bei den Embryonen in verschiedenen Entwicklungszuständen angetroffen haben. Nach vorn setzt sich der Canal nach Innen schräg fort, bis er an die Athemhöhlenwand gelangt und dort in die flaschenförmige Flimmer-



grube übergeht. Der Verbindungsanal besitzt im Inneren keine Flimmerzellen; er hat nur sehr dünne Wände, in welchen ich überhaupt die Zellenstructur nicht mit Sicherheit nachweisen konnte. Die Flimmergrube ist vom cylindrischen Flimmerepithel ausgekleidet und vorn von einer Falte der Athemböhlenwand umgeben. Die Flimmerzellen behalten ihre frühere Beschaffenheit, insofern als sie auch im ausgebildeten Zustande nur mit je einem Flimmerhaar versehen sind.

Die eben erörterten Entwicklungsvorgänge der Flimmergrube können meiner Meinung nach kaum einen Zweifel daran übrig lassen, dass die letztere als eine Art Sinnesorgan betrachtet werden muss, da sie als ein integrierender Theil des Nervenganglion entsteht und im ausgebildeten Zustande mit demselben stets im Zusammenhange bleibt. Die Frage ist nun die: welches Sinnesorgan die Flimmergrube nun eigentlich ist? Obgleich die Beantwortung gerade solcher Fragen ihre Schwierigkeit hat und den speciellen physiologischen Forschungen überlassen werden muss, so kann ich doch nicht umhin, hier nochmals auf einige Entwicklungsmomente der Flimmergrube hinzuweisen, welche vielleicht bei der Entscheidung der Frage berücksichtigt werden dürfen. Die Flimmergrube bildet sich aus der Ganglionanlage, welche in einem gewissen Zustande ihrer Entwicklung aus drei Blasen zusammengesetzt ist. Die Bildung der Nervenblasen aus der Nervenanlage spielt nur eine provisorische Rolle in der Entwicklungsgeschichte, stellt aber eine morphologisch sehr wichtige Erscheinung dar. Hier treffen wir die Bildung der Nervenblasen bei Salpen an; genau dieselben drei Nervenblasen sind früher schon bei den Ascidien und noch früher bei verschiedenen Wirbelthieren in ihrer Entwicklung verfolgt worden. Die Lage und Zahl der Nervenblasen zeigt dieselben Verhältnisse, wie bei den anderen erwähnten Thieren und so können wir die Nervenblasen der Salpen als eine den Gehirnblasen dieser Thiere homologe Bildung betrachten. Ist diese Ansicht richtig, so können wir die vordere Nervenblase als entsprechend dem Vorderhirne und das aus demselben sich bildende Sinnesorgan als entsprechend dem Sinnesorgane, welches aus dem Vorderhirn entsteht, resp. als Geruchsorgan, betrachten.

### 5. Muskeln.

Die reifenförmigen Muskeln der Salpen entstehen aus dem mittleren Keimblatte, welches in Form einer continuirlichen Zellschicht dem unteren Keimblatte anliegt. In den früheren Entwicklungsstadien umfasst dieses mittlere Keimblatt nur ungefähr zwei Drittel des unteren Keimblattes, in den späteren wird das letztere vom ersten ganz umgürtet. Die Zellen des mittleren Keimblattes sind klein, kugelförmig

und dicht zusammengedrängt. Diese Zusammensetzung bewahrt das mittlere Keimblatt bis in die späteren Stadien, wo es in einzelne für die Salpen charakteristische Muskelreifen zu zerfallen beginnt. Die Bildung der Muskelreifen fängt an mit dem Auftreten der »fensterförmigen Lücken« in der gleichförmigen Muskelschicht, welche schon von LEUCKART beobachtet worden (l. c. p. 60) und die das mittlere Keimblatt in eine Anzahl von bandartigen Zellenhaufen theilen. Die letzteren stellen nun die Anlagen der Muskelreifen dar; anfangs sind sie nur in den Seiten des Embryonalleibes von einander durch Lücken getrennt; in den oberen und unteren Theilen des Embryo stehen sie sämmtlich mit einander in Verbindung; später aber, wenn die fensterförmigen Lücken sich verlängern, erscheinen die Muskelreifen von einander vollkommen getrennt.

Betrachtet man den Embryo von der Rückenseite, so dass man die Muskelreifen im Querschnitt sieht, so überzeugt man sich sofort, dass die Lücken, welche man von der Seitenfläche wahrnimmt, gar nicht von den wirklichen Lücken im mittleren Keimblatte herrühren, sondern — beim Anfang der Muskelreifenbildung — nur scheinbar sind. Das mittlere Keimblatt bietet an solchen Präparaten (Fig. 29 Ms) eine wellenförmige Oberfläche dar und zwar deshalb, weil einige Stellen desselben bedeutend verdickt sind. Diese verdickten Stellen erscheinen nun bei der Betrachtung der Seitenfläche in Form einiger Streifen, die verdünnten in Form von Lücken. In den folgenden Entwicklungsstadien wächst das mittlere Keimblatt weiter nach unten und breitet sich endlich unter dem ganzen oberen Keimblatte aus; gleichzeitig damit tritt auch die weitere Ausbildung der Muskelreifen ein. Die dünnen Stellen des mittleren Keimblattes erleiden eine regressive Metamorphose und verschwinden endlich vollkommen; in Folge dessen zerfällt das ganze mittlere Keimblatt in eine Anzahl von ringförmigen Muskelreifen, welche den Leib vollständig umgürten.

Die histologische Zusammensetzung der Muskelanlage bleibt bis zu einem gewissen Zeitpunkte unverändert; wenn aber die Muskelreifen ihre definitive Ausbildung erreichen, tritt auch in der Anordnung der sie zusammensetzenden Zellen eine Veränderung auf, welche hauptsächlich in einer regelmässigen Lagerung der Zellen sich äussert. Die Zellen stellen sich in Reihen, welche in longitudinaler Richtung unter sich parallel im Inneren des Muskelreifes liegen. Diese parallelen Zellenreihen, welche wir in den noch späteren Stadien wieder treffen, sind die Anlagen der Muskelfibrillen. In jüngeren Entwicklungszuständen sind die einzelnen Zellen der Fibrillen noch sehr deutlich zu sehen, später verschwinden aber die Grenzen zwischen denselben, die

Zellen der Fibrille verschmelzen mit einander, um in dieser Weise zusammen einzelne Muskelfibrillen zu bilden.

### 6. Herz.

Das Herz entsteht sammt dem es umhüllenden Pericardium aus dem mittleren Keimblatte, wie es schon oben hervorgehoben ist. Die Bildung einer besonderen Anlage für das Herz in der Form, wie es KOWALEWSKY für Salpen angiebt, lässt sich nach dem früher beschriebenen nicht mehr annehmen. Wir haben die Anlage des Herzens in dem Zustande verlassen, als sie in Form einer Verdickung des Pericardiums der Athemhöhlenwand anlag. In diesem Zustande stellt die Herzanlage einen soliden Körper dar.

Die darauf folgenden Veränderungen zeichnen sich zunächst durch die Lageveränderung der Herzanlage aus, indem sie immer mehr und mehr von der Richtung der Längsachse abweicht und sich quer zu derselben stellt (Fig. 19 *Hz*). Gleichzeitig tritt dabei auch im Innern der Herzanlage die Höhle hervor, in Folge dessen die früher solide Herzanlage in einen Herzschauch verwandelt wird und somit dem definitiven Zustand sich mehr nähert. Um den histologischen Bau und die Verhältnisse der Pericardiumanlage zu der Anlage des Herzens zu untersuchen, thut man am besten, wenn man die obere Hälfte des Embryo abschneidet und sie von der Rückenfläche her betrachtet. Ein solches Präparat stellt uns Fig. 29 dar. Auf dieser Abbildung ist der Embryo mit seinem vorderen Ende nach oben, mit dem hinteren nach unten gerichtet. Die Zellenlagen und die Anlage der Organe erklären sich durch die beigefügten Buchstaben. Aus der Fig. 29 sieht man, dass das mittlere Keimblatt, zu welchem wir schon oben bei der Beschreibung der Muskelentwicklung uns gewendet haben, in diesem Stadium nach hinten sich in den Pericardiumschlauch fortsetzt; und dass in diesem letzteren, dem unteren Keimblatte anliegend, das Herz lagert (Fig. 29 *Hz*). Das Verhältniss des Pericardiums und des Herzens zum mittleren Keimblatte lässt sich aus der beigefügten Abbildung auch am besten erläutern. Die beiden Theile stellen nichts anderes, als eine spiralförmig gebogene Falte des mittleren Keimblattes dar. Die Form und das Verhältniss dieser beiden Theile zu einander kann man am besten mit den Schalen von *Cypraea* vergleichen; die äussere Spiralfäche solcher Schalen wird dem Pericardiumschlauch, die innere Spiraltour der Herzanlage entsprechen.

Um sich über die weitere Entwicklung des Herzens zu orientiren, muss man den histologischen Bau der Herzanlage in dem eben beschriebenen Entwicklungszustande betrachten. Das Pericardium stellt eine Hülle dar, die auf seiner ganzen Länge ziemlich gleichartig zusammen-



gesetzt ist. Es besteht nämlich aus lauter cylindrischen Zellen, welche nur am vorderen Ende des Pericardiums etwas durch ihre bedeutende Grösse von den übrigen sich unterscheiden. Betrachtet man die Anlage des Herzens von der Seite, so unterscheidet man in derselben zweierlei Zellenelemente. Der vordere Theil, welcher dem unteren Keimblatte anliegt, scheint aus cylindrischen Zellen zusammengesetzt zu sein (Fig. 49 *H<sub>z</sub>*); der hintere besteht aus rundlichen abgeplatteten. Diese Anordnung der Zellen, welche man in den Seitenansichten des Präparates wahrnimmt, kann jedoch die wirklichen Bauverhältnisse nicht vollkommen erläutern und zwar deswegen, weil in den Profilansichten einige Zellen der Herzanlage von anderen bedeckt, unsichtbar werden. Man muss in diesem Falle sich zu den Querschnitten wenden, welche die genauesten Ergebnisse in dieser Beziehung liefern können. An den Querschnitten zeigt die Herzanlage in dem jetzt beschriebenen Entwicklungsstadium (Fig. 29 *P*, *H<sub>z</sub>*) folgende Bauverhältnisse. Die dem unteren Keimblatte anliegende und aus cylindrischen Zellen bestehende Wand des Herzens (Fig. 29 *H<sub>z</sub>v*) geht allmählig nach hinten in die Zellenwand des Pericardiums über. Die Wand des Herzschlauches, welche in die Pericardiumhöhle hineinragt resp. die Hinterwand desselben (Fig. 29 *H<sub>z</sub>h*) besteht aus zweierlei Elementen, von denen die vorderen grösser und elliptisch, die hinteren kleiner und abgeplattet sind. Diese ersteren sind es, welche man in den Seitenansichten gar nicht bemerkt, da sie durch die viel grösseren Zellen der Vorderwand (vergl. Fig. 29 *H<sub>z</sub>v* und Fig. 49 *H<sub>z</sub>v*) vollkommen verdeckt werden. Sie sind aber für die weitere Entwicklung des Herzens von grosser Bedeutung, weil sie mit den abgeplatteten Zellen zusammen die contractilen Elemente des Herzens bilden. In dem folgenden Entwicklungsstadium treffen wir diese Zellen schon im veränderten Zustande an; die elliptischen und cylindrischen Zellen haben nun eine den Muskel-elementen charakteristische spindelförmige Gestalt angenommen; ihr Inhalt ist dabei etwas feinkörnig geworden (Fig. 32 *H<sub>z</sub>*, *P*). In den Muskelzellen des Herzens konnte ich nur den Inhalt und Kern unterscheiden, welcher letzterer immer die breiteste Stelle der Zelle einnimmt; eine Hülle scheint nicht vorhanden zu sein. Was die Anordnung der Zellen anbetrifft, so liegen dieselben in der Querrichtung des Herzens in der Weise, wie es auf der Fig. 32 abgebildet ist.

Haben die Zellen die eben beschriebene spindelförmige Gestalt angenommen, so sind die weiteren Veränderungen in denselben unwesentlich; sie wachsen mehr in die Länge und erhalten endlich die definitive Gestalt der Muskelfibrille.

Das Pericardium zeigt während der ganzen Entwicklung nur un-

bedeutende Veränderungen, welche hauptsächlich darin bestehen, dass die Wand desselben, in Folge der Abplattung ihrer Zellen immer feiner wird. Dies betrifft besonders den unteren Theil des Pericardiums, indem der obere in spätesten Stadien noch aus cylindrischen Zellen besteht.

Die Entwicklung der Blutgefäße ist schon bei anderer Gelegenheit besprochen (s. »Haut«).

### 7. Elaeoblast.

Die erste Anlage dieses von KROHN und VOGT als Elaeoblast oder Oelkuchen bezeichneten Organes, haben wir schon oben beschrieben. Dieselbe stellt in den früheren Entwicklungsstadien einen Haufen kleiner Zellen dar, welche aus einem feinkörnigen mit Haematoxylin sich stark färbenden Inhalte und einem Kerne bestehen. Wir haben schon oben einige Veränderungen in dieser ersten Anlage erwähnt, welche hauptsächlich darin bestehen, dass sie in zwei Theile zu zerfallen begann; das geschah zu der Zeit, als das Herz zum Vorschein kam. Der Unterschied zwischen diesen zu der Zeit noch unbestimmt angedeuteten Theilen besteht darin, dass im hinteren Theile (Fig 17 *El'*) der Anlage die Zellen in viel geringerer Zahl vorhanden sind, als es im vorderen (Fig. 17 *El''*) der Fall ist, wo sie stark zusammengedrängt erscheinen. In den weiteren Entwicklungsstadien wird der Unterschied zwischen beiden Theilen deutlicher, bestimmter. Aus den hinteren Zellen entsteht der Zellenhaufen, welcher seines eigenthümlichen Aussehens wegen als Oelkuchen bezeichnet werden kann. Der vordere Theil bleibt bis zum Ende der Entwicklung unverändert und bietet, wie es scheint, später das Material für die Bildung der Blutkörperchen.

Die Veränderung des hinteren Theiles des Elaeoblastes besteht darin, dass die Zellen desselben bedeutend an Umfang zunehmen und dabei ihr früheres gleichartiges Aussehen verlieren. Der Inhalt dieser Zellen zerfällt in zwei Theile, von denen der eine durchsichtig ist, der andere feinkörnig bleibt. Der letztere nimmt eine periphere Stelle an und stellt nichts anderes dar, als einen Ueberrest des früheren feinkörnigen Inhaltes der primitiven Zellen, was durch das Vorhandensein der primitiven Kerne zur Genüge bewiesen werden kann. Die so umgebildeten Zellen liegen von nun ab sehr dicht aneinander, und bilden einen ovalen Klumpen, welcher schon bei der flüchtigen Betrachtung des Embryo leicht bemerkbar ist und mehrmals beschrieben wurde.

Die eben gegebene Beschreibung der Entstehung des Elaeoblastes weicht von dem, was durch die früheren Untersuchungen bekannt

wurde, in einigen wesentlichen Punkten ab. Nach den Untersuchungen von LEUCKART soll der Elaeoblast mit dem Darmcanal eine gemeinschaftliche Anlage haben; beide aus einer gemeinsamen, in Form eines Zellhaufens auftretenden Anlage für den Nucleus hervorgehen. In Bezug auf diese beiden Organe haben wir schon in unserer Beschreibung den Beweis geführt, dass sie in ganz verschiedener Weise ihren Ursprung nehmen und aus ganz verschiedenen Theilen des Darmdrüsenblattes entstehen. Die Darstellung von LEUCKART erklärt sich leicht aus seiner damaligen Ansicht über die Entwicklung, in welcher unsere jetzige Auffassung von der Bedeutung der Keimblätter für die Entwicklung der Thiere keine Rolle spielen konnte.

Der Oelkuchen stellt ein Organ dar, dessen morphologische Deutung noch immer dunkel ist. Die früheren Beobachter, welche die Entwicklung der Salpen untersuchten, haben die Natur dieses Organs zu bestimmen versucht und sind in dieser Beziehung insofern übereingekommen, dass sie den Elaeoblast für ein Depot von Nahrungsstoffen angenommen haben. Diese Ansicht beruht hauptsächlich auf dem Umstand, dass der Oelkuchen bei den ausgewachsenen Salpen nicht mehr vorhanden ist und also während einer gewissen Periode des freien Lebens und selbst der embryonalen Entwicklung resorbirt wird. Wir haben aber in der letzten Zeit sehr viele provisorische Organe kennen gelernt, welche während einer gewissen Zeit der Entwicklung auftreten und später wieder verschwinden. Das Material, aus dem sie bestehen, muss auch als ein Nahrungsmaterial für die weitere Entwicklung des Embryo dienen, doch haben diese Organe ausser diesem rein physiologischen Werthe, noch einen morphologischen, indem sie grösstentheils irgend einem anderen Organe oder einer Organanlage anderer Thiere entsprechen. Dieser morphologische Werth hat für die vergleichende Embryologie eine grosse Bedeutung, da er uns die Wechselbeziehung zwischen verschiedenen Thierformen erläutert.

Leider haben wir auch heute nicht Thatsachen genug, um unsere Frage vollständig zu entscheiden. Die Ursache davon liegt in der Mangelhaftigkeit unserer Kenntnisse in der Embryologie der wirbellosen Thiere überhaupt und im Einzelnen in der Entwicklungsgeschichte der den Salpen am nächsten stehenden Thierformen. Trotzdem möchte ich hier, zum Schluss unserer Betrachtung der Entwicklung des Elaeoblastes, einige Bau- und Lageverhältnisse desselben nochmals hervorheben, weil sie meiner Meinung nach die Anhaltspunkte für die Vergleichung dieses Gebildes mit den provisorischen Gebilden anderer nahe stehenden Formen liefern können. Ich habe damit keineswegs die Absicht, eine endgültige Entscheidung der Frage über die Homologie des Elaeoblastes



aufzustellen; für die vollständige Entscheidung dieser Aufgabe besitzen wir nicht das hinreichende Material.

Der Oelkuchen tritt im Leibe der Salpenembryonen schon sehr frühzeitig auf und stellt bei seiner vollen Ausbildung einen vom hinteren Theile des Körpers hervorspringenden Höcker dar. Die Zellen, aus welchen er besteht, ähneln sehr denen, aus welchen die Chorda dorsalis der Wirbelthiere und Ascidien zusammengesetzt ist. Die Entwicklung des Elaeoblastes besteht darin, dass er in einer gewissen Periode mehr und mehr im Umfang zunimmt und nach Verlauf dieser Periode, in Folge der regressiven Metamorphose allmählig atrophirt. Werfen wir jetzt einen Blick auf die Entwicklung anderer nahe stehender Formen. Von diesen sind es die Ascidien, deren Entwicklungsgeschichte unstreitig am besten verfolgt worden ist. Die Ascidienlarven zeichnen sich vor den entsprechenden Entwicklungsstadien der Salpen durch ein sehr wesentliches Merkmal, den Besitz eines frühzeitig entwickelten Schwanzanhangs aus, in welchem ein aus blasenförmigen Zellen gebildeter Strang, die sogenannte Chorda, und ein Nervenrohr lagern. Die Salpen haben keine Spur solcher Organe; ihr Nervensystem weicht von dem der Ascidien dadurch ab, dass das erstere in keiner Periode seiner Entwicklung einen dem Rückenmark homologen Theil besitzt.

Man kann schon von vorn herein mit grosser Wahrscheinlichkeit vermuthen, dass die provisorischen Nervengebilde, wie das Rückenmark der Ascidien, so wie die provisorischen Bildungen des inneren Skelets, wie der Chordastrang derselben in ihrer Entwicklung und Ausbildung bei verschiedenen Tunicaten Modificationen unterliegen. Eine solche Modification der embryologischen Bauverhältnisse der Ascidienlarven stellt die Larve des Doliolum dar, bei welcher im Schwanz kein Rohr, welches dem Nervenrohr der Ascidienlarven entspräche, existirt. Der Schwanz der Doliolumlarve stellt einen verlängerten Fortsatz dar, welcher nur aus der Haut und einem dem Chordastrang wohl entsprechenden Zellenstrang zusammengesetzt ist. Sehen wir uns nach einem Theile im Körper der Salpenembryonen um, dem sich dieser Zellstrang vergleichen liesse, so tritt uns da der Elaeoblast entgegen; denn sowohl in der Lage dieses Organs wie in seinem Bau zeigt er eine gewisse Uebereinstimmung mit dem Bau und der Lage des Schwanzes der Doliolumlarven. Der Elaeoblast stellt ebenfalls ein am hinteren Körpertheile des Embryo aufsitzendes und aus der Haut und einem inneren Zellenhaufen bestehendes Organ dar, wie der Schwanz der Doliolidenlarven. Es scheint mir selbst, dass diese Uebereinstimmung noch mehr gestützt wird durch die Aehnlichkeit in der histologischen Structur des erwähnten inneren

Zellenhaufens der Salpen mit der des sog. Chordastranges der Doliolum- und Ascidienlarven. Die innere Masse des Elaeoblastes besteht, wie es oben beschrieben ist, aus polygonalen Zellen, welche einen hellen Inhalt besitzen und deren Protoplasma sammt Kern in der Zelle peripherisch gelagert ist (vergl. Fig. 18, 19, 20, 22 u. 32 *El'*). Habitus und Bau der Elaeoblastzellen stimmen also mit denen der Chorda vollkommen überein. Im Zusammenhange mit dieser anatomischen Aehnlichkeit beider Organe (der inneren Masse des Elaeoblastes und der Chorda der Ascidien) ist auch ihr Ursprung vollkommen übereinstimmend. Beide entstehen aus dem unteren Keimblatte.

Obgleich ich gestehen muss, dass für die definitive Feststellung der eben erörterten Homologie des Elaeoblastes der Salpen und des Schwanzes der Doliolumlarven noch einige Thatsachen fehlen, da namentlich die embryonale Entwicklungsgeschichte der letzteren bisher beinahe gar nicht untersucht wurde, so können immerhin die oben angeführten anatomischen und embryologischen Eigenthümlichkeiten dieser Organe auf diese Homologie hinweisen. Sind unsere Reflexionen richtig, so bekommen wir in Bezug auf die Entwicklung der Chorda bei Tunicaten eine Reihe von Uebergängen von dem am meisten entwickelten Zustande dieses Organs bis zu dem Zustande desselben, wo es vollkommen seine ursprünglich typische Form verliert. Die Chorda der Ascidien dient als Repräsentant des ersten Zustandes, die Innenmasse des Elaeoblastes stellt den des letzten dar, der in Folge gewisser unbekannter Ursachen verkümmert, retrograd sich entwickelt und von dem ersten Zustande weit abgewichen ist.

#### 8. Athemhöhle und die im Innern derselben auftretenden Organe: Bauchfalten nebst Endostyl, Seitenbogen, Kieme.

Wir haben die Athemhöhle in dem Zustande verlassen, als dieselbe aus zwei ziemlich scharf abgetrennten Theilen: der eigentlichen Athemhöhle und der schnabelförmig vorspringenden Darmanlage bestand. Die folgenden Entwicklungsvorgänge dieser beiden Theile können nun bei jeden besonders betrachtet werden und dies um so mehr, als die beiden Theile unabhängig von einander sich entwickeln und verschiedenen Organen den Ursprung geben.

Von der Zeit ab, wo die Kieme in Form eines dicken cylindrischen Stranges von der oberen Wand der Athemhöhle sich abtrennt, können in der letzteren zwei Theile: ein oberer und ein unterer unterschieden werden. Die beiden Theile, von denen der obere eine sog. Kloakhöhle, der untere die eigentliche Athemhöhle repräsentiren, stellen keineswegs

zwei verschiedene Höhlen dar, wie es LEUCKART<sup>1)</sup> annimmt, sondern sind nur Theile einer einzigen Höhle, in deren Innerem die cylindrische Kieme mit ihren beiden Enden aufgehängt ist. Die LEUCKART'sche Behauptung kann vielleicht dadurch erklärt werden, dass sie auf Grund der Betrachtung der Seitenansichten der Embryonen gemacht ist. In einer solchen Ansicht erscheinen in der That die beiden Theile der Athemböhle als zwei verschiedene Höhlen; betrachtet man aber die Athemböhle von der Rücken- oder Bauchfläche, so überzeugt man sich leicht, dass die Kloakhöhle keinen besonderen Hohlraum darstellt.

Die weiteren Entwicklungserscheinungen von dem Zustande an, in welchem wir die Athemböhle verlassen haben, gehen in beiden Theilen derselben in etwas verschiedener Weise vor sich. Wir haben schon oben gesehen, dass der untere Theil der Athemböhle nach hinten in einen schnabelförmigen hohlen Fortsatz sich auszieht und somit die Anlage des Darmcanals bildet. In weiteren Entwicklungsstadien stellt dieser untere Theil auch den Sitz für die Bildung anderer Organe: der Bauchfalten mit dem Endostyl und der Seitenbögen dar.

Die Form der Athemböhle bleibt während der ganzen Zeit der embryonalen Entwicklung ziemlich dieselbe. Sie ist nämlich etwa von ovoider Gestalt. Der histologische Bau ihrer Wände bietet auch nur unwesentliche Veränderungen in der Form und Anordnung der Zellen dar. Wir haben schon oben gezeigt, dass die Athemböhlenwand im oberen Theile aus cylindrischen Zellen besteht; in dem unteren Theile der Wand platten sich die Zellen ab und nehmen eine polygonale Gestalt an. Die weiteren Veränderungen in der feineren Structur der Athemböhlenwand äussern sich nur in einigen localen Verdickungen derselben, welche auch nur eine gewisse Zeit existiren und durch das Längenwachsthum ihrer Zellen verursacht sind. Solche Verdickung trifft man z. B. im vorderen Theile des Embryo an (Fig. 20, 21, 22 *Ahw*); sie entspricht der Stelle, an welcher später die Einfuhröffnung zum Vorschein tritt und wird nur ziemlich kurze Zeit bewahrt, indem während der Bildung der Oeffnung dieselbe nicht mehr bemerkbar ist. In den ältesten Entwicklungsstadien, nämlich zur Zeit der Bildung des Cellulosemantels, bemerkt man überhaupt eine Abplattung der Zellen der Athemböhlenwand; die letztere ist dabei feiner geworden und zeigt keine Unterschiede zwischen den Zellen, aus denen sie zusammengesetzt ist (Fig. 27 *Ahw*).

1) LEUCKART, Zoolog. Untersuch. II. p. 56: »Die Höhle, durch welche die Kieme von der Körperwand abgetrennt wird, ist die Kloakhöhle, die also auch bei den Salpen als ein eigener, von der Athemböhle (im engeren Sinne des Worts) verschiedener Hohlraum ihren Ursprung nimmt«.



So viel über die Entwicklung der Wand der Athemböhle im Allgemeinen. Gehen wir nun über zu der Entwicklung der in der Athemböhle sich bildenden Organe: Bauchfalten mit Endostyl und den Seitenbögen.

Die Zeit des Auftretens dieser Organe kann ganz gut durch den Embryonalzustand bestimmt werden, in welchem die Flimmergrube schon gebildet und sogar etwas aufgewachsen ist, wie es z. B. in Fig. 21 abgebildet ist. Untersucht man solche Embryonen im Profilansichte, so bemerkt man folgende Veränderungen in der Athemböhle, welche mit der Bildung der genannten Organe im Zusammenhange stehen. Der vordere Theil der Athemböhlenwand zeichnet sich zuerst durch eine etwas dunklere Färbung von den übrigen aus. Diese dunkle Stelle ist ziemlich scharf abgegrenzt und sitzt haubenförmig dem vorderen Ende der Athemböhlenwand an. Die äussere Grenze der Verdickung zieht sich in Form einer leicht gebogenen Linie (Fig. 21 *Sb*) von dem vorderen Ende der Kieme nach unten und vorn schräg bis an den unteren Theil der Athemböhlenwand hin, wo sie sich an das vordere (auf der Abbildung etwas dunkler dargestellte) Ende der Bauchfalte (Fig. 21 *Bf*) aufstammt. Diese etwas gekrümmte Linie stellt nun nichts anderes dar, als die Anlage der Seitenbögen, welche symmetrisch zu beiden Seiten des vorderen Theiles der Athemböhle gelagert sind. Sie bilden zusammen eine ringförmige Leiste, welche vorn die Athemböhle umgürtet, nach unten mit der Bauchfalte, nach oben mit dem vorderen Ende der Kieme zusammenhängt. Aus dieser kurzen Beschreibung entnehmen wir, dass die seitlichen Flimmerbögen (Seitenbögen) bei ihrem Auftreten schon ihre definitive Lage erhalten. Es bleibt uns nur das Verhältniss zu bestimmen, in welchem die Seitenbogen zu der Wand der Athemböhle stehen, um damit die Structur derselben näher zu untersuchen. Dieses Verhältniss lässt sich ganz bequem nachweisen, wenn man den Embryo von der Rückenfläche beobachtet (Fig. 30 *Sb*). Man erkennt dabei, dass die Seitenbögen nichts anderes als zwei unbedeutende leistenförmige, in die Athemböhle hervorspringende Falten der Athemböhlenwand darstellen, welche an der Rückenseite des Embryo und zwar am vorderen Ende der Kieme mit einander zusammenstossen. Die Entstehung derselben ist sehr einfach und kann auf eine einfache Faltung der Athemböhlenwand zurückgeführt werden; so einfach wie die Entstehung erscheint auch die weitere Ausbildung der Seitenbögen, welche nur auf das Auftreten der Flimmern auf der Oberfläche derselben sich beschränkt.

Die Entwicklung der Bauchfalten lässt sich auch auf eine sehr einfache Veränderung der Athemböhlenwand zurückführen, indem der

ausgebildete Zustand derselben nur sehr unbedeutend von ihrer ursprünglichen Anlage abweicht. Die Bauchfalten treten ziemlich gleichzeitig mit den Seitenbögen auf. Von unten gesehen erscheinen sie in Form zweier an der unteren Wand der Athemböhle gelegenen Leisten (Fig. 29 *Bf*), welche durch die Grösse ihrer Zellen von der übrigen Zellenwand der Athemböhle sich bedeutend unterscheiden. Die Querschnitte (Fig. 26) durch die Embryonen aus den entsprechenden Entwicklungsstadien lehren uns, dass die erwähnten Leisten zwei symmetrisch gelegte Falten der Athemböhlenwand darstellen. Die Stelle, auf der die Bauchfalten zuerst zum Vorschein kommen, entspricht der Grenze der unteren, aus abgeplatteten Zellen bestehenden Wand der Athemböhle. Die Zellen der Falten unterscheiden sich dadurch von den übrigen Zellen der Athemböhlenwand, dass sie viel grösser als die letzteren sind. Am grössten sind sie an der Spitze der Falte; am unteren Rande aber, wo die Falten in die Unterwand der Athemböhle übergehen, nehmen die Zellen an Grösse ab.

Die vordere Grenze der Bauchfalten kann, wie gesagt, durch das vordere Ende der Seitenbögen bestimmt werden. Von hier ab richten sie sich nach hinten, bis sie endlich die Mundöffnung erreichen und dort zusammentreffen. In der Mitte des Körpers stehen sie am meisten von einander ab. Die Bauchfalten zeigen nicht überall den gleichen Bau. Man kann sogar in ihnen zwei durch ihren Bau, so wie durch weitere Entwicklung verschiedene Theile unterscheiden. Der vordere Theil (Fig. 29 *B/v*) zeichnet sich durch viel grössere Zellen vor dem hinteren aus; die Grenze zwischen beiden ist ziemlich scharf ausgesprochen (Fig. 29). In weiterer Ausbildung unterscheidet sich dieser vordere Theil vom hinteren noch dadurch, dass aus ihm später der Endostyl sich herausbildet; der hintere Theil behält immer die Form von zwei einfachen Falten.

Die Anlage und die Ausbildung des Endostyls tritt erst am Ende der embryonalen Entwicklung auf. Die Vorgänge, welche dieselbe begleiten, bestehen in der allmäligen Annäherung der beiden Bauchfalten, welche schliesslich in der Mittellinie der Bauchseite zusammenstossen und somit eine Bauchrinne bilden. Dieser Vorgang kann ganz bequem schon von Aussen an den Embryonen von den letzten Entwicklungsstadien beobachtet werden. Was die Ursache der Annäherung betrifft, so glaube ich dieselbe in der allmäligen Zusammenziehung der unteren Wand der Athemböhle zu finden. Solche Erklärung kann meiner Meinung nach in dem Umstande ihren Grund finden, dass die Wände der Athemböhle nach beendigter Zusammenziehung resp. nach der Ausbildung der Bauchrinne wieder aus gleichartigen Zellen zu-



sammengesetzt erscheinen, während in den früheren Entwicklungsstadien, wie es oben erwähnt wurde, die Zellen der unteren Wand der Athemhöhle von denen der oberen und seitlichen bedeutend verschieden waren. Der Theil der Unterwand, welcher zwischen beiden Bauchfalten ursprünglich liegt, wird wahrscheinlich in Folge der Verkürzung seiner Zellen oder auf irgend eine andere Weise allmählig aufgehoben; dadurch wird der Zwischenraum der Bauchfalten immer kleiner und kleiner, bis er vollkommen verschwindet und die Bauchfalten zusammentreffen. Da nämlich dieser Zwischenraum seiner Structur nach einen von der übrigen Athemhöhlenwand abweichenden Theil darstellt, so muss natürlich die Athemhöhlenwand, nach der Bildung der Bauchrinne, in ihrer ganzen Oberfläche eine gleichartige Structur bekommen.

Die Bauchrinne besitzt im Querschnitte eine leierförmige Gestalt (Fig. 27 *Bf* u. *Eds*) und ist aus ziemlich gleichartigen cylindrischen Zellen zusammengesetzt. In dem inneren Theil derselben sind die Zellen etwas länger als in dem äusseren, wo sie in die Athemhöhlenwand übergehen. Dieser Unterschied zwischen den Zellen ist noch mehr in den späteren Stadien ausgeprägt, wo man in diesem inneren Theile schon die Anlage des Endostyls leicht erkennt (Fig. 28). Die Structur der Bauchrinne ist in diesem letzten Stadium bedeutend verändert; obgleich die Bauchrinne noch ihre leierförmige Gestalt bewahrt, kann man doch in derselben zwei Theile unterscheiden, nämlich den mittleren Theil, in welchem die Rinne sich vorfindet und die beiden gekrümmten Enden, welche jetzt den oberen Theil der ursprünglichen Bauchrinne darstellen. Diese gekrümmten Enden bestehen aus einer Lage cylindrischer Zellen, welche am Rande der Falten in die Zellen der Athemhöhlenwand übergehen. Die beiden Platten, welche den mittleren Theil zusammensetzen (Fig. 28 *Eds*), bestehen schon aus zwei Schichten polygonaler Zellen, welche sehr innig verbunden sind. Die Zellen des mittleren Theiles, so wie die der Ränder sind mit je einem grossen Kern versehen. Es schien mir, als ob zwischen den beiden Theilen der Bauchrinne — dem mittleren Theile und den Rändern — eine cuticulare Scheidewand vorhanden wäre. Der mittlere Theil der Bauchrinne stellt nun die Anlage des Endostyls dar, welcher für seine volle Ausbildung nur ein Verwachsen seiner oberen Ränder braucht. Die gekrümmten Enden der Bauchfalte (Fig. 28 *Bf*) bilden sich in die beiden Bauchfalten um. Die vollständige Ausbildung des Endostyls muss erst nach der embryonalen Entwicklung resp. bei den freilebenden Thieren erreicht werden; ich konnte wenigstens selbst bei den ältesten Salpenembryonen den vollständig ausgebildeten Endostyl nicht auffinden.

Gehen wir zu der Entwicklung der Kieme über. LEUCKART hat



eine vollkommen richtige Ansicht ausgesprochen, dass die Kieme der Salpen nach ihrem Bau und Entwicklung nur ein Anhangsgebilde des inneren Mantels ist. Von der Richtigkeit dieser Ansicht haben wir uns schon oben überzeugt, indem wir gesehen haben, dass die Kieme der Salpenembryonen bei ihrem Ursprung nichts anderes darstellt, als eine wulstförmige, ziemlich stark entwickelte Verdickung der Rückenwand der Athemhöhle, welche Verdickung sehr bald in ihrer Mitte von der Wand der Athemhöhle sich abtrennt und dann in Form eines soliden nur mit seinen beiden Enden an der Athemhöhlenwand befestigten Stranges auftritt. In den ersten Entwicklungsstadien besitzt die Kieme eine nicht vollkommen cylindrische Gestalt, indem das hintere Ende derselben viel breiter als das vordere ist. Sie bekommt aber bald eine cylindrische Form und nimmt dabei in ihrer Dicke ab.

Die weitere Ausbildung der Kieme geht in ziemlich einfacher Weise vor sich. Sie beginnt nämlich mit der Veränderung des inneren Theiles der Kieme, welcher sehr bald in einige Zellen zerfällt und somit das Material für die Bildung der Blutkörperchen bildet. In Folge dieser Veränderung verwandelt sich die Kiemenanlage in einen hohlen cylindrischen Schlauch, der in den späteren Entwicklungsstadien mit Blutkörperchen immer erfüllt ist. Die Wand des Kiemenschlauches — die obere Schicht der Kiemenanlage — besteht aus cylindrischen Zellen.

Mit dem Hohlwerden erreicht die Kieme eine Form, welche der definitiven schon sehr nahe steht. Es fehlen noch im Kiemenschlauche die Flimmerrippen, damit derselbe seine definitive Ausbildung erreiche. Sie treten erst am Ende des Fötallebens auf.

Die Kieme ist mit ihrem vorderen (oberen) Ende an der Rückenwand der Athemhöhle angehängt, mit dem hinteren, resp. unteren ist sie an der hinteren Wand derselben Höhle befestigt. An beiden Stellen ist der Kiemenschlauch etwas breiter als in der Mitte. Zu der Zeit, da die Kiemenanlage noch einen soliden Körper darstellt, sind ihre beiden Enden auch solid; ist sie aber hohl geworden, so verwandeln sich die beiden Enden derselben in zwei spaltförmige Räume (Fig. 27 *k*), welche mit den Bluträumen des Körpers in Verbindung stehen.

### 9. Darmcanal.

Der Darmcanal tritt in Form eines blindgeschlossenen schnabelförmig gekrümmten Fortsatzes der Athemhöhle schon sehr früh auf. Die Anlage desselben haben wir schon an den frühesten Entwicklungsstadien beschrieben, wo wir auch gesehen haben, dass dieselbe nur aus einer Schicht cylindrischer Zellen bestand. In diesem Zustand bleibt diese Anlage den grössten Theil der embryonalen Entwicklung, ändert

sich nur soweit, dass ein Theil seiner Zellen etwas mehr in die Länge wächst als der andere, wie es in Fig. 19 dargestellt ist. Die ersten Veränderungen in der Form der Darmanlage treten erst in dem Stadium auf, wo die Entwicklung anderer Organe im Embryonaleibe weit fortgeschritten ist, wo die Kieme schon hohl geworden und die Nervenöhle mit der Athemöhle in Communication getreten ist (Fig. 20 *D*). In diesem Entwicklungsstadium bemerkt man an der unteren Seite der Darmanlage, unmittelbar hinter der Mundöffnung eine kleine bogenförmige Furche oder Einschnürung, welche die Anlage von unten her in zwei ungleiche Theile theilt. Der vordere von diesen beiden Theilen kann als Oesophagealtheil der Darmanlage bezeichnet werden, der hintere stellt die Anlage des Hinterdarms + Magen dar. Im letzteren treten sehr bald weitere Entwicklungsvorgänge auf; durch eine der erwähnten Furche ähnliche Furche wird derselbe wieder in zwei Theile getheilt, von denen der hintere (Fig. 22 *Hd*) in den Hinterdarm, der vordere in den Magenblindsack sich verwandelt. Die Entwicklung des letzteren besteht in dem Wachsthum und der Ausbildung neuer blinder Ausstülpungen, welche am Ende der embryonalen Entwicklung zum Vorschein kommen (Fig. 34). Der Hinterdarm wächst ebenfalls in die Länge, richtet sich aber nach vorn und etwas nach oben zur Athemhöhlenwand, wo wir denselben in Form eines ebenfalls blindsackartigen Fortsatzes in dem nächst folgenden Entwicklungsstadium (Fig. 32 *Hd*) finden. Bei seiner Lageveränderung tritt der Hinterdarm etwas nach links und kommt im erwähnten Stadium seitwärts von den andern Darmabtheilungen zu liegen. Die Bildung der Analöffnung, welche wahrscheinlich durch Zerstörung der Kloakenwand und der entsprechenden Wand des blindsackförmigen Hinterdarms zu Stande kommt, geschieht nur zur Zeit der definitiven Ausbildung des Embryo. In dem Fig. 32 abgebildeten Stadium ist das Ende des Hinterdarms noch blind; ich konnte den Anus auch in dem folgenden (Fig. 31) Stadium nicht finden.

Was den histologischen Bau des Darmcanals anbelangt, so bleibt derselbe während der ganzen Zeit der embryonalen Entwicklung ohne wesentliche Veränderungen. Das einzige, was man in dieser Beziehung bemerkt, besteht in der Verdickung der Wände, welche durch das Längenwachsthum der sie zusammensetzenden cylindrischen Zellen bedingt wird.

Ueber die Entwicklung des Keimstocks bin ich bis jetzt zu keinen festen Schlüssen gekommen und hoffe dieselbe bei einer anderen Gelegenheit zu besprechen.

## Schlussbemerkungen.

Die embryonalen Vorgänge der Salpen rufen manche Fragen hervor, von denen wir nur diejenigen hier in Betracht ziehen werden, welche den Entwicklungsmodus der Salpen überhaupt betreffen, da dieselben uns einige Anknüpfungspuncte über die systematische Stellung unserer Thiere darbieten können. Es fragt sich namentlich zuerst: müssen die Salpen zu dem Molluskentypus gerechnet werden, wie es früher von allen Zoologen überhaupt angenommen wurde, oder müssen sie, der neuen Lehre gemäss, in irgend einen anderen Thiertypus eingereiht werden? Ich bin zu der Beantwortung dieser Frage hauptsächlich durch den lebhaft geschriebenen und interessanten Aufsatz von BAER gedrängt<sup>1)</sup>; leider kann ich den Ausführungen des berühmten Forschers nicht beistimmen.

Indem ich hier die anatomischen Eigenthümlichkeiten der Tunicaten, nach welchen diese Thiere von allen Mollusken sehr wesentlich sich unterscheiden, nicht berühren werde, will ich nur die embryonale Entwicklungsgeschichte berücksichtigen, welche in Bezug auf die Mollusken in der letzten Zeit besonders eingehend und ausführlich untersucht wurde. Eine von den wesentlichen Eigenthümlichkeiten der Entwicklungsgeschichte der Mollusken bieten uns: 1. die provisorischen Organe, welche bei den Larven dieser Thiere auftreten (Segel, Urnieren u. s. w.), 2. die Entwicklung der für die Repräsentanten des Molluskentypus sehr charakteristischen Organe: des Mantels und des Fusses. Keins von diesen Organen tritt bei den Salpen weder im embryonalen Zustande noch im ausgebildeten auf. Das, was man unter dem Namen »Cellulosemantel« versteht, ist keineswegs dem Mantel anderer echter Mollusken homolog. Der letztere bildet eine Hautfalte, welche nur in den Fällen, wenn sie mit beiden Hälften nach unten zusammengewachsen ist, einen cylindrischen Schlauch darstellt, der physiologisch aber nicht morphologisch dem Mantel der Salpen ähnlich ist, da diese Aehnlichkeit nur darin besteht, dass der Mantel solcher Mollusken durch zwei Oeffnungen, wie der Salpenmantel, nach aussen mündet. Der Mantel solcher Lamellibranchiaten ist dem der Salpen ein nur analoges, keineswegs aber ein homologes Gebilde. Wenn wir denselben als dem der Salpen homolog annehmen, so müssen wir auch die Mantelhöhle der ersteren (Mollusken) als der der letzteren homolog ansehen. Diese Annahme widerspricht aber Allem, was wir über die Entstehung beider

1) K. E. v. BAER, Entwickelt sich die Larve der einfachen Ascidien in der ersten Zeit nach dem Typus der Wirbelthiere? Memoires de l'Acad. Imp. de St. Pétersb. T. XIX. Nr. 8.



Höhlen kennen. Die Mantelhöhle der Lamellibranchien entsteht durch Verwachsung der Mantelfalten und ist im ausgebildeten Zustand durch diese letzteren begrenzt. Wir kennen bei den Lamellibranchien eine ganze Reihe von Uebergängen von den vollkommen freien Mantelrändern, wo keine Mantelhöhle als ein geschlossener Raum vorhanden ist, bis zum vollständig verwachsenen Mantel, wo die Höhle vollkommen ausgebildet erscheint und dann eine Aehnlichkeit mit der Athemhöhle der Salpen zeigt. Die Athemhöhle der Salpen tritt bei den Embryonen derselben in ganz anderer Weise als bei den Mollusken auf. Sie entsteht im Innern des Darmdrüsenblattes, und in dem Falle, dass sie in Folge einer primitiven Einstülpung ihren Ursprung nimmt, wie es bei den Ascidien der Fall ist, oder durch Aushöhlung des ursprünglich soliden Darmdrüsenkeims, wie bei den Salpen, sich herausbildet, verdankt sie ihre Bildung dem inneren Keimblatt und unterscheidet sich also durch diesen Entwicklungsmodus vollkommen von der Athemhöhle der Lamellibranchien. Die Athemhöhle der Salpen kann nur als primitive Darmhöhle aufgefasst werden; sie ist dieser nach ihrer Entstehungsart homolog und kann als solche auch deswegen betrachtet werden, weil sie dem Darmcanal den Ursprung giebt. Wir dürfen also nicht den sogenannten Mantel der Tunicaten mit dem der Mollusken vergleichen und müssen bei den ersteren die Anwesenheit eines dem Molluskenmantel homologen Gebildes ganz in Abrede stellen.

Dasselbe gilt auch für das zweite dem Molluskentypus so charakteristische Organ, den Fuss. Wenn dieser auch nicht bei allen Repräsentanten des genannten Typus in gleicher Entwicklungshöhe vorhanden ist, so stellt er doch immerhin ein ziemlich constantes Gebilde dar. Bei den Salpen treffen wir aber keine Spur von Fuss an; wir können denselben selbst schwerlich erwarten, weil die primitiven Entwicklungsvorgänge, die gegenseitige Lage der Organe bei Molluskenembryonen verschieden von der der Salpen ist. Bei den Molluskenlarven bildet sich der Fuss in Form eines kleinen Vorsprungs unmittelbar hinter der Mundöffnung, bei den Salpen liegt aber der Mund nicht auf der äusseren Oberfläche des Körpers, sondern im Innern desselben, in der Athemhöhle und tritt nur in einem verhältnissmässig spätem Entwicklungsstadium auf.

Wenn wir die Tunicaten von dem Molluskentypus ausschliessen, so bekommen wir in den zwei Classen von Mollusken: Lamellibranchiaten und Cephalophoren eine ganz natürliche Gruppe, welche ihrem Bau und ihrer Entwicklung nach als verwandt erscheinen. (In Bezug auf Brachiopoden scheint mir ihre Verwandtschaft mit Würmern ziemlich aufgeklärt zu sein [s. die Untersuchungen von KOWALEWSKY in

Извѣстія Имп. Общ. Люб. Ест. т. XIV]; das Verhältniss der Entwicklung der Cephalopoden zu den anderen Mollusken ist mir nicht ganz klar). Die Verwandtschaft dieser beiden Classen in embryologischer Beziehung äussert sich in einem sehr ähnlichen Entwicklungstypus und in dem Auftreten einiger sehr constanter Gebilde: des Velums, Mantels und Fusses. Die Abwesenheit beider letzteren Organe bei den Tunicaten wurde bereits hervorgehoben; in Bezug auf das erstere ist bekannt, dass dasselbe bei allen Tunicaten fehlt. Bei den Mollusken (Lamellibranchien und Cephalophoren) stellt es aber eins der constantesten und charakteristischsten provisorischen Organe dar, welche bei der Entwicklung der Larven dieser Thiere vorkommen. Es fehlt allerdings in einigen, immerhin nur wenigen Fällen, in andern Fällen ist es in einem verkümmerten Zustand vorhanden. Wenn ferner das Velum bei einigen Mollusken gar nicht auftritt, so ist der Entwicklungsmodus dieser Formen mit dem solcher, bei welchen das genannte Organ in seiner vollen Entwicklung zum Vorschein kommt, vollkommen übereinstimmend. — Es ist dann namentlich die Reihenfolge, in welcher die Organe nacheinander sich herausbilden, die gegenseitige Lage der Organe bei allen diesen Thieren dieselbe und weicht von der der Tunicaten bedeutend ab. Die ersten Entwicklungsvorgänge der genannten Mollusken sind bedeutend mehr denen der anderen Thiertypen, z. B. der Würmer, ähnlich, als denen der Tunicaten. Die Larven mancher Chaetopoden (z. B. *Dasychone lucullana*, *Terebellides* und mehrerer anderer) sind in einem gewissen Zustand ihrer Entwicklung denen einiger Lamellibranchien und Cephalophoren überraschend ähnlich; einige von diesen ähneln mehr den Larven von Cephalophoren, andere denen der Lamellibranchien. Man muss nur z. B. die eben ausgeschlüpfte Larve von *Dasychone lucullana* mit einem gewissen Entwicklungsstadium von *Trochus* vergleichen, um von der Uebereinstimmung dieser beiden Larven sich zu überzeugen; dieselbe Uebereinstimmung tritt in noch viel bedeutenderem Grade zwischen der Larve von *Terebellides Strömii*<sup>1)</sup> und einem Entwicklungszustande von *Cardium* (Loven) auf. In diesem letzteren Falle sind die Larven beider Repräsentanten zweier verschiedener Typen einander so gleich, dass, wäre die Entstehung beider unbekannt, man unstreitig die beiden Larven nicht nur in einen Thier-typus, sondern in eine und dieselbe Familie stellen könnte. Die beiden Larven stellen ovoide Körper dar, an deren Aussenfläche wir ein ganz identisch gebautes, in Form eines Wimperreifens und Wimperbüschels

1) S. WILLEMOES-SUHM, diese Zeitschr. Bd. XXI. p. 380. Tafel XXII.

2) Kongl. Vetensk. Akad. Handl. för år 1848.



auftretendes Bewegungsorgan antreffen. Diese Larvenform kann meiner Meinung nach mit vollem Recht als Grundform für beide Thiertypen aufgefasst werden. Die weitere Divergenz der beiden Formen (Terebellides und Cardium) erklärt sich sehr einfach durch die weiteren Entwicklungserscheinungen dieser primitiven Larve. Indem die weitere Entwicklung der Terebellides und anderer Chaetopoden in einem Wachstum des hinteren Theils der Larve und dem Auftreten der Segmentirung in demselben bestehen muss, zeichnet sich diese bei den Molluskenlarven dadurch aus, dass an dieser der Fuss, die Schale und alle dem Molluskentypus charakteristischen Organe sich bilden. Aus diesem kurzen Vergleich kann man hoffentlich den Schluss ziehen, dass die embryologischen Vorgänge bei Salpen und anderen Mollusken (Lamellibranchien und Cephalophoren) die Vereinigung dieser Thiertypen in einen und denselben Thiertypus nicht rechtfertigen.

Ich möchte noch einige Worte in Bezug auf die Verschiedenheit der Entwicklungsgeschichte der Salpen und Ascidien hinzufügen, finde aber, dass dieser Unterschied schon aus allem in dieser Schrift über die Salpenentwicklung Gesagten zur Genüge ersichtlich ist. Die Entwicklung der Salpen unterscheidet sich sehr bedeutend von der der Ascidien; einige von diesen Unterscheidungsmerkmalen können vielleicht in der eigenthümlichen Fortpflanzungsweise (Viviparität) dieser Thiere ihre Erklärung finden; die Deutung der anderen ist noch dunkel; sie wird vielleicht dann klar, wenn uns die Entwicklung eines grösseren Theiles der Tunicaten und besonders der Dolioliden bekannt wird. Die Kenntniss der Entwicklungsgeschichte dieser letzteren verspricht sehr viel für die Aufklärung der Morphologie der Tunicaten, und deswegen ist die Untersuchung derselben jetzt am meisten wünschenswerth.

K a s a n, 15/27. October 1875.

---

Z u s a t z. Als ich meine Arbeit schon an die Redaction dieser Zeitschrift abgesendet hatte, erhielt ich das zweite Heft des »Morphologischen Jahrbuchs«, welches unter anderem eine schöne Arbeit von FOL enthält, die uns eine sorgfältige und detaillirte Beschreibung des histologischen Baues des Endostyls verschiedener Tunicaten giebt. Die interessanten Ergebnisse der Untersuchungen FOL's veranlassen mich, in Bezug auf die embryonale Entwicklung des Endostyls und der Bauchfalten einige Bemerkungen zuzusetzen. FOL unterscheidet im Endostyl mehrere Abtheilungen, welche bei verschiedenen Tunicaten verschiedene Entfaltung zeigen. Auf Grund dieser Angaben muss ich jetzt die von mir auf Fig. 28 abgebildeten Theile des Endostyls nebst Bauchfalten



etwas anders deuten, als es von mir im Text geschehen ist. Der äussere mit *Eds* bezeichnete Theil des Endostyls muss als äussere Drüsenwulst der Bauchrinne bezeichnet werden; die auf demselben liegenden Zellen, welche weiter in die kleineren übergehen, entsprechen vollständig den mittleren Drüsenwülsten.

Das Thatsächliche des Fol'schen Aufsatzes giebt uns das Material für die morphologische Vergleichung des embryonalen Zustandes dieses Organs bei den Salpen. Nach den Untersuchungen von Fol hat der Endostyl der erwachsenen Salpen einen ziemlich complicirten Bau, indem derselbe aus äusseren, mittleren und inneren Drüsenwülsten und einem mittleren und inneren Zwischenstreifen besteht. Im Endostyl der Salpenembryonen können wir aber nur die äusseren und mittleren Drüsenwülste unterscheiden. Diesem embryonalen Zustande des Endostyls bei den Salpen entspricht ein persistirender Zustand bei den Dolioliden. Der Endostyl dieser Thiere zeigt im Allgemeinen dieselben Bauverhältnisse wie der der Salpenembryonen und unterscheidet sich von dem letzteren nur durch die Anwesenheit der grossen Wimpern an den Zellen des Rinnengrundes. Diese Beziehung zwischen dem embryonalen Zustande des Salpenendostyls und dem persistirenden Zustande des Endostyls der Dolioliden scheint mir sehr wichtig zu sein, wenn man sie in Zusammenhang bringt mit dem, was ich über die Wechselbeziehung des Elaeoblastes der Salpen und der Chorda der Doliolumlarven in vorstehender Schrift ausgesprochen habe.

Es ist bemerkenswerth, dass der Endostyl der Appendicularien im Vergleich mit dem der sessilen Ascidien als sehr unentwickelt erscheint (Fol in »Morph. Jahrbuch, Bd. 1, Hft. 2«, und in »Arch. de zool. expériment. III«). Er besteht bei ihnen nur aus einem Wulst, welcher nach Fol dem äusseren Wulst anderer Tunicaten entspricht. Die Appendicularien sind im entwickelten Zustande ihrem Baue nach den Larvenzuständen der sessilen Ascidien sehr ähnlich. Soll die schwache Entwicklung des Appendicularienendostyls im Zusammenhang mit dem larvenähnlichen Character ihrer Organisation stehen — was sehr wahrscheinlich ist — so können wir mit einem gewissen Rechte auch den Endostyl der Dolioliden als einen embryonalen Zustand des Salpenendostyls betrachten. Diese Wechselbeziehung scheint mir einen sehr wichtigen Punkt für die morphologische Vergleichung der Tunicaten zu bilden.

Kasan, 24. Nov./6. Dec. 1875.

## Erklärung der Abbildungen.

<p><i>Cm</i>, Cellulosemantel,  <i>H</i>, Haut,  <i>Ahw</i>, Athemhöhlenwand,  <i>Ah</i>, Athemhöhle,  <i>E</i>, Ei,  <i>D</i>, Darm,  <i>Oe</i>, Vorderdarm,  <i>Mbs</i>, Magenblindsack,  <i>Hd</i>, Hinterdarm,  <i>M</i>, Mund,  <i>Mk</i>, Muskelreife,  <i>Ex</i>, äusseres Keimblatt,  <i>En</i>, inneres Keimblatt,  <i>Ms</i>, mittleres Keimblatt,  <i>N</i>, Nervenganglion,  <i>El</i>, Elaeoblast, <i>El'</i> u. <i>El''</i>, Theile des-          selben,  <i>Pd</i>, Dach der Placenta,  <i>P</i>, Placenta,  <i>Pp</i>, innerer Theil der Placenta,  <i>Kl</i>, Kloake,  <i>Hz</i>, Herz,  <i>Br</i>, Bauchrinne,</p>	<p><i>Bf</i>, Bauchfalte,  <i>Fc</i>, Flimmergrube,  <i>Bk</i>, Blutkörperchen,  <i>Bs</i>, Blutsinus des Embryo,  <i>mBs</i>, mütterlicher Blutsinus,  <i>Sb</i>, Seitenbögen,  <i>Efo</i>, Einfuhröffnung,  <i>Auo</i>, Auswurföffnung,  <i>Eds</i>, Endostyl,  <i>Brs</i>, Brutsack, <math>\alpha</math>, innere Lamelle, <math>\beta</math>, äus-          sere Lamelle desselben.  <i>Eik</i>, Eikapsel,  <i>Ov</i>, Oviduct,  <i>Sv</i>, schildförmige Verdickung,  <i>Kb</i>, Keimbläschen,  <i>Lh</i>, Leibeshöhle,  <i>Pc</i>, Pericardium,  <i>Sp</i>, Seitenwände der Placenta,  <i>Kst</i>, Keimstock,  <i>Ch</i>, cuticulare Hülle des Brutsacks,  <i>D</i>, Eidotter,  <i>Fk</i>, Furchungskugeln.</p>
---	--

### Tafel XIV—XVI.

Alle Figuren betreffen die Entwicklung der *Salpa democratica*.

Fig. 1. Das hintere Ende der *Salpa mucronata* mit einem Ei (HARTN. System 5).

Fig. 2. Das Ei von derselben *Salpa* mit einem Theil des Oviducts (stärker vergrössert, HARTN. Syst. 9).

Fig. 3. Ein etwas älteres Ei als im vorhergehenden Stadium (dieselbe Vergr.).

Fig. 4. Ei von einem lebendigen Exemplare der *S. mucronata*.

Fig. 5. Das Ei von *S. mucronata* mit einem zusammengezogenen Oviduct zur Zeit des Beginns der Dotterklüftung (dieselbe Vergr.).

Fig. 6—9. Dasselbe Ei in verschiedenen Zuständen der Bildung der Brutkapsel aus dem Oviduct und der Placenta aus dem Eifollikel. Die Eizelle zeigt verschiedene Stadien der Furchung. (Fig. 7 stellt eine Profilansicht, Fig. 8 eine Ansicht von unten eines und desselben Entwicklungsstadiums dar.)

Fig. 10. Dasselbe Ei zum Schluss der Bildung der Brutkapsel.

Fig. 11. Dasselbe Ei zur Zeit der Differenzirung des oberen und unteren Keimblattes.

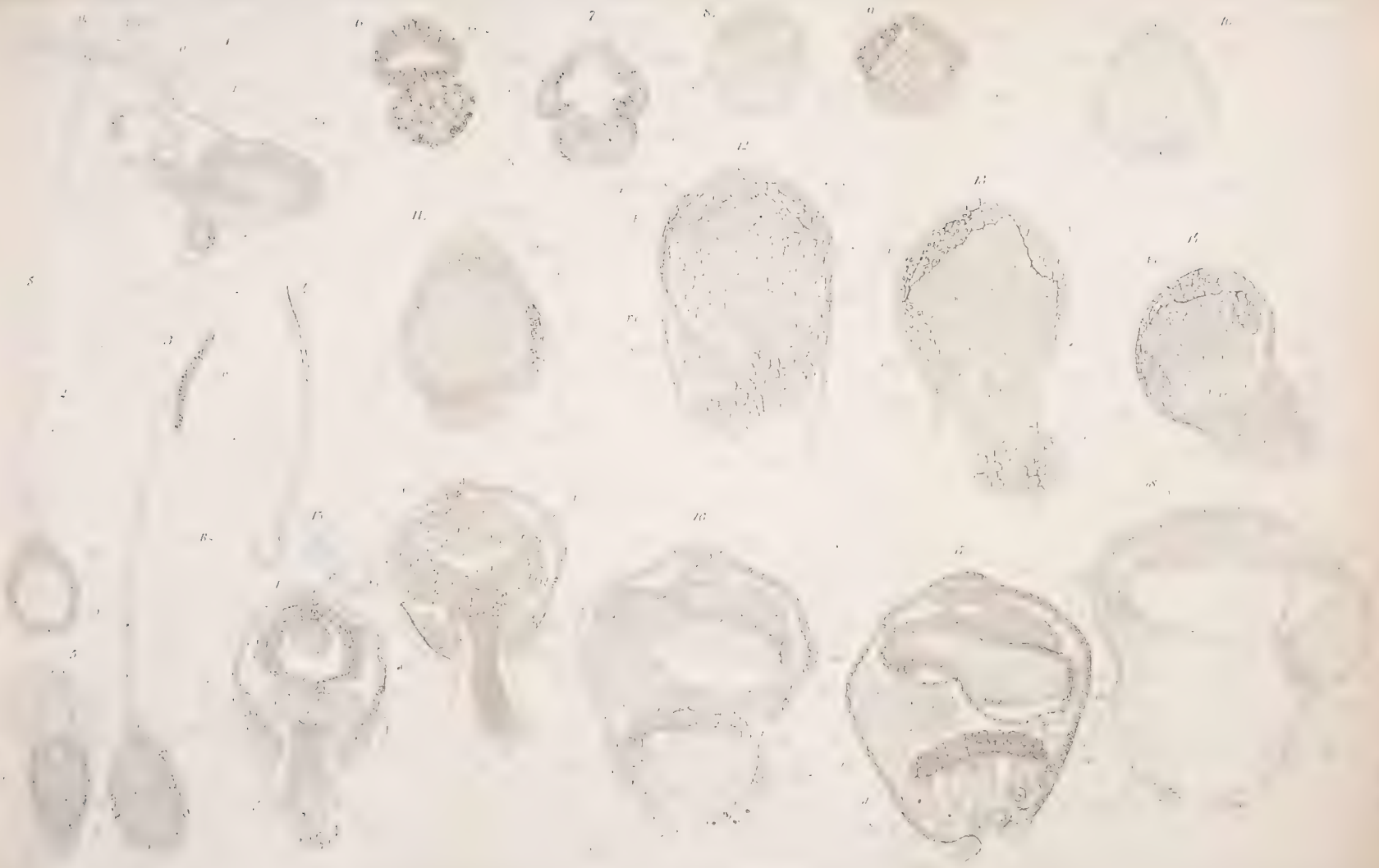
Fig. 12. Dasselbe Ei zur Zeit des Verschwindens der unteren Lamelle des Brutsacks und Differenzirung des mittleren Keimblattes.

Fig. 13. Dasselbe Ei mit der Anlage des Nervenganglions und Elaeoblastes.













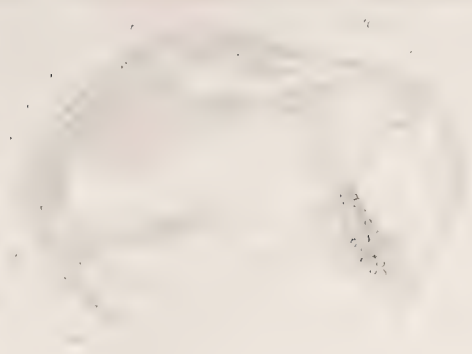




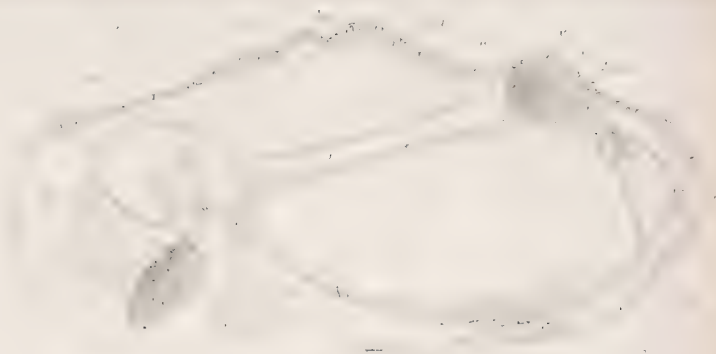
9



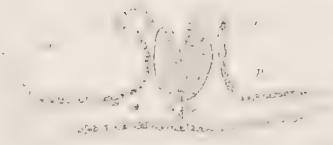
10



11



20







*Zeits*

*B*

*Zeit*









Fig. 14. Dasselbe Ei mit einer schon abgetrennten aber noch soliden Nerven-  
anlage zur Zeit der Bildung der Leibeshöhle.

Fig. 15. Der Embryo von *S. democratica* im Zustande der Bildung der Athem-  
höhle und der Senkung des äusseren Blattes des Brutsackes. *A*, Profilansicht,  
*B*, ein optischer Querschnitt.

Fig. 16. Embryo zur Zeit der Bildung der Herzanlage.

Fig. 17. Embryo mit einer in drei Nervenblasen getheilten Nervenanlage und  
beginnender Bildung der Elaeoblastzellen.

Fig. 18—20. Die Salpenembryonen zu verschiedener Zeit der Ausbildung der  
Flimmergrube. Fig. 18 u. 20 stellen den Embryo von der linken Seite, Fig. 19 von  
der rechten dar.

Fig. 21. Vorderer Theil des Embryo mit gebildeter Flimmergrube, Seitenbögen  
und Ende der Bauchfalten.

Fig. 22. Embryo in einem etwas mehr fortgeschrittenen Stadium, wo die Ner-  
venblasen schon bedeutend abgenommen und von einander getrennt sind.

Fig. 23. Vorderer Theil eines noch älteren Embryo, mit einem wieder solid  
gewordenen Ganglion.

Fig. 24. Das Nervenganglion von einem vollkommen reifen Salpenembryo.

Fig. 25. Das Gänglion mit der Flimmergrube von einer geschlechtsreifen und  
den Embryo einschliessenden *Salpa mucronata*, um den Zusammenhang zwischen  
dem Nervenganglion und der Flimmergrube zu zeigen.

Fig. 26. Querschnitt durch den Embryo etwa aus einem in Fig. 20 abgebildeten  
Stadium (Entwicklung der Bauchfalten).

Fig. 27. Querschnitt durch den reifen Embryo (Bildung des Endostyls).

Fig. 28. Querschnitt durch die Bauchfalten und den Endostyl (HARTN. Syst. 9).

Fig. 29. Obere Hälfte eines etwa in Fig. 22 abgebildeten Stadiums (Entwick-  
lung des Herzens).

Fig. 30. Vorderer Theil eines in der Fig. 23 abgebildeten Embryo (Bildung der  
Seitenbögen).

Fig. 31. Hinterer Theil eines reifen Embryos von der Seite gesehen.

Fig. 32. Hintere Hälfte eines etwas jüngeren Embryo.

Fig. 33. Hinteres Ende des Embryo zur Zeit des Beginnes der Celluloseaus-  
scheidung; optischer Längsschnitt.



## Weiterer Beitrag zur Kenntniss der Polystomen.

Von

Dr. Ernst Zeller.

Mit Tafel XVII u. XVIII.

Zur Zeit, da ich meine erste Arbeit »über die Entwicklung und den Bau des *Polystomum integerrimum*« beendet hatte, welche in demselben Band XXII dieser Zeitschrift<sup>1)</sup> neben der von WILLEMÖES-SUHM »zur Naturgeschichte des *Polystoma integerrimum* und des *P. ocellatum*«<sup>2)</sup> erschienen ist, kannte ich des letzteren in den Nachrichten von der königl. Gesellschaft der Wissenschaften und der G. A. Universität zu Göttingen<sup>3)</sup> veröffentlichte vorläufige Mittheilung »über die Entwicklung des *Polystoma integerrimum*« noch nicht, auch nicht die Untersuchungen von STIEDA »über den Bau des *Polystomum integerrimum*«<sup>4)</sup> und von ED. VAN BENEDEN »sur la composition et la signification de l'oeuf«, welche letztere Abhandlung einen besonderen Abschnitt über das *Pol. integerrimum* enthält<sup>5)</sup>.

Diese verschiedenen Arbeiten brachten aber neben Vielem, das mit meinen eigenen Beobachtungen übereinstimmte, auch manches, das mit diesen in Widerspruch stand oder mir neu war. Einestheils dadurch angeregt, andernteils aber auch dem eigenen Drange folgend, eine Anzahl von Lücken, die ich in Betreff des anatomischen Baues wie der Lebensgeschichte des *Pol. integerrimum* in meiner ersten Mittheilung hatte offen lassen müssen, wenn immer möglich auszufüllen, habe ich in den letzten Jahren eine Reihe von weiteren Untersuchungen über den merkwürdigen Schmarotzer unternommen, deren Resultat

1) p. 4 ff.

2) p. 29 ff.

3) 1874. Nr. 7. p. 184 ff.

4) in REICHERT'S und DU BOIS-REYMOND'S Archiv f. Anatomie. 1870. p. 660 u. ff.

5) p. 33 ff.

ich hiermit der Oeffentlichkeit übergebe. — Einige Untersuchungen über das *Polystomum ocellatum*, welche ich an jene angeschlossen habe, werde ich später folgen lassen.

## I. *Polystomum integerrimum*.

### Anatomisches.

Mein hauptsächlichstes Bestreben war auf eine genauere Erforschung der Fortpflanzungsorgane gerichtet. Ich werde des Näheren hierauf eingehen, vorerst aber die übrigen anatomischen Verhältnisse, soweit Differenzen zwischen den Angaben der oben genannten Autoren und meinen Beobachtungen vorhanden sind oder auch einige Ergänzungen von mir gegeben werden können, kurz besprechen.

Hinsichtlich der Haut des Thieres sagt STIEDA<sup>1)</sup>: »Die Oberfläche des Körpers ist abweichend von anderen Saugwürmern mit einer einfachen Schicht kleiner rundlicher Zellen, welche deutliche Kerne besitzen, bedeckt. Die Zellen sind nicht gleichmässig dicke Plättchen, sondern etwas gewölbt, daher an Schnitten, gleichviel ob Längs- oder Querschnitten, die Contour der ganzen Oberfläche wellig erscheint. An Flächenschnitten erscheint eben deshalb die Grenze zwischen je zwei Stellen heller als die Zellen selbst«. Dies kann ich nicht finden. Was STIEDA für Epithelzellen hält, muss ich vielmehr für eigenthümliche Hautorgane ansehen, wenn mir auch deren Bedeutung zunächst völlig unklar geblieben ist. Es sind kleine Säckchen, welche, unter der Haut gelegen, diese in Form von warzenartigen Erhabenheiten hervorgetrieben haben. Sie stehen in beträchtlichen Abständen von einander, in Querreihen geordnet und ziemlich regelmässig alternirend. Auf der Höhe der Wärzchen findet sich eine kleine Delle, in deren Mitte das Säckchen sich zu öffnen scheint. — Sie fehlen dem Kopfe wie auch der Haftscheibe<sup>2)</sup>.

Die Haut selbst ist quergefaltet und hat eine feingekörnte Oberfläche.

Was die Muskeln betrifft, so finde ich, im Wesentlichen übereinstimmend mit STIEDA<sup>3)</sup>, von Hautmuskeln eine äussere Ringfaserlage, dann eine Lage von Längs- und eine weitere Lage von schrägverlaufenden Fasern, welche letztere ungefähr unter rechten Winkeln sich kreuzen. Die Ringfaserlage vertheilt sich in ziemlich gleichmässiger

1) a. a. O. p. 662.

2) Aehnliche Organe finden sich in der Haut von *Aspidogaster conchicola*.

3) a. a. O. p. 662.

Weise über den Körper, ist aber sehr weitläufig angelegt. Die anderen Lagen dagegen bilden in der Gruppierung ihrer Fasern eine Art von Bändern, welche in beträchtlichen Abständen von einander verlaufen. Die Anzahl der Muskelbündel, die zwischen Bauch- und Rückenfläche ausgespannt sind, ist eine nicht bedeutende. — Sehr kräftig und schön entwickelte Muskeln dienen zur Bewegung der sechs Saugnäpfe, wie der zwei grossen Haken der Haftscheibe.

Die sechszehn kleinen Häkchen mit ihren Oesen, welche der Haftscheibe angehören und welche bei der *Polystomumlarve* so ausserordentlich deutlich zu erkennen sind, sind nicht, wie WILLEMOES-SUHM<sup>1)</sup> meint, nur »Larvenorgane«. Sie werden nicht abgeworfen, sondern sind, wie ich auf das bestimmteste wiederholen muss<sup>2)</sup>, bei dem erwachsenen Thiere noch sämmtlich vorhanden (s. Fig. 2 *w'*, *w''*, *w'''*), sehr beweglich und gewiss nicht ohne Bedeutung für ein festeres Anheften. — Uebrigens hat, was ich in meiner ersten Mittheilung vergessen hatte zu bemerken, schon LEUCKART die Häkchen oder doch einen Theil derselben gekannt und ihrer in seinem »Bericht über die Leistungen in der Naturgeschichte der niederen Thiere während des Jahres 1863«<sup>3)</sup> kurz erwähnt.

Was die Augen des Thieres betrifft, so stellt STIEDA<sup>4)</sup> die Existenz derselben auf das bestimmteste in Abrede — mit Unrecht, wie schon WILLEMOES-SUHM<sup>5)</sup> nachgewiesen hat. Doch auch der letztere ist im Irrthum, wenn er annimmt, dass sie frühzeitig verloren gehen und schon bei nur 3 Mm. langen *Polystomen* nicht mehr zu finden seien. Die Augen persistiren, woran ich entschieden festhalten muss<sup>6)</sup>, für das ganze Leben und können auch bei den grössten Thieren ohne alle Schwierigkeit aufgefunden werden. Man braucht, um sich von ihrem Vorhandensein zu überzeugen, nur die *Polystomen* auf dunklem Grunde liegend zu untersuchen und wird dann immer schon bei gewöhnlicher Loupenvergrösserung jene als vier hell leuchtende Punkte auf das allerdeutlichste hervortreten sehen. Sie liegen unter der Haut und stellen, wie ich das schon angegeben habe<sup>7)</sup>, dickwandige Schälchen (Fig. 5) dar, welche, bei durchfallendem Licht gesehen, ein eigenthümlich körniges Aussehen und eine hellbräunliche Färbung haben, während ihre

1) a. a. O. p. 36, 37.

2) vergl. meine erste Mittheilung p. 48.

3) p. 60.

4) a. a. O. p. 673.

5) a. a. O. p. 36, 37.

6) vergl. meine frühere Mittheilung a. a. O. p. 44 u. 48.

7) a. a. O. p. 8.



Höhlung ein intensives Blau zeigt. Eine Linse hatte ich früher nicht entdecken können. Ich habe mich aber jetzt von der Existenz einer solchen überzeugt. Sie liegt als ein helles sehr kleines Kügelchen auf dem Grunde der Höhlung.

Hinsichtlich des Verdauungsapparates darf ich in der Hauptsache auf die in meiner ersten Mittheilung<sup>1)</sup> gegebene Darstellung verweisen. — Die dünnen Drüsenausführungsgänge, welche durch die hintere Oeffnung des Schlundkopfes eintreten und die Höhlung desselben bis zu seiner napfartig gebildeten Mündung durchlaufen (Fig. 3 e), hat STIEDA<sup>2)</sup> irriger Weise für »ein mehrfach geschichtetes Plattenepithel« erklärt. — Vom Darmcanal sagt derselbe Autor<sup>3)</sup>: »er besitzt keine besonderen Wände, sondern ist nichts als ein mit Epithel ausgekleidetes System von Lacunen«. Dieser Angabe stimme ich im Allgemeinen bei, doch glaube ich hinsichtlich der der Innenfläche der Lacunen aufsitzenden Zellen noch hervorheben zu sollen, wie ich übrigens schon in meiner ersten Mittheilung<sup>4)</sup> gethan habe, dass sie nicht eine zusammenhängende Lage darstellen, sondern in ziemlichen Abständen vertheilt zu stehen kommen (vergl. die Querschnitte Fig. 6 u. 7 u). Die Zellen, welche mit starker Wölbung in die Höhlung hinein vorspringen, haben in der frisch ausgeschlüpften Larve, wo sie jedoch nur undeutlich zu erkennen sind, einen Durchmesser von ungefähr 0,04 Mm. und sind hier sehr blass und völlig farblos (Fig. 4 a). Sie wachsen, wenn die Larve in der Kiemenhöhle einer Kaulquappe sich angesiedelt hat, mit der Aufnahme von Nahrung beträchtlich und können schon frühzeitig einen Durchmesser von 0,05 Mm. und mehr erreichen. Dabei nehmen sie Anfangs eine gleichmässig gelbliche oder mehr röthliche Färbung an und scheiden darnach eine grosse Menge von bräunlichen, mitunter fast ins Schwarze übergehenden Pigmentkörnchen, welche zu kleineren oder grösseren Kügelchen sich zusammenballen können, daneben häufig auch eine Anzahl farbloser runderlicher Körperchen aus. Der bläschenförmige, wandständige Kern mit dem Kernkörperchen, das er einschliesst, bleibt als eine helle durchscheinende Partie mehr oder weniger deutlich zu erkennen (Fig. 4 b u. c). — Die Zellen lösen sich mit der Zeit ab und zerfallen. Die abgängigen werden durch junge ersetzt, welche zwischen jenen sich bilden. Offenbar stehen diese Zellen in ganz bestimmter Beziehung zur Verdauung.

1) a. a. O. p. 48 u. 49.

2) a. a. O. p. 663.

3) a. a. O. p. 664.

4) vergl. a. a. O. p. 49 und die Abbildungen Fig. 7, 8 u. 9 auf Taf. I, und Fig. 4 auf Taf. II.

Im Darne trifft man jederzeit — nicht selten neben einzelnen eben abgelösten Zellen — in grösster Menge jene verschiedenerlei Pigmentbildungen, wie sie in den Zellen enthalten gewesen waren. Ich habe darauf schon in meiner ersten Mittheilung<sup>1)</sup> aufmerksam gemacht, und hier nur noch zu bemerken, dass diejenigen Polystomen, welche schon innerhalb der Kiemenhöhle einer Kaulquappe bei rapidem Wachstum bis zur Geschlechtsreife sich entwickeln, sehr häufig neben dem gewöhnlichen Darminhalt eine sehr schöne Krystallbildung aufzuweisen haben, welche den Harnblasenpolystomen ganz zu fehlen scheint. Sie ist von oktaedrischer Form und prachtvoll rother Farbe, und kann eine Grösse bis zu 0,18 Mm. erreichen (Fig. 4 d). — Die farblosen, säulenförmigen Krystalle mit Zuspitzung an beiden Enden, die wir schon bei den Harnblasenpolystomen angetroffen haben<sup>2)</sup>, kommen auch jenen Kiemenhöhlenpolystomen zu, finden sich aber hier grösser und viel schöner ausgebildet.

In Betreff des Nervensystems, wie des excretorischen Gefässsystems weiss ich meinen älteren Angaben<sup>3)</sup> darüber Nichts wesentliches beizufügen. —

Die Fortpflanzungsorgane, deren genauere Erforschung mir das wichtigste war, muss ich eingehender behandeln.

Das Polystomum integerrimum ist bekanntlich ein Zwitter. — Es besitzt eine Geschlechtskloake (b in Fig. 16), in welche der ductus ejaculatorius (d in Fig. 2 u. in Fig. 16) des Hodens und der Eiergang (q in Fig. 2 u. in Fig. 16) unmittelbar neben einander und zwar jener nach vorn von dem letzteren sich öffnen, wie schon von STIEDA<sup>4)</sup> angegeben worden ist. Die Kloake ist von geringem Umfang und hat eine einfache quergestellte Mündung (a in Fig. 2 u. in Fig. 16), welche etwas nach vorwärts von der Linie der »Seitenwülste« gelegen ist und in geringer Entfernung unterhalb des Schlundkopfes.

Der männliche Geschlechtsapparat besteht aus dem Hoden (c in Fig. 2 u. in Fig. 16) mit zwei Samenleitern, von welchen der eine (d in Fig. 2 u. in Fig. 16) den Samen zur äusseren Geschlechtsöffnung abzuführen hat und an seinem Ende den gekrönten Cirrus trägt, der andere (g in Fig. 2 u. in Fig. 16) aber unmittelbar mit dem Ausführungsgang des Ovariums sich in Verbindung setzt und so eine innere Selbstbefruchtung gestattet.

Was den Hoden betrifft, so habe ich vorzüglich auf Grund der

1) a. a. O. p. 19.

2) vergl. meine frühere Mittheilung a. a. O. p. 19.

3) a. a. O. p. 18, 19 u. 20.

4) a. a. O. p. 665.



Angaben STIEDA's und einer grossen Anzahl von eigenen Durchschnitten, welche ich nach seinem Vorgange ausgeführt, eine bei weitem klarere Anschauung gewonnen, als ich früher gehabt hatte. Ich kann bestätigen, dass der Hoden auf der Bauchseite (vergl. den Querschnitt Fig. 7 c) liegt, dicht unter der Körperhülle, dass er nach vorn nahezu das hintere Ende des Ovariums erreicht, seitlich von demselben sich sogar noch etwas in die Höhe zieht, nach hinten bis zur Haftscheibe, nach beiden Seiten aber bis in die Nähe des Körperendes sich erstreckt. Er ist demnach von sehr beträchtlicher Flächenausdehnung, aber verhältnissmässig nur geringer Dicke und entbehrt durchaus einer scharf gezeichneten Form.

Der Hoden wird zusammengesetzt aus einer grossen Anzahl von Läppchen, welche im allgemeinen von ovaler Form sind, sich aber, wo sie an einander stossen, gegenseitig mehr oder weniger flach gedrückt haben. Die Läppchen sind von weisslicher Farbe und geben, wenn man das Thier mit blossen Auge oder mittelst einer schwachen Vergrösserung untersucht, der Bauchfläche ein eigenthümlich körniges Aussehen. Dieses wird mit der beginnenden Geschlechtsthätigkeit mehr zu einem unregelmässig streifigen. Die Streifen, welche deutlich opalisiren, sind nichts anderes, als die in Büscheln zusammenliegenden Samenfäden.

Gegen das Ende des Eierlegens, wenn die grösste Masse des Samens abgeführt ist, sieht man wie an Stelle der ursprünglich vorhandenen aus kugeligem Samenzellen zusammengesetzten Hodenläppchen nur noch ein System von weiten Hohlräumen übrig geblieben ist, welche in der mannigfachsten Weise unter einander in Verbindung stehen. In den Hohlräumen finden sich noch Büschel von Samenfäden in grösserer oder kleinerer Menge und frei oder an ihren Wandungen festhängend noch einzelne Samenzellen vor (Fig. 9).

Was die Samenzellen betrifft, so habe ich im Wesentlichen nur zu wiederholen, was ich schon in meiner ersten Mittheilung angegeben habe<sup>1)</sup>, dass sie von runder Form und blass sind, eine verhältnissmässig dicke Zellhaut besitzen und einen sehr kleinen runden bläschenförmigen Kern in sich schliessen.

Die Samenfäden sind sehr lang, fadenförmig, und zeigen eine kleine kugelförmige Anschwellung an ihrem vorderen Ende.

Der Samenleiter der zur äusseren Geschlechtsöffnung führt, der eigentliche ductus ejaculatorius (*d* in Fig. 2 und in Fig. 16) des Hodens geht von dessen vorderem Umfang aus und wendet sich,

1) a. a. O. p. 22.



wie STIEDA<sup>1)</sup> sehr richtig angiebt, sofort an die Rückenfläche des Körpers, an welcher er mehr oder weniger geschlängelt eine gute Strecke weit sich hinziehend vorwärts verläuft, um sodann nach der Bauchfläche abbiegend in die Geschlechtskloake auszumünden. — Zur Zeit der geschlechtlichen Thätigkeit ist dieser Gang, falls zwei oder mehrere Thiere zusammen die Harnblase eines Frosches bewohnen, strotzend mit Samenmasse angefüllt und dann schon mit blossem Auge als ein weisser leuchtender Streifen an der Rückenfläche des Thieres zu erkennen. Untersucht man mit schwacher Vergrösserung, so sieht man, wie bei auffallendem Lichte die Samenmasse deutlich opalisirt, bei durchfallendem aber eine bräunliche Färbung zeigt. — Wenn ein Thier einzeln lebt, so findet man immer auffallend wenig Samen in dem ductus ejaculatorius vor.

Das Endstück dieses äusseren Samenleiters verdickt sich zu einem rundlichen, muskulösen Körper, dem Cirrus (*e* in Fig. 46), der auf seiner Wölbung das bekannte Krönchen trägt<sup>2)</sup>. Die 8 Zacken des letzteren sind von eigenthümlicher Krümmung (s. Fig. 40) und an ihrer Basis beweglich unter einander verbunden, so zwar, dass die Spitzen sich genähert oder aber von einander entfernt werden können. Treffend hat schon PAGENSTECHER<sup>3)</sup> den Apparat mit einem Speculum verglichen. — Die dicken Wandungen des Cirrus werden, was bis jetzt übersehen worden zu sein scheint, von einer sehr beträchtlichen Anzahl von Drüsengängen durchsetzt, welche ihren Inhalt in seine Höhlung ergiessen. Die Drüsengänge sind sehr lang und in einzelne Bündel zusammen geordnet. Sie gehen von umfänglichen Zellenhaufen (*f* in Fig. 46) aus, welche der vorderen Fläche des Darmes unmittelbar aufliegen, übrigens etwas schwierig aufzufinden sind, am besten noch, wenn man bei auffallendem Lichte und mit schwacher Vergrösserung untersucht, wobei sie als weissliche Flecken von dem dunklen Hintergrunde des gefüllten Darmes ziemlich deutlich sich abheben. Die Drüsenzellen sind gross und enthalten neben sehr feinkörniger Masse einen kleinen bläschenförmigen Kern mit Kernkörperchen. In den Drüsengängen trifft man matt glänzende Kügelchen in Menge und man kann häufig beobachten, wie solche zwischen den Zackenspitzen des Cirruskrönchens hindurch in die Kloake und von da durch die Geschlechtsöffnung nach aussen sich entleeren.

Ausser dem Samenleiter, welcher den Samen nach aussen ab-

1) a. a. O. p. 666.

2) vergl. meine frühere Mittheilung a. a. O. p. 24 und die dort gegebene Abbildung, Tafel II, Fig. 7.

3) Trematodenlarven und Trematoden, p. 48.

zuführen hat, besitzt der Hoden, wie schon angegeben, noch einen zweiten kürzeren Ausführungsgang (*g* in Fig. 2 u. in Fig. 16), welcher von seinem seitlichen Umfang entspringt, und zwar links, falls das Ovarium in der linken Körperhälfte, rechts, falls jenes in der rechten Körperhälfte liegt. Der betreffende Canal ist weit und verläuft leicht S-förmig gewunden in querer Richtung zu der Stelle, wo der Ausführungsgang des Eierstockes und der gemeinsame Dottergang zusammenmünden. — Ich glaubte früher den Ursprung dieses Canales auf der Rückenfläche des Thieres suchen zu müssen, habe aber schon in meiner ersten Mittheilung<sup>1)</sup> ausgesprochen, dass ich trotz aller Mühe, die ich darauf verwendete, ihn in Wirklichkeit hier nicht hätte finden können. Der Canal entspringt, wie ich jetzt mit Bestimmtheit angeben kann, eben nicht von der Rückenfläche, sondern von dem Hoden selbst und es besteht also gerade für unser Polystomum eine directe innere Verbindung zwischen den männlichen und weiblichen Geschlechtsorganen, welche ich auf meine sonstigen zahlreichen Beobachtungen mich stützend geglaubt hatte für die Trematoden überhaupt schlechterdings ausschliessen zu dürfen. — Es gelingt am leichtesten sich von dem Vorhandensein dieser Verbindung zu überzeugen, wenn man erst gegen das Ende der Eierproduction hin, wo in Folge des massenhaften Verbrauchs von Dotter und Samen eine hinlängliche Aufhellung des Körpers erfolgt ist, die Thiere untersucht. Man kann dann ganz gewöhnlich beobachten, wie beim Auflegen des Deckgläschens unter dem nicht bedeutenden, doch immer abnormen Drucke die aus dem Ovarium nach einander austretenden Ovula, nachdem sie den Ausführungsgang passirt haben, nur selten den naturgemässen Weg verfolgen und in den unter einem scharfen Winkel abbiegenden Canal, der zum Uterus führt, eintreten, wie sie noch seltener in den Dottergang gerathen, dagegen fast immer nach dem hierfür günstiger gelegenen inneren Samenleiter sich wenden und durch diesen in die oben genannten Hohlräume des Hodens gelangen, in welchen sie dann durch die häufig in Menge nachrückenden weiteren Ovula weit nach hinten getrieben werden können.

Den weiblichen Geschlechtsapparat bilden der Eierstock (*h* in Fig. 2 und in Fig. 16) mit seinem Ausführungsgang (*i* in Fig. 16), der Dotterstock mit seinen Gängen (*h'* in Fig. 2 und in Fig. 16), die beiden »Seitenwülste« mit ihren Canälen (*m* u. *m'* in Fig. 2 und in Fig. 16), die Schalendrüse (*p* in Fig. 16), der Uterus (*o* in Fig. 2 und in Fig. 16) und der an diesen sich anschliessende Eiergang (*q* in Fig. 2 und in Fig. 16).

1) a. a. O. p. 20, Anm. 3.



Der Eierstock (*h* in Fig. 2 und in Fig. 16) mit Unrecht »Keimstock« genannt — denn was er erzeugt, ist nicht blos ein Eikeim, sondern das ganze Ovulum — ist von ansehnlicher Grösse und schon mit blossen Auge durch die Körperbedeckungen hindurch deutlich zu erkennen. Er ist im vorderen Drittel des Körpers gelegen in dem Raum, der nach abwärts vom Schlundkopf von den auseinander weichenden Darmschenkeln und deren erster Queranastomose begrenzt wird — ein Raum, der, wie hier gleich beigefügt werden mag, ausser dem Ovarium auch die quer gegeneinander laufenden Ausführungsgänge des Dotterstocks, die Schalendrüse, den Uterus und den Eiergang, sowie den äusseren und den inneren Samenleiter einschliesst. — Der Eierstock liegt immer seitlich, entweder nach der linken oder nach der rechten Körperhälfte. Sein vorderes rundliches Ende ist leicht nach abwärts umgebogen und geht durch eine halsartige Einschnürung in den beträchtlich stärkeren Körper über. Er enthält, wie schon STIEDA<sup>1)</sup> an giebt, eine centrale Höhlung, welche der Länge nach verläuft<sup>2)</sup>. — Das vordere rundliche Ende des Ovariums ist die eigentliche Bildungsstätte der Eizellen. Man findet hier dicht gedrängt und in gemeinsamer äusserst feinkörniger Masse liegend sehr kleine helle, bläschenförmige Kerne mit Kernkörperchen — die jüngsten Keimbläschen und Keimflecke. Bald theilt sich die feinkörnige Masse, welche jene umgiebt, ab, das einzelne Keimbläschen erhält seinen Dotter und eine umhüllende Membran — die Dotterhaut. — Die fertigen Eizellen, welche frei vollkommen kuglig sind, zeigen, so lange sie in dem Eierstock noch fest verpackt liegen, eine durch den gegenseitigen Druck bedingte eigenthümlich keilförmige Gestalt (Fig. 20), wie STIEDA<sup>3)</sup> und ED. VAN BENEDEN<sup>4)</sup> schon bemerkt und abgebildet haben.

Das freie ausgebildete Ovulum (Fig. 21) misst im Durchmesser durchschnittlich 0,06 Mm., das Keimbläschen, das von ovaler Form ist, im langen Durchmesser 0,042 Mm., im kurzen 0,03 Mm., der Keimfleck 0,016 Mm. — Das Ovulum besitzt ganz entschieden eine Dotterhaut, wie ich schon in meiner ersten Mittheilung<sup>5)</sup> angegeben habe und gegen STIEDA<sup>6)</sup> und ED. VAN BENEDEN<sup>7)</sup>, welche beide

1) a. a. O. p. 667.

2) ED. VAN BENEDEN erklärt diese Höhlung irrthümlicher Weise für eine centrale protoplasmatische Masse, eine Art Rhachis, welcher die Eizellen aufsitzen sollen (a. a. O. p. 35).

3) a. a. O. p. 667 und Fig. 40 auf Tafel XV.

4) a. a. O. p. 35 und Fig. 9 u. 10 auf Tafel II.

5) a. a. O. p. 5 u. p. 20.

6) a. a. O. p. 667.

7) a. a. O. p. 35.



die Anwesenheit einer solchen verneinen, festhalten muss. Die Haut ist deutlich doppelcontourirt, glashell, structurlos und sehr elastisch. Es ist nicht schwierig sie an den Eizellen, noch ehe diese den Eierstock verlassen haben, oder währenddem sie einzeln den Ausführungsgang passiren, zu erkennen, gelingt aber mit grösster Leichtigkeit dann, wenn man Gelegenheit hat die Ovula frei zu untersuchen. Dazu kann man etwa durch vorsichtiges Zerquetschen des Thieres kommen, doch ist dies immer eine unsichere Sache; viel besser dadurch, dass man gegen Ende des Eierlegens ein Polystomum ungefähr in der Mitte seiner Länge quer durchschneidet und dann mit einem Deckgläschen belastet. Wie oben<sup>1)</sup> schon angegeben, gelangen dabei die nacheinander aus dem Eierstock durch dessen Ausführungsgang austretenden Ovula ganz gewöhnlich in den inneren Samenleiter und durch diesen nach hinten in die nahezu geleerten weiten Räume des Hodens, jetzt aber, da die letzteren durch den Schnitt geöffnet sind, hinaus ins Freie. Nur sehr kurze Zeit bleiben hier die Ovula unverändert und bald macht sich die Wirkung der Endosmose in einer sehr auffallenden Weise bemerkbar. Die Umhüllungsmembran beginnt sich von der feinkörnigen Dottermasse abzuheben und entfernt sich mehr und mehr, zuletzt ganz beträchtlich von derselben. Der Keimfleck wird allmählig blasser und zerfliesst, ohne eine Spur zu hinterlassen. Das Keimbläschen dagegen bleibt, wenn es auch ziemlich an Grösse zunimmt, bestehen und wird schliesslich, wenn die Umhüllungsmembran der Eizelle eine bestimmte Ausdehnung erreicht hat und nun platzt, zusammen mit der inzwischen stark aufgehellten Dottermasse ausgetrieben<sup>2)</sup>.

Von dem unteren Ende des Eierstocks geht der Ausführungsgang ab, welcher nach kurzem Verlauf mit dem Dottergang und dem innern Samenleiter in Verbindung tritt.

Der Dotterstock ist mächtig entwickelt. Er reicht von der Höhe des Schlundkopfes abwärts durch die ganze Länge des Körpers und greift noch auf die Haftscheibe hinüber. Er liegt, soweit er dem eigentlichen Körper des Thieres angehört, an der Rückenfläche zwischen Darm und allgemeiner Bedeckung, füllt aber auch noch die Zwischenräume, die zwischen den beiden Darmschenkeln und ihren queren Anastomosen, sowie zwischen den Darmschenkeln und deren seitlichen

1) p. 245.

2) Den hier geschilderten Vorgang scheint auch ED. VAN BENEDEN gesehen, jedoch unrichtig aufgefasst und dargestellt zu haben. So glaube ich wenigstens die Abbildungen, welche er in Fig. 12 der Tafel II giebt und welche nach ihm gerade den Mangel einer Umhüllungsmembran der Eizelle beweisen sollen, deuten zu müssen.

Ausstülpungen übrig bleiben (vergl. die beiden Querschnitte Fig. 6 und Fig. 7 *k*). Er ist von milchweisser Farbe und verdeckt zur Zeit seiner höchsten Entwicklung den Darm fast vollständig, so dass von dem letzteren, selbst wenn er strotzend gefüllt, nicht viel mehr sichtbar ist, als die äussersten Enden der seitlichen Aussackungen. Nur die Gegend des Eierstockes bleibt frei, und es kann dieser auch vom Rücken her jederzeit ganz deutlich unterschieden werden. Auf die Haftscheibe übergehend, treten die Dotterstockslappen an die Bauchseite und verdecken also hier die Verästelungen des Darmes bei der vorderen Ansicht (*k* in Fig. 2). — Der Dotterstock ergiesst seinen Inhalt, die körnigen Dotterzellen, in zwei Ausführungsgänge, welche vom Kopfe nach abwärts, und zwei andere, welche in entgegengesetzter Richtung von dem hinteren Körperende nach aufwärts verlaufen. Diese Ausführungsgänge sind weit und liegen unmittelbar den beiden Darmschenkeln auf<sup>1)</sup>. Die von vorn und von hinten her gegen einander laufenden Gänge jeder Seite kommen etwa auf der Höhe vom unteren Ende des Ovariums einander ziemlich nahe, verbinden sich aber auf der Rückenfläche noch nicht. Sie biegen vielmehr, den äusseren Umfang des Darmes umgehend, auf dessen vordere Fläche über und vereinigen sich nun erst, indem sie nach kurzem weiterem Verlauf aufeinander treffen, zu einem einfachen Canal (*k'* in Fig. 2 und in Fig. 16), der alsdann mit dem ihm entgegenkommenden Canal der anderen Seite zusammen einen nur ganz kurzen unpaaren (*l* in Fig. 16) Dottergang bildet.

An der Stelle, wo die beiden der vorderen Abtheilung des Dotterstockes angehörenden Ausführungsgänge auf die Bauchfläche des Darmes übertreten, nehmen sie die von den »Seitenwülsten« herunterkommenden Canäle in sich auf. Von diesen Seitenwülsten (*m* in Fig. 2 u. in Fig. 16) habe ich früher schon im Allgemeinen vermuthet<sup>2)</sup>, dass sie dem Geschlechtsapparat angehören. Ich kann jetzt mit Bestimmtheit sagen, dass sie die weiblichen Begattungsorgane darstellen. Sie stehen ziemlich nach vorn und so, dass eine Linie, welche man sich durch die beiden gezogen denkt, nur in geringer Entfernung unterhalb der äusseren Geschlechtsöffnung verläuft. Sie haben eine eigenthümlich höckerige oder warzenförmige Oberfläche. Jeder der beiden Wülste trägt 20—30 und mehr kleine rundliche Höcker, welche

1) Die Ausführungsgänge sind so in der Masse der Dotterstockslappen versteckt, dass sie für gewöhnlich in ihrem Verlauf nicht zu erkennen sind. Sie zeigen sich aber, vorzüglich die hinteren, meistens deutlich, wenn einmal die Eierproduction einige Tage gedauert und durch den starken Verbrauch von Dottermasse der Stock selbst sich hinlänglich geleert hat.

2) Vergl. meine frühere Mittheilung a. a. O. p. 22.



in vier oder fünf parallelen Längsreihen stehen und durchbohrt sind. Die Höcker bilden die hervorspringenden Mündungen von eben so vielen kurzen Schläuchen, welche den Wulst durchsetzen und in einen gemeinsamen nach abwärts führenden Canal sich öffnen (*m'* in Fig. 2 u. 16). Dieser Canal wendet sich alsbald nach der Bauchfläche und verläuft, dem Darm unmittelbar aufliegend, schräg nach abwärts, um, wie oben schon angegeben worden ist, in den Ausführungsgang der vorderen Dotterstocksparte, da wo dieser, von der Rückenfläche herkommend, an die Bauchfläche getreten ist, einzumünden. Der Canal ist in seiner oberen Hälfte verhältnissmässig weit, in der unteren dagegen stark verengt. — Zur Zeit der Eierproduction findet man, vorausgesetzt, dass mehrere Thiere beisammen wohnen und sich begattet haben, die beiden Canäle ihrer Seitenwülste strotzend mit Samen gefüllt. Sie sind dann schon mit blossem Auge deutlich zu erkennen als zwei weisse leuchtende Streifen, die sich scharf abheben von dem dunklen Grunde des gefüllten Darmes, noch besser bei einer etwa sechsfachen Loupenvergrösserung, wobei das Opalisiren des hin und her wogenden Inhaltes, eben der Samenmasse, auf das schönste hervortritt und einen höchst eigenthümlichen Anblick gewährt. — Bei den einzeln in der Harnblase eines Frosches lebenden Thieren findet man die Canäle weniger leicht, doch enthalten sie merkwürdiger Weise auch bei diesen gewöhnlich eine geringe Menge von Samen.

Der Samen vermengt sich also, wie aus dem Mitgetheilten hervorgeht, bei unserem Polystomum mit den Nahrungsdotterzellen und gelangt so erst an die aus dem Ovarium austretenden Ovula, während sonst bei den Trematoden Samen und Dotter bis zum Zusammentreffen mit den Eizellen selbst gesondert bleiben <sup>1)</sup>.

Der Ausführungsgang des Ovariums biegt, nachdem er mit dem inneren Samenleiter und dem kurzen unpaaren Dottergang sich vereinigt hat, unter einem Winkel ab und verläuft in querer (*n* in Fig. 2 und in Fig. 16) Richtung und in nicht unbeträchtlicher Länge sich fortsetzend <sup>2)</sup> hinüber nach der anderen Körperseite, also nach der rechten, wenn das Ovarium links liegt, nach der linken, wenn es rechts liegt.

1) Ich darf vielleicht hier als Anmerkung beifügen, dass auch bei *Diplozoon paradoxum* ein, doch wieder in anderer Art, abweichendes Verhalten vorkommt, und der Canal, welcher den Samen des einen Thieres zu dem Ausführungsgang vom Ovarium des anderen Thieres zu leiten hat, auf seinem Wege dahin den Dottergang des letzteren durchsetzt — ein Verhalten, auf welches ich in einer Arbeit über die Anatomie dieses merkwürdigen Thieres, die ich beinahe fertig habe, näher eingehen werde.

2) Es scheint mir übersichtlicher einfach von einer Fortsetzung des Ausführungsganges des Ovariums zu sprechen und nicht wieder einen besonderen



Am Ende seines Verlaufes nimmt er die in grosser Menge vorhandenen Ausführungsgänge der Schalendrüsenzellen (*p* in Fig. 46) auf. Diese letzteren bilden kein geschlossenes Organ, sondern liegen in einem grossen unordentlichen Haufen hauptsächlich zur Seite und abwärts vom Eierstock. Die Zellen sind gross, von etwas unregelmässiger Form und enthalten neben einem hellen bläschenförmigen Kern mit verhältnissmässig grossem Kernkörperchen eine sehr feinkörnige Masse, die bei durchfallendem Licht eine bräunliche, bei auffallendem eine weissliche Farbe zeigt. Die Ausführungsgänge sind von ungewöhnlicher Länge <sup>1)</sup>.

Nachdem die letzteren in den Ausführungsgang des Ovariums eingetreten sind, erweitert sich dieser plötzlich zu einem Hohlraum (*o* in Fig. 2 und in Fig. 46), der genau begrenzt, nach vorwärts wie rückwärts verschliessbar und sehr kräftiger peristaltischer Contractionen fähig ist. Er enthält eben den erforderlichen Raum zur Herstellung eines einzelnen Eies und kann als ein wirklicher Uterus betrachtet werden.

Auf ihn folgt in unmittelbarer Fortsetzung der Eierleiter (*q* in Fig. 2 und in Fig. 46), der in mehrfachen Windungen nach vorwärts zur äusseren Geschlechtsöffnung zieht und je nach der verschiedenen Grösse des Thieres von verschiedener Länge ist, in kleinen Polystomen nur einige wenige Eier, in grossen bis zu 80 und mehr zu fassen vermag.

Am Ende des Eierleiters findet sich noch ein besonderer Beachtung werthes kleines Körperchen (*r* in Fig. 46) von rundlicher Gestalt, das eine grössere Anzahl kleiner Hohlräume in sich schliesst und dadurch ein etwa schwammartiges Aussehen erhält. Ob das Körperchen den Eiergang gegen die Geschlechtskloake abschliesst und die Eier bei ihrem Austritt durch dasselbe hindurchdringen müssen, oder ob es wandständig sitzt und die Eier nur an ihm vorbeipassiren, ist mir nicht möglich gewesen festzustellen.

Canal anzunehmen, der aus der Vereinigung des Ausführungsganges des Ovariums, des Dotterganges und des inneren Samenleiters hervorgegangen wäre, und diesen etwa als »gemeinschaftlichen Canal« zu bezeichnen, wie ich in meiner ersten Mittheilung (p. 24) gethan habe, oder als »Keimdottergang«, wie ihn STIEDA, der den inneren Samenleiter nicht kannte, genannt hat (a. a. O. p. 668).

1) STIEDA hat die Zellen mit ihren Ausführungsgängen als die Schalendrüse bildend erkannt, während ich selbst früher irriger Weise die langen Ausführungsgänge für Muskelfasern gehalten hatte.

Zeit der geschlechtlichen Thätigkeit. Gegenseitige Begattung. Selbstbefruchtung. Bildung der Eier. Dauer der Eierproduction. Ablegen der Eier.

Was die Zeit betrifft, in welcher die Eierproduction stattfindet, so habe ich hier eine wesentliche Berichtigung meiner früheren Angaben zu machen. Ich hatte gesagt<sup>1)</sup>, dass bei *Polystomum integerrimum* die Eierbildung nur während des Winters vor sich gehe, und zwar dass sie gegen Ende des December beginnen möge und während der folgenden Monate fort dauere bis März oder April, in der übrigen Zeit des Jahres aber völlig cessire. Davon ist nun so viel richtig, dass von Anfang des Winters — etwa von Ende November — an die Fortpflanzungsorgane der Harnblasenpolystomen sich in einem solchen Zustand befinden, dass der Beginn der geschlechtlichen Thätigkeit in aller kürzester Zeit erfolgen kann und mit Sicherheit auch erfolgt, sobald die den Parasiten beherbergenden Thiere in die Wärme gebracht werden.

Unter naturgemässen Verhältnissen aber, bei welchen die Frösche durch den Winter hindurch in ihren kalten Verstecken bleiben, beginnt die Geschlechtsthätigkeit und die Eierproduction ihrer Polystomen immer erst mit dem Frühjahr, zu der gleichen Zeit, da jene aus ihrem Winterschlaf erwachen und ihrerseits sofort zur Paarung sich anschicken. So findet man denn bis zum März und sogar bis zum April, falls die Kälte so lange andauert, wenn man die Frösche ganz unmittelbar, wie sie aus ihren Verstecken von draussen geholt worden sind<sup>2)</sup>, auf Polystomen untersucht, niemals schon fertige Eier in diesen. Bringt man aber die Frösche in einen erwärmten Raum, am einfachsten die geheizte Wohnstube, so wird man, ob dies früher oder später im Winter geschehen mag, immer schon nach kurzer Zeit Eier in dem Eiergang ihrer Polystomen und bald auch in das Wasser abgelegte Eier antreffen. Wenn man sehr frühzeitig, schon zu Ende November oder Anfang December seine Versuche beginnt, so dauert es allerdings etwas länger, vielleicht 3 — 4 Tage und mehr, bis die Eierbildung in Gang

1) a. a. O. p. 2.

2) Die Frösche aus ihren Winterverstecken zu holen hat seine Schwierigkeiten. Ich habe mir deshalb in den letzten Jahren die Sache dadurch erleichtert, dass ich mir im October, um welche Zeit die Frösche sich an bestimmten Orten zusammenfinden, um gemeinsam ihre Winterquartiere zu beziehen, eine grössere Anzahl von solchen verschaffte und sie in einem oder zwei Fischkasten eingeschlossen in einem kleinen Gartenbassin überwinterte. Die Frösche befanden sich so unter Verhältnissen, welche im Wesentlichen naturgemässe genannt werden dürfen, und ich konnte während des folgenden Winters zu jeder Zeit meine Thiere holen, wie ich sie gerade bedurfte.



kommt. Aber vom Januar an kann man fast mit Sicherheit darauf rechnen, schon 6—8 Stunden, nachdem die Frösche in die warme Stube versetzt worden sind, Eier in dem Eiergang ihrer Polystomen, und schon nach 14—20 Stunden abgelegte Eier und zwar gewöhnlich bereits in grosser Menge auf dem Boden der Gefässe vorzufinden. — Auch scheint mir nicht ohne Einfluss zu sein, ob die Polystomen zu mehreren die Harnblase eines Frosches bewohnen, oder ob sie einzeln leben, ob also eine Begattung möglich ist oder nicht, und im ersten Fall die Eierbildung etwas früher zu beginnen als im zweiten.

Die Begattung der Polystomen lässt sich ohne besondere Schwierigkeit beobachten, am besten, wie mir scheinen will, etwa 16—18 Stunden nachdem man die Frösche in die warme Stube gebracht hat, um welche Zeit, falls jene mit Polystomen behaftet sind, gewöhnlich schon eine beträchtliche Anzahl von abgelegten Eiern auf dem Boden des Gefässes zu finden ist. Man tödtet, um die Beobachtung zu machen, den Frosch, schneidet die Harnblase aus und bringt diese mit ihren In-sassen in ein mit Wasser gefülltes Uhrgläschen. Hier öffnet man vorsichtig die Blase, schlägt sie auseinander und sieht nun ruhig zu, am zweckmässigsten, indem man eine schwache Loupenvergrösserung anwendet. Wenn es sich günstig trifft, so kann man beobachten, wie innerhalb einer Stunde vielleicht 20 Mal die Begattung zwischen zwei Thieren stattfindet. Die beiden Polystomen, welche dabei mit den Saugnäpfen und den Haken und Häkchen ihrer Haftscheibe fest angeheftet sitzen bleiben, bewegen sich mit ihren freien Körpern lebhaft hin und her und betasten sich vielfach mit den Kopfsenden. Plötzlich saugt sich dann eines der Thiere an der Rückenfläche des anderen mittelst seines Mundnapfes an und zwar indem es diesen zwischen den beiden »Seitenwülsten« aufsetzt, drückt seine äussere Geschlechtsöffnung gegen den einen der Seitenwülste und häkelt sich hier mittelst des Krönchens seines Cirrus fest, wobei es dasselbe in eine der zahlreichen Mündungen des Seitenwulstes einführt. Das auf solche Weise gefasste Thier wendet sich nun seines Theils gegen seinen Genossen, saugt sich ganz in der gleichen Art an dessen Rückenfläche an, setzt seine äussere Geschlechtsöffnung, resp. seinen Cirrus auf den entsprechenden Seitenwulst desselben auf und häkelt sich fest. In solcher gegenseitiger Vereinigung (Fig. 15) verharren die Thiere gewöhnlich  $\frac{1}{4}$ — $\frac{1}{2}$  Minute lang und führen dabei beständig kurze rüttelnde Bewegungen aus. Dann lassen sie los, erst mit dem Mundnapf, darnach mit dem Cirrus, um nach kurzer Zeit das Spiel von Neuem zu beginnen. Dazwischen legen sie Eier ab in grösserer oder geringerer Anzahl.

Eine Selbstbegattung der einzeln lebenden Thiere wollte mir



früher fast undenkbar erscheinen, da der Cirrus von den weiblichen Begattungsorganen, den »Seitenwülsten« beträchtlich entfernt ist und nur in ganz beschränkter Weise vorgestreckt werden kann. Ich suchte mir die sonderbare Erscheinung, dass man bei einzeln lebenden Thieren eine geringe Menge von Samen in den Canälen der Seitenwülste antrifft (vergl. oben p. 249), durch die Annahme zu erklären, dass beim Beginn der Geschlechtsthätigkeit etwa der erste aus dem inneren Samenleiter austretende Samen nach den noch leeren oder nur schwach gefüllten Ausführungsgängen der Dotterstöcke und von diesen aus in die Canäle der Seitenwülste vordringen möge. Ich habe aber dafür doch auch keinen Beweis und wüsste nicht zu sagen, warum dann dieser Samen nicht in kürzester Zeit aufgebraucht sein sollte. Darum möchte ich die Möglichkeit einer Selbstbegattung nicht mehr geradezu bestreiten und diese vielleicht in der Art als denkbar annehmen, dass das Thier, welches beim Ablegen seiner Eier den Vorderleib durch die eng anschliessende Harnblasenöffnung hindurchdrängen muss, dabei seinen platten Körper von den Seiten her zusammenrolle, eben damit aber die Seitenwülste in die nächste Nähe seiner äusseren Geschlechtsöffnung bringen und so ein Einführen seines Cirruskrönchens in eine der Mündungen des einen oder anderen Seitenwulstes möglich machen würde. Jedenfalls aber darf, falls eine Selbstbegattung wirklich vorkommt, aus dem Umstand, dass eben immer nur sehr geringe Mengen von Samen sowohl in den Canälen der Seitenwülste, wie auch in dem zur äusseren Geschlechtsöffnung führenden ductus ejaculatorius des Hodens bei solchen einzeln lebenden Polystomen zu finden sind, der Schluss gezogen werden, dass die Selbstbegattung nur selten und unvollkommen erfolge.

Sicher ist bei diesen einzeln lebenden Thieren eine Selbstbefruchtung, welche einfach mittelst Zuleitung des Samens durch den inneren Samenleiter (*g* in Fig. 2 und in Fig. 46) direct zu den Eizellen, wie sie aus dem Ovarium austreten, geschieht.

Ob aber die Befruchtung des Ovulums in Folge gegenseitiger Begattung oder in Folge von Selbstbefruchtung erfolgt ist, die Bildung des Eies findet in der gleichen Weise statt. Sie ist leicht zu beobachten. Ein Ovulum tritt aus dem Eierstock aus und gelangt an der Stelle, wo der innere Samenleiter und der gemeinsame Dottergang einmünden, vorbeipassirend durch den gestreckten Ausführungsgang des Eierstockes in die Uterushöhle hinein, alsbald gefolgt von einer bestimmten Menge von Nahrungsdotterzellen mit untermischten Samenfäden. In dem Uterus wird durch die kräftigen peristaltischen Contractionen, die dieser ausführt, die ganze eingetretene Masse einige Zeit

lang hin und her getrieben und dabei das Ovulum, welches anfänglich das vordere Ende der Dotterzellenmasse einnahm, mehr und mehr von den letzteren umschlossen. Zuletzt bleibt es in der hinteren Hälfte des Eies liegen<sup>1)</sup>. Während dies geschieht, lagert sich im Umfang auch die Schalenmasse ab, anfangs noch weich, so dass sie überall den Zusammenziehungen und Erweiterungen der Uteruswandung folgt, dann aber allmähig erhärtend und schliesslich vollständig starr werdend. Ist das Ei fertig, so wird es aus dem Uterus ausgetrieben, um für die Bildung eines nachfolgenden Platz zu machen. Noch farblos tritt es in den Eierleiter über und wird in diesem durch die Contractionen der Wandungen, wie das Nachrücken weiterer Eier, indem es zu gleicher Zeit eine ganz blasse, allmähig aber immer intensiver werdende gelbe Färbung annimmt, mehr und mehr vorgeschoben bis in die Geschlechtskloake und schliesslich durch die äussere Geschlechtsöffnung geboren.

Die Dauer der Eierproduction beträgt, wenn die Frösche in der geheizten Wohnstube gehalten werden, durchschnittlich 6—8 Tage. Wenn sie im Freien sich befinden, ist sie ohne Zweifel länger, wird aber 2—3 Wochen wohl kaum überschreiten.

Nach dieser Zeit hört die Eierproduction bei den Harnblasenpolystomen völlig auf, um erst mit dem nächsten Frühjahr, eventuell — künstlich eingeleitet — auch schon im Winter wieder in Gang zu kommen<sup>2)</sup>.

Wie es nur eine scheinbare Abweichung ist, wenn bei Polystomen jüngerer Frösche noch im Mai und Juni Eier im Eiergang gefunden werden, habe ich schon in meiner ersten Mittheilung<sup>3)</sup> gezeigt.

1) Ein Zerfallen der Nahrungsdotterzellen, wie ED. VAN BENEDEN annimmt (a. a. O. p. 37) und abbildet (Tafel II, Fig. 45), findet dabei nicht statt.

2) Aus der gegebenen Darstellung geht hervor, dass zwischen *Polystomum integerrimum* und *Diplozoon paradoxum* keineswegs eine in der Art wesentliche Verschiedenheit hinsichtlich der Zeit der Eierproduction besteht, wie ich früher glaubte annehmen zu sollen (a. a. O. p. 2). — Beide haben eine Zeit der Ruhe, während welcher die Eierproduction pausirt. Diese Zeit ist bei *Polystomum integerr.* eine sehr bedeutend längere als bei *Diplozoon*. Aber übereinstimmend für beide ist es die Wärme, unter naturgemässen Verhältnissen die Wärme des Frühjahrs, unter künstlichen die der Wohnstube, welche den Wiederbeginn der geschlechtlichen Thätigkeit einleitet (vgl. auch meine »Untersuchungen über die Entwickl. des *Diplozoon parad.*« in Band XXII dieser Zeitschrift p. 469). — Zwischen *Polystomum ocellatum* und *Diplozoon paradoxum* scheint mir nahezu vollkommene Uebereinstimmung hinsichtlich der Zeit und Dauer der Eierproduction zu bestehen.

3) a. a. O. p. 3. Indem ich hierauf verweise, möchte ich mir nur noch erlauben die Bemerkung beizufügen, dass dort in Zeile 42 durch das Ausfallen der Worte »im April« hinter »schon« der betreffende Satz nahezu unverständlich geworden ist.

Ein anderes ist es mit denjenigen Polystomen, welche noch innerhalb der Kiemenhöhle der Kaulquappen geschlechtsreif werden. Es scheint mir aber passender, hier nicht näher auf die eigenthümlichen Verhältnisse einzugehen, sondern erst weiter unten im Zusammenhang mit der Darlegung der Abänderungen, welche sich für die Bildung der Fortpflanzungsorgane jener Kiemenhöhlenpolystome ergeben.

Die Zahl der Eier, welche ein Harnblasenpolystomum erzeugt, ist noch beträchtlich grösser als ich früher angenommen hatte und mag schon bei nur mittelgrossen Thieren leicht 1500 erreichen.

Was die Art und Weise betrifft, wie das Polystomum seine Eier in das Wasser bringt, so ist sicher, dass dieses dabei seinen Vorderleib mit der äusseren Geschlechtsöffnung durch die Harnblasenmündung hindurch drängt und nahe bis zum After des Frosches streckt, aber nicht durch die Afteröffnung hinaus. Man kann jedoch, wenn man aus den abgelegten Eiern, die man findet, von der Anwesenheit von Polystomen in der Harnblase eines Frosches sich überzeugt hat, sehr gewöhnlich durch einen leichten Fingerdruck auf die Unterbauchgegend den Kopf von einem, unter Umständen wohl auch von zweien und mehreren Polystomen durch die Afteröffnung hindurchpressen, wobei fast immer ein Erbrechen der Thiere von einem Theil ihres Darminhaltes erfolgt. Oder man kann auch, wenn etwa der durch das Festhalten geängstigte Frosch plötzlich einen kräftigen Urinstrahl von sich schießt, sehen, wie mit diesem das Polystomum vielleicht bis nahe zu seiner Haftscheibe, mit welcher es festsitzt, durch die Afteröffnung hinausgeschleudert wird. Ein solches Polystomum wird dann kaum mehr vermögen sich in die Harnblase zurückzuziehen und vermuthlich zu Grunde gehen<sup>1)</sup>.

### Das fertige Ei und die embryonale Entwicklung.

Ueber das Ei<sup>2)</sup> selbst, seine Form und Zusammensetzung habe ich meinen früheren Angaben<sup>3)</sup> Nichts von grösserer Bedeutung beizufügen.

1) Diese Erklärung möchte wohl auch auf den einen von mir beobachteten und auf p. 4 meiner früheren Untersuchungen mitgetheilten Fall ihre Anwendung finden.

2) Schon in meiner ersten Mittheilung (a. a. O. p. 4) habe ich ein Verfahren angegeben, wie man auf einfache Weise Polystomumeier in beliebiger Menge sich verschaffen kann. Ich habe dieses Verfahren noch etwas verbessert und glaube einige Worte darüber hier beifügen zu dürfen. Die Frösche, welche man in den Wintermonaten oder auch noch im ersten Frühjahr während der Paarungszeit sich frisch verschaffen muss, werden einzeln in gläserne Gefässe, die mit einer verhält-



Doch dürfte noch Erwähnung finden, dass der Deckel schon an dem frisch abgelegten Ei mehr oder weniger deutlich gesehen werden kann, dass es dagegen sehr schwierig, und mir erst, als ich das Ei mit sehr verdünnter Essigsäure behandelte und dann vorsichtig zerdrückte, gelungen ist, einzelne Samenfäden theils dem Ovulum anklebend, theils zwischen den Dotterzellen liegend aufzufinden, — während in dem Ei von *Polystomum ocellatum* die Samenfäden bei der ersten flüchtigen Betrachtung sofort in die Augen fallen müssen.

Schon in meiner ersten Arbeit<sup>1)</sup> habe ich angegeben und kann hier nur wiederholen, dass das Ovulum in dem frisch abgelegten Ei der älteren Harnblasenpolystomen immer noch durchaus unentwickelt gefunden wird und Dotterhaut, Dotter, Keimbläschen und Keimfleck auf das Deutlichste erkennen lässt (vergl. Fig. 24).

Die ersten Vorgänge der Entwicklung aber waren mir dunkel geblieben. Jetzt kann ich über einige höchst eigenthümliche Beobachtungen, welche sich hierauf beziehen, Mittheilung machen — Beobachtungen, welche theilweise in der That so absonderlich und von dem, was wir sonst von der Sache wissen, abweichend sind, dass ich wohl Bedenken tragen würde sie zu veröffentlichen, wenn ich mich dabei nicht auf die Untersuchung von Tausenden von Eiern stützen könnte und nicht bei der genauesten, bei jeder Gelegenheit wiederholten Nachprüfung immer und immer die gleichen Veränderungen gefunden und mich von der Richtigkeit des Gesehenen überzeugt haben würde. Ich beschränke mich hier einfach wiederzugeben, was ich ge-

nismässig geringen Menge Wasser gefüllt sind, und so in die warme Stube gebracht. Diejenigen Frösche, in deren Gläsern nach einigen Tagen keine abgelegten Polystomumeier gefunden werden, können als frei von dem Parasiten betrachtet und ausgeschieden werden. Den mit Polystomen behafteten aber wird täglich frisches Wasser gegeben und dieses je nach 24 Stunden, oder nach Umständen auch früher, unter Umschütteln in eine grössere porzellanene Abdampfschale ausgegossen. Man fasst dann die Schale am Rande und bringt durch leichtes Rütteln das Wasser in eine rotirende Bewegung. Dadurch werden die Eier auf dem Grunde der Schale in ein Häufchen zusammengetrieben und können nun mittelst einer Pipette herausgezogen und entweder sogleich oder besser, nachdem sie zuvor noch einmal in frisches Wasser gebracht und abgespült worden sind, in ein Uhrgläschen umgesetzt werden. Letzteres ist dann in angemessener Weise bedeckt zu halten und dadurch das Wasser gegen Verdunstung, sowie gegen das Einfallen von Staub zu schützen. — Man kann so ganz wohl mehrere Tausend Eier in einem einzigen Uhrgläschen unterbringen. Sie werden, ohne dass von jetzt an das Wasser noch einmal zu erneuern oder sonst eine besondere Vorsicht zu beobachten wäre, fast alle zur Entwicklung kommen.

3) a. a. O. p. 5.

4) a. a. O., p. 5.

funden habe und unterlasse es, daran irgend welche weitere Betrachtungen oder allgemeinere Folgerungen anzuschliessen. Ich möchte aber recht dringend dazu auffordern, dass auch andere Forscher diese ersten Entwicklungsvorgänge im Ei des Polystomum zum Gegenstand ihrer Untersuchungen machen mögen, überzeugt, dass hier namentlich bei verbesserter Methode noch wichtige Aufschlüsse zu gewinnen sein werden.

In Betreff der von mir angewandten Untersuchungsmethode habe ich Einiges vorzuschicken. In dem unversehrten Ei ist es wohl unmöglich, die ersten Vorgänge der Entwicklung genauer zu verfolgen, weil das Ovulum zwischen den körnerreichen, mehr oder weniger undurchsichtigen Zellen des Nahrungsdotters versteckt, der unmittelbaren Beobachtung zu wenig zugänglich ist. Bei Versuchen aber, dasselbe durch Zerdrücken der Eischale einfach unter Wasser frei zu machen, wird es, wenn dies auch noch so vorsichtig geschehen mag, regelmässig zerquetscht. Dagegen gelingt es recht gut, durch kurzes Einlegen der Eier in stark verdünnte Essigsäure (1 Theil ac. acet. dil. der Pharmakopöe auf 15—20 Theile Wasser) das Ovulum so zu erhärten, dass es, wenn man jetzt bei genügendem Zusatz von Flüssigkeit und Zwischenschieben eines Haares die Eischale sprengt, fast immer unverletzt zu Tage tritt. Die Dottermasse wird durch die Einwirkung der Essigsäure getrübt und die Eizelle bekommt in Folge davon eine milchweisse, bei durchfallendem Licht bräunliche Färbung, wie dies durch die noch geschlossene Eischale hindurch schon zu erkennen ist. Keimbläschen und Keimfleck bleiben dabei vollkommen deutlich. — In der angegebenen Weise behandelte ich meine Polystomumeier unmittelbar nach dem Ablagen und während der ersten Stunden nach demselben. — Später machte ich auch Versuche mit Osmiumsäure.

Schon sehr früh, nachdem das Ei abgelegt worden ist, beginnt bei genügender Wärme die Entwicklung des Ovulums. Die erste Veränderung, welche ich bemerken konnte, betrifft den Dotter. Ein Theil desselben verdichtet sich und bildet eine nach aussen undeutlich sich abgrenzende kugelförmige Masse. Diese drängt von der betreffenden Seite her die Wandung des Keimbläschens ganz beträchtlich nach einwärts, so dass dasselbe im Schnitt mehr oder weniger halbmondförmig erscheint (vergl. Fig. 22), und schiebt das Keimbläschen mitsammt dem Keimfleck an die Peripherie. An dem letzteren erkennt man das Austreten von einem oder mehreren wasserhellen Tröpfchen<sup>1)</sup> (vergl. Fig. 22). Nun werden Keimbläschen und Keimfleck undeutlich und verschwinden, indem sie an ihrer Stelle zunächst eine völlig homogene lichte

1) Diese Erscheinung dürfte vielleicht nur Folge der Einwirkung der Essigsäure sein.



Masse zurücklassen. Diese scheint sich zu vertheilen und das Aussehen der Eizelle wird ein gleichmässig körniges<sup>1)</sup>, wenn auch mit einiger Andeutung einer Strahlenbildung. — Die Gestalt der ursprünglich kugligen Zelle ist um diese Zeit eine in auffallender Weise niedergedrückte geworden (Fig. 23).

Bald aber tritt im Mittelpunkt der Eizelle von Neuem ein kugelförmiges Körperchen auf, das etwas kleiner ist und stärker contourirt erscheint, als der Keimfleck gewesen war und von dem ich annehmen muss, dass es aus der Verschmelzung von zwei ungefähr 0,04 Mm. grossen Körperchen, welche in beträchtlicher Entfernung von einander entstanden (Fig. 24), sich entgegenkommen und vereinigen (Fig. 25), hervorgegangen ist, so wie dies AUERBACH<sup>2)</sup> und BÜTSCHLI<sup>3)</sup> für die von ihnen untersuchten Nematodeneier nachgewiesen haben.

Ueber die Umwandlungen des in der Eizelle neugebildeten Körperchens weiss ich keine Angaben zu machen. Nach Kurzem ist es nicht mehr zu erkennen, und statt seiner sehen wir ganz nahe der Peripherie und durch die Länge eines grössten Durchmessers von einander getrennt zwei kleine Häufchen von bläschenförmigen Kernen mit Kernkörperchen auftreten. Diese sind anfänglich von sehr geringer Grösse und nur undeutlich zu erkennen, sie wachsen aber rasch und scheinen dann hell und deutlich durch die körnige Dottermasse hindurch (Fig. 26). Sie vermehren sich und bilden schliesslich zwei ganz ansehnliche Häufchen, welche wohl einander nahe kommen, sich aber nicht vereinigen (Fig. 27)<sup>4)</sup>. — Die Eizelle besitzt wieder ihre Kugelform.

1) Wie weit das gleichmässig körnige Aussehen Folge der Gerinnung des Protoplasmas durch die Einwirkung der Essigsäure sein mag, weiss ich nicht zu sagen. Behandlung mit Osmiumsäure dürfte leicht ein anderes Resultat geben. Leider habe ich versäumt speciell darauf zu untersuchen.

2) in seinen »Organologischen Studien« p. 487 u. ff.

3) Vorläuf. Mittheil. über Untersuch. betr. die ersten Entwicklungsvorgänge im befruchteten Ei von Nematoden und Schnecken in Bd. XXV dieser Zeitschrift, p. 204 u. ff.

4) Ich muss hier nothwendig beifügen, dass meine ursprüngliche Auffassung hinsichtlich des Ganges der Entwicklung eine wesentlich andere gewesen war, als sie aus der oben gegebenen Schilderung hervorgeht. Ich nahm an, dass das nach dem Schwinden von Keimbläschen und Keimfleck in der Eizelle neu auftretende kuglige Körperchen als ein einfaches für sich entstehe, dass dasselbe dann in zwei Körperchen sich theile (vgl. Fig. 25) und aus diesen (vergl. Fig. 24) die zwei an der Peripherie auftretenden Häufchen von Kernen mit Kernkörperchen (vergl. Fig. 26) unmittelbar hervorgehen würden. Ich war aber zu der Zeit, als ich meine Untersuchungen machte, im Winter 1874/75, noch unbekannt mit den Beobachtungen AUERBACH'S und BÜTSCHLI'S, und kann jetzt, nachdem ich diese kennen gelernt habe, nicht mehr zweifeln, dass meine ursprüngliche Auffassung eine irrige gewesen ist.



Von einer Theilung der Eizelle ist bis dahin noch immer keine Rede. Sie beginnt auch jetzt noch nicht. Vielmehr löst sich zuvor die ganze Menge der gebildeten Kerne und Kernkörperchen wieder auf und eine vollkommen homogene lichte Masse<sup>1)</sup>, die wir als aus der Auflösung jener hervorgegangen ansehen dürfen, sammelt sich an zwei einander polar entgegengesetzten Stellen der Peripherie an. Nunmehr aber verändert die Zelle ihre Gestalt von Neuem. Sie streckt sich nach der Achse, welche jene beiden lichten Stellen verbindet und wird eiförmig (Fig. 28). Das eine spitzigere Ende zieht sich alsdann in eigenthümlicher Weise noch weiter in die Länge und wächst zu einer wirklichen Sprosse (Fig. 29) aus, welche sich abschnürt. Damit ist die Eizelle in zwei Zellen zerfallen, von welchen die neugebildete an Grösse sehr beträchtlich hinter der Mutterzelle zurücksteht, wengleich die letztere selbstverständlich ihrerseits an Umfang verloren hat. So lange die Abschnürung sich noch nicht vollendet hat, bleiben beide Zellen kernlos. Aber unmittelbar nachher sehen wir in ihnen von Neuem Häufchen von Kernen mit Kernkörperchen auftreten. Diese sind, wie solches auch bei der erstmaligen Bildung der Fall gewesen war, anfänglich sehr klein und nur undeutlich zu erkennen, sie vergrössern und vermehren sich aber rasch (Fig. 30).

Jetzt trennt die Mutterzelle eine weitere Zelle ab. Der Vorgang ist derselbe wie das erste Mal, und auch diese zweite abgetrennte Zelle bleibt noch beträchtlich kleiner als jene (Fig. 31).

Von da habe ich den weiteren Gang der Zerklüftung nicht mehr im Einzelnen verfolgt. Sie schreitet rasch vorwärts und es entsteht — wie ich annehmen muss unter sich wiederholender Auflösung und Neubildung der Kerne und Kernkörperchen — schliesslich die bekannte »Maulbeerform« (Fig. 32). Ihre Mitte bildet noch längere Zeit eine Zelle, welche an Grösse die Zellen der Peripherie in auffälliger Weise übertrifft und durch die grössere Menge von Kernen und Kernkörperchen sich auszeichnet, — ohne Zweifel noch immer der Rest der Mutterzelle.

Die Zellen werden mit fortgesetzter Theilung immer kleiner und kleiner, so dass sie schliesslich durchschnittlich nur noch 0,006—0,008 Mm. messen (Fig. 33).

Die Gestalt der Embryonalmasse ist bis dahin noch immer kuglig geblieben. Nunmehr fängt sie an sich in die Länge zu strecken, und bald kann man den Hohlraum des Darmes, den Schlundkopf, die 16

1) Bei Behandlung mit Essigsäure gerinnt diese Masse körnig und erscheint dann im Gegentheil ganz beträchtlich dunkler als die übrige Dottermasse. — Die Figuren 28 und 29 sind nach Osmiumsäurepräparaten gezeichnet.

kleinen Häkchen der Haftscheibe und die Anlage der Augen hervortreten sehen.

Inzwischen haben sich auch die Zellen des Nahrungsdotters verändert, ihre Körnchen haben mehr und mehr abgenommen und weite Vacuolen sind in ihnen entstanden. Dabei bleiben die Zellen noch lange als solche [zu erkennen, wie auch ihre Kerne<sup>1)</sup>. Später zerfallen sie aber doch und ihr Inhalt tritt in getheilten Massen von kugelförmiger Gestalt und verschiedener Grösse aus. Dass diese letzteren zum Theil von dem reifen Embryo geradezu verschluckt werden, ist gewiss<sup>2)</sup>.

Was die Zeit betrifft, welche zur Entwicklung des Embryo nothwendig ist bis zu dessen Reife, so kann ich in der Hauptsache auf das früher schon Mitgetheilte<sup>3)</sup> verweisen. Während diese Zeit in der nur den Tag über geheizten Wohnstube durchschnittlich 20 Tage beträgt, lässt sie sich bei gleichmässigerer Wärme auf 14 Tage abkürzen, und auf der anderen Seite dadurch, dass man die Eier an einem andauernd kühlen Orte aufbewahrt, leicht auf 9—10 Wochen verlängern<sup>4)</sup>.

Die Larve. Ihre Einwanderung in die Kiemenhöhle der Kaulquappe. Weitere Entwicklung. Dimorphismus. Umzug nach der Harnblase des jungen Fröschchens.

Was die reife Larve betrifft, so habe ich meine frühere Angabe über die Art ihrer Bewimperung zu berichtigen. Die Wimperzellen sind nicht, wie ich meinte<sup>5)</sup>, auf die schmalen Seitenflächen des Körpers beschränkt, bedecken aber auch nicht, wie WILLEMÖES-SUHM<sup>6)</sup> angiebt, die ganze Oberfläche des Thieres. Sie stehen vielmehr in sehr eigenthümlicher Anordnung in fünf Querreihen, von welchen drei der vorderen Hälfte des Körpers, zwei der hinteren zukommen. Die drei ersteren gehören wesentlich der Bauchfläche an, und zwar verlaufen die beiden vordersten — in der ersten habe ich acht, in der zweiten zehn Zellen gezählt — über die ganze Bauchfläche und über die Seitenränder hinweggreifend, noch mit einer Zelle jeder-

1) Diese durch Verschwinden der Körnchen aufgehellten Zellen habe ich in meiner ersten Mittheilung (a. a. O. p. 6) irriger Weise als »Kugeln« bezeichnet.

2) Vergl. meine früheren Angaben a. a. O. p. 6.

3) a. a. O. p. 6, 7 u. 26.

4) So machten Eier, welche vom 12. bis 15. Februar 1875 abgelegt worden waren und welche ich in einer nicht geheizten Stube aufbewahrte, eine so langsame Entwicklung durch, dass die ersten Larven nicht vor dem 29. April auskamen. Die Entwicklung hatte also in diesem Falle sogar eine Zeit von 11 Wochen erfordert.

5) a. a. O. p. 8.

6) a. a. O. p. 35.



seits auf die Rückenfläche hinüber. Die dritte Reihe dagegen, nur aus sechs Zellen bestehend, ist keine geschlossene, sondern in der Mitte der Bauchfläche unterbrochen, so dass also rechts und links je drei Wimperzellen neben einander zu stehen kommen. — Die beiden hinteren Querreihen gehören in der Hauptsache der Rückenfläche an. Die eine befindet sich da, wo etwa das hintere Drittel der Körperlänge beginnt, die andere auf der Haftscheibe, nahe deren hinterem Rande. Jene, aus elf Zellen bestehend, setzt sich über die Seitenränder hinweg jederseits mit zwei Zellen auf die Bauchfläche fort, während die letzte von zehn Zellen auf den Seitenrändern endet. — Endlich ist zu bemerken, dass der Spitze des Kopfendes noch eine einzelne Wimperzelle aufsitzt.

Die Wimperzellen sind verhältnissmässig gross — ihr Durchmesser beträgt ungefähr 0,024 Mm. — und springen beträchtlich über die Körperoberfläche hervor. Sie enthalten einen blassen, bläschenförmigen Zellkern von 0,006 Mm. mit einem kleinen glänzenden Kernkörperchen im Innern.

Im übrigen habe ich meinen früheren Mittheilungen über die Polystomularve selbst nichts von Bedeutung beizufügen.

Der Weg, auf welchem die Polystomularve in die Kiemenhöhle einer Kaulquappe gelangt, um sich dort anzusiedeln, mag vielleicht in einzelnen Fällen die Mundöffnung sein. Es lässt sich, wenn man in einem Uhrgläschen eine grössere Anzahl von Polystomularven mit einer Kaulquappe zusammenbringt, leicht beobachten, wie dann und wann eine der Larven von der Strömung erfasst wird und durch die Mundöffnung verschwindet, und man kann annehmen, dass vielleicht eine oder die andere dabei Gelegenheit finden werde, sich innerhalb der Kiemenhöhle festzusetzen. Für gewöhnlich geschieht dies aber nicht und die Larven werden durch die auf der linken Körperseite gelegene Kiemenröhre mit dem abströmenden Wasser wieder hinausgeworfen. — Jedenfalls suchen und finden die meisten, wenn nicht alle, den Zugang in die Kiemenhöhle von entgegengesetzter Richtung her durch die Mündung der Kiemenröhre hindurch. Das Verhalten, das die Thierchen hierbei zeigen, ist sehr characteristisch. Wenn eine Polystomularve, die sonst auf das lebhafteste sich im Wasser herumtummelt, auf eine Kaulquappe trifft, so sieht man, wie sie entweder sofort langsamer schwimmend dicht an der Oberfläche des Thieres dahingleitet, oder auch sich ansetzt und spannend vorwärts zu kriechen beginnt, indem sie abwechselnd mit Mundnapf und Haftscheibe sich festhält. Ein wirkliches Ruhen aber lässt sich niemals beobachten. Ganz anders, wenn die Larve an der Mündung der Kiemenröhre ankommt. Alsbald setzt sie sich dicht an dem Rande derselben mittelst



ihrer Haftscheibe fest und hält ihren Körper gerade ausstreckend still. So verharrt sie einige Zeit, vielleicht mehrere Minuten lang vollkommen unbeweglich, oder indem sie ein oder das andere Mal leicht nach der Mündung der Röhre sich hinneigt. Plötzlich aber biegt sie dann mit Entschiedenheit den Vorderkörper nach derselben um, schlüpft mit einer raschen, kräftigen Bewegung durch die Oeffnung hindurch und saugt sich an der inneren Wandung der Röhre mit ihrem Mundnapf an, um sofort den übrigen Körper nachzuziehen und im nächsten Moment den Blicken zu entschwinden.

Nachdem die Larve in der Kiemenhöhle einer Kaulquappe sich angesiedelt hat, verlieren die Wimperzellen ihre Wimpern, aber nicht alsbald. Wenigstens habe ich einigemal Thiere gesehen, welche mehrere Stunden nach der Einwanderung noch mit einzelnen Zellen flimmerten. — Die Zellen werden nicht abgestossen, sondern schrumpfen. Man erkennt sie noch längere Zeit sehr deutlich, sogar deutlicher als so lange sie noch wimperten, als scharf begrenzte über die Körperoberfläche hervorspringende Knöpfchen.

Wie die jungen Polystomen wachsen und sich weiter entwickeln, und dass sie nach einem Aufenthalt von durchschnittlich acht Wochen um die Zeit, da mit der begonnenen Metamorphose der Kaulquappe die Kiemenhöhle verodet, diese verlassen und nach der eben erst gebildeten Harnblase abziehen, um sich hier bleibend anzusiedeln, habe ich schon in meiner früheren Arbeit<sup>1)</sup> nachgewiesen. Nur der Weg, den die Thierchen hierbei einschlagen, war mir unbekannt geblieben. Jetzt kann ich mit Bestimmtheit sagen, dass derselbe durch die Speiseröhre, den Magen und Darm hindurchgeht und die jungen Polystomen dann vom Rectum aus in die Harnblase eindringen. Ich habe Hunderte auf der Wanderung selbst gesehen und werde weiter unten zeigen, wie leicht diese Beobachtung sich machen lässt.

Vorerst aber muss ich näher eingehen auf jenes sonderbare Vorkommen einer »vorzeitigen« Entwicklung, wie ich sie in meiner ersten Mittheilung<sup>2)</sup> genannt habe, welche einzelne Polystomen noch während der Zeit, dass sie in der Kiemenhöhle wohnen, durchmachen, und zwar bis zur vollen Geschlechtsreife und Eierproduction. Ich hatte früher nur sechs hierher gehörige Fälle gesehen unter mehr als 4000 Kiemenhöhlenpolystomen, welche ich vor Augen gehabt habe, und musste sie also jedenfalls nur als ganz seltene Ausnahmen betrachten. Jetzt kann ich ihre Zahl nach Hunderten berechnen und eine einfache Methode angeben,

1) a. a. O. p. 27, 28.

2) a. a. O. p. 27.

wie man solche in Menge sich erziehen kann. Die Bedingung dafür ist einzig die, dass man eben ausgeschlüpfte Polystomumlarven oder Eier, welche reife dem Auskriechen nahe Embryonen enthalten, mit noch ganz jungen Kaulquappen, wie man sie etwa zu Anfang April findet, in einem gewöhnlichen Stubenaquarium zusammenbringt. Diese jungen Kaulquappen sind noch von sehr zartem Körperbau und besitzen insbesondere noch sehr weiche und blutreiche Kiemen. Dadurch muss den Polystomumlarven das Saugen ganz bedeutend erleichtert werden, und in der That kann man schon wenige Stunden nach der Einwanderung den Darm der Thierchen strotzend mit blutigem Inhalt gefüllt antreffen, während unter gewöhnlichen Verhältnissen im Freien, wo die Polystomumlarven nicht vor der ersten Woche des Mai aus ihren Eiern kommen und die Kaulquappen, welche sie dann zur Einwanderung vorfinden, durchgehends schon beträchtlich herangewachsen und erstarkt sind, deren Darm noch nach Wochen im Zustand einer nur sehr mässigen, oft kaum bemerkbaren Füllung gefunden zu werden pflegt.

Schon um den 9. bis 10. Tag nach der Einwanderung messen die Thierchen, welche in der angegebenen Weise mit noch sehr jungen Kaulquappen zusammengebracht worden sind, etwa 0,5 Mm. und besitzen das erste Paar von Saugnäpfen. Um den 13. messen sie 0,7 Mm. und haben das zweite Paar von Saugnäpfen angelegt. Um den 20. Tag sind sie nahezu 1,0 Mm. lang. Sie besitzen schon das dritte Paar von Saugnäpfen und haben die beiden Haken ihrer Haftscheibe in eigenthümlicher von der normalen sehr bedeutend abweichender Gestalt entwickelt.

Schon um den 12. Tag kann man in dem Raum, der zwischen dem Schlundkopf und den auseinander weichenden Darmschenkeln und deren erster Querverbindung gelegen ist, die Anlage des Ovariums deutlich erkennen. — Um den 20. Tag ist es schon recht ansehnlich gewachsen und seine Eizellen besitzen schon nahezu die richtige Grösse. Der Uterus ist angelegt und mit Sicherheit zu unterscheiden zur Seite der unteren Hälfte des Ovariums. Seine Wandungen liegen noch dicht aneinander. Auch die Dottergänge zeigen sich deutlich, wie der Hoden, der jetzt erst gebildet worden zu sein scheint. — Am 24. ist der Uterus schon ausgedehnt und macht öftere Contractionen. Auch die äussere Geschlechtsöffnung lässt sich erkennen und hinter derselben das »schwammartige« Körperchen der Geschlechtskloake. Die Zellen des Dotterstocks füllen sich und man findet sogar in dem Dottergang schon abgelöste Dotterzellen in Menge. Im Dottergang wie im Ausführungsgang des Ovariums und im innern Samenleiter sieht man lebhaft flimmernde Flimmerung der Wandung. Die Haken des Cirruskrönchens legen sich an.



— Am 22. fand ich schon einzelne Samenfäden im Hoden, in den beiden Samenleitern, sogar im Uterus. — Um den 27. Tag, in welcher Zeit die Thierchen 1,2 Mm. lang sein mögen, beginnt die Eierproduction. Sie geht aber anfänglich nur langsam von statten und es scheint, dass in 24 Stunden nicht mehr als ein einziges Ei gebildet und abgelegt werde. Das Ei beginnt deshalb auch noch im Uterus liegend seine Entwicklung. — Mit fünf Wochen haben die Thiere eine Grösse von durchschnittlich 2 Mm. erreicht und produciren nun Eier in grösserer Anzahl, — bis zu 36 innerhalb 24 Stunden, wie sich dies leicht beobachten lässt, wenn man ein solches Polystomum in einem mit Wasser gefüllten Uhrgläschen unterbringt <sup>1)</sup>.

Eine Wanderung machen die in der Kiemenhöhle geschlechtsreif gewordenen Polystomen nicht, und die meisten sterben schon vor jener Zeit, in welcher mit der Metamorphose der Kaulquappe die Verödung der Kiemenhöhle stattfindet, ab. Immerhin beträgt ihre Lebensdauer zwei bis drei Monate und die Menge der von einem einzelnen Thier erzeugten Eier ist eine ganz ansehnliche. — Die Thierchen können eine Grösse von 2,5—3 Mm. erreichen.

Das Merkwürdigste an diesen Polystomen, welche in der angegebenen Weise durch Zusammenbringen mit sehr jungen Kaulquappen erzogen wurden, ist nun aber nicht die so ausserordentliche Beschleunigung der Entwicklung, sondern das Zustandekommen von mehr oder weniger, zum Theil höchst bedeutenden Abänderungen, welche sie vorzüglich in der Bildung der Fortpflanzungsorgane erleiden. Ich habe sie oben nur angedeutet und muss hier noch etwas näher darauf eingehen.

Die Abänderungen betreffen ausser den beiden Haken der Haftscheibe den Eierstock, die weiblichen Begattungsorgane, den Eierleiter und die Lage der äusseren Geschlechtsöffnung, während der äussere Samenleiter mit dem Cirrus, wie auch der innere, der Uterus, der Dotterstock mit seinen Gängen und die Schalendrüse nicht oder doch nicht wesentlich in ihrer Bildung von der der Harnblasenpolystomen abweichen.

Was die beiden Haken der Haftscheibe betrifft, so bleiben diese, wenn man damit die gewöhnliche Art der Entwicklung vergleicht, nicht nur an Grösse sehr bedeutend zurück, sondern sie nehmen auch eine von der bekannten sehr verschiedene Gestalt an. Die

1) Bemerkenswerth ist, dass diese Kiemenhöhlenpolystomen ihren Sitz ganz vorzugsweise in der rechten Hälfte der Kiemenhöhle nehmen. Vermuthlich ist ihnen der Aufenthalt hier behaglicher wegen der geringeren Strömung des durchfliessenden Wassers.



kralenförmige Spitze wird nur undeutlich abgesetzt gegen den Körper und kaum gekrümmt, der Körper selbst bleibt äusserst schwächlich und die Faserung höchst gering. Im übrigen wird ein einziger Blick auf die drei Abbildungen (Fig. 42, 43 u. 44) über diese Verschiedenheiten besser belehren als die eingehendste Beschreibung vermöchte. — Manchmal entwickelt sich nur einer der beiden Haken.

Der Hoden bleibt sehr bedeutend kleiner als er in den Harnblasenpolystomen sich findet und bildet ein geschlossenes Organ von rundlicher Form (*c* in Fig. 47 u. 48). Man erkennt deutlich eine Umhüllungsmembran und in ihr enthalten eine grössere Anzahl von kugligen Ballen, welche durchaus aus runden mit sehr kleinem glänzendem Kern versehenen Zellen bestehen, wie letztere ganz gleich im Hoden der Harnblasenpolystomen gefunden werden. — Vom vorderen Umfang des Hodens entspringt der ductus ejaculatorius, der äussere Samenleiter (*d* in Fig. 47 u. 48), welcher ziemlich kurz bleibt, aber, wie in den Harnblasenpolystomen, der äusseren Geschlechtsöffnung gegenüber ein Cirruskrönchen trägt, das nur unvollkommen sich ausbildet (Fig. 44), wenn auch nicht so ganz unvollkommen, als ich früher geglaubt hatte. — Von dem seitlichen Umfang des Hodens, dem rechten oder dem linken — je nach der Lage des Ovariums — geht der zweite Gang, der innere Samenleiter (*g* in Fig. 47 u. 48), ab, welcher nur stärker gewunden ist als in den Harnblasenpolystomen, ausserdem sich in Nichts unterscheidet und wie dort mit dem Ausführungsgang des Eierstocks und dem Dottergang zusammenmündet. — Die Samenfäden zeigen eine auffallende Abänderung. Sie sind beträchtlich kürzer und nahe der Mitte spindelförmig angeschwollen, während die kuglige Verdickung des vorderen Endes fehlt.

Der Eierstock (*h* in Fig. 47 u. 48) bekommt nicht die charakteristische Form, wie wir sie von den Harnblasenpolystomen kennen, sondern stellt einen beträchtlich in die Länge gezogenen und in seinem vorderen Abschnitt zwei oder drei Mal gewundenen Schlauch dar. Er besitzt keine Höhlung im Innern. Die Ovula aber, die er erzeugt, sind nicht verschieden von denen der Harnblasenpolystomen, weder nach Grösse und Form, noch nach ihrer Zusammensetzung.

Der Dotterstock erreicht bei weitem nicht die Ausdehnung wie in den Harnblasenpolystomen. Seine Lappen sind weitläufiger vertheilt und nicht deutlich zu sehen. Die Dottergänge (*k* in Fig. 47 u. 48) dagegen werden meistens auffallend stark gefüllt angetroffen und sind dann als zwei milchweisse Streifen, welche auf der Bauchfläche quer gegeneinander laufen und sich verbinden, schon mit blossem Auge zu erkennen.

Die »Seitenwülste«, also die weiblichen Begattungsorgane mit ihren Canälen kommen bei unseren Kiemenhöhlenpolystomen gar nicht zur Entwicklung. Man findet niemals auch nur eine Andeutung von ihnen vor. Es ist demnach auch eine Begattung gar nicht möglich und die Selbstbefruchtung absolut nothwendig. Sie geschieht wie bei den einzeln lebenden Harnblasenpolystomen mittelst Zuleitens des Samens durch den inneren Samenleiter zu den Eizellen, wie sie nach einander aus dem Ovarium austreten.

Hinsichtlich der Schalendrüse (*p* in Fig. 47 u. 48) findet sich keine Differenz.

Auch der Uterus (*o* in Fig. 47 u. 48) ist genau so, wie wir ihn von den Harnblasenpolystomen kennen. Er hat ganz dieselbe Ausdehnung wie in diesen, und noch leer finden wir ihn schon frühzeitig in lebhafter peristaltischer Bewegung.

Der Eierleiter aber, welcher bei den Harnblasenpolystomen auf den Uterus folgt und je nach der Grösse des Thieres von verschiedener, doch auch in den kleinsten Thieren schon von verhältnissmässig ansehnlicher Länge ist, fehlt bei unserem Kiemenhöhlenpolystomum gänzlich, und das bei jenem am Ende des Eierleiters befindliche sonderbare »schwammartige« Körperchen (*r* in Fig. 46) sitzt bei diesem dem Uterus unmittelbar auf (*r* in Fig. 47 u. 48) — aber wie dort so auch hier der äusseren Geschlechtsöffnung (*a* in Fig. 47 u. 48) gerade gegenüber.

Die letztere muss, weil der ganze Eierleiter fehlt, beträchtlich nach abwärts gerückt sein und befindet sich nur wenig über der Mitte der Körperlänge.

Aus dem Fehlen des Eierleiters ergibt sich als weitere Nothwendigkeit, da der Uterus selbst nur ein einziges Ei zu fassen vermag, dass in einem geschlechtsreifen Kiemenhöhlenpolystomum zu einer Zeit nie mehr als ein Ei angetroffen wird und ein folgendes immer erst sich bilden kann, nachdem jenes ausgestossen worden ist. — Dieses einzelne Ei fällt durch seine Lage, seine beträchtliche Grösse und seine Farbe immer sehr in die Augen, so dass es schon mit blossem Auge sofort erkannt werden muss.

Der Dimorphismus, wie er in Obigem geschildert ist und der davon abhängig erscheint, ob das Polystomum integerr. unter den günstigsten Bedingungen für seine Ernährung sehr rasch wächst und schon in wenigen Wochen noch innerhalb der Kiemenhöhle einer Kaulquappe seine Geschlechtsreife erreicht, oder ob es unter weniger günstigen Bedingungen nur ein langsames Wachsthum hat und erst mit drei Jahren fortpflanzungsfähig wird, ist höchst merkwürdig. Noch von besonderem



Interesse aber ist die Uebereinstimmung, welche das im Schlunde von *Emys europaea* schmarotzende *Polystomum ocellatum* mit dem geschlechtsreifen *Polystomum integerrimum* aus der Kiemenhöhle der Kaulquappe zeigt, hinsichtlich der Bildung des Hodens wie des Fehlens des Eierleiters, so dass also auch bei jenem zu einer Zeit nie mehr als ein einziges Ei vorhanden sein kann. Ich hebe die merkwürdige Thatsache hervor, ohne dass ich irgend einen Versuch machen will sie zu erklären, und für meinen Theil weit davon entfernt an eine genealogische Zusammengehörigkeit, eine Verwandtschaft der beiden Thiere im Sinne der heutigen Descendenzlehre zu denken.

Das Ei des geschlechtsreifen Kiemenhöhlenpolystomums selbst unterscheidet sich nicht von dem Ei, wie es von einem Harnblasenpolystomum erzeugt wird. Es hat dieselbe Farbe, Grösse, Form und Zusammensetzung. — Auch die Entwicklung ist ganz dieselbe, und die Larve, welche auskommt, stimmt durchaus überein mit der Larve, wie sie aus dem Ei des letzteren hervorgeht.

Die Nachkommen unserer Kiemenhöhlenpolystomen finden, wenn sie ausschlüpfen, schon ziemlich herangewachsene und erstarkte Kaulquappen zur Einwanderung vor. Sie sind in derselben Lage, in der für gewöhnlich die aus den Eiern der Harnblasenpolystomen hervorgegangenen Larven sich befinden und machen ihrerseits auch nur die gewöhnliche langsame Entwicklung der Polystomen durch.

Da nun aber die Menge von Eiern, welche die Kiemenhöhlenpolystomen erzeugen, eine ganz beträchtliche ist, und die aus ihnen hervorgehenden Larven, wenn man in einem Stubenaquarium auch vielleicht ein paar hundert Kaulquappen beisammen haben mag, auf eine verhältnissmässig doch recht beschränkte Anzahl zur Einwanderung angewiesen sind, so findet man denn späterhin auf den Kiemen dieser Kaulquappen neben einer kleineren Anzahl von Mutterthieren eine so grosse Menge von jungen, die gewöhnliche langsame Entwicklung durchmachenden Polystomularven, wie sie sonst ganz unerhört ist — bis zu 400 und 450 in einem einzelnen Thiere.

Eben wegen dieser grossen Menge wird es aber nun ein leichtes, um die Zeit, da die Metamorphose der Kaulquappe vor sich geht, eine Anzahl von Polystomularven auf dem Umzug selbst von der Kiemenhöhle nach der Harnblase zu beobachten — eine Beobachtung, welche mir früher nie hatte gelingen wollen<sup>1)</sup>. Die jungen Polystomen verlassen

1) Vergl. meine frühere Mitth. a. a. O. p. 28.



die schrumpfenden Kiemen und wandern durch die Speiseröhre, den Magen und Darm, welcher letztere sich schon beträchtlich verkürzt und die grösste Masse seines Kothes entleert hat, hindurch, um dann vom Rectum aus in die erst seit kurzem bestehende Harnblase einzudringen. Häufig habe ich, wenn ich Kaulquappen um diese Zeit untersuchte, eine grosse Anzahl von Polystomen noch auf den Kiemen, eine vielleicht eben so grosse schon in der Harnblase und bis zu einem Dutzend wandernd, an der Innenfläche des Magens und Darmes hinunterkriechend, wie auch im Rectum angetroffen.

Was das Wachstum und die weitere Entwicklung der Polystomen innerhalb der Harnblase des Frosches betrifft, so habe ich meinen früheren Angaben<sup>1)</sup> darüber nichts von Bedeutung beizufügen und erlaube mir auf diese zu verweisen.

Zum Schluss dürfte es wohl nicht unpassend sein, in einer kurzen Zusammenstellung das Wichtigste zu wiederholen, was wir von der bis vor wenigen Jahren völlig dunklen, jetzt aber wenigstens in allen wesentlichen Puncten, wie mir scheint, hinlänglich aufgehellten Fortpflanzungsweise und Entwicklung des merkwürdigen Parasiten kennen.

Die Polystomen, welche in der Harnblase des braunen Frosches, *Rana temporaria*, schmarotzen, haben, wenn sie fortpflanzungsfähig geworden sind, alljährlich nur eine sehr kurze Zeit geschlechtlicher Thätigkeit. Dieselbe beschränkt sich auf eine bis höchstens einige Wochen.

Sie fällt unter naturgemässen Verhältnissen zusammen mit der Zeit, in welcher die Frösche, die den Wurm beherbergen, aus dem Winterschlaf erwachend, ihrerseits alsbald zur Paarung sich anschicken und laichen, und darnach noch kurz im Wasser verweilen. Dies pflegt bei uns im März der Fall zu sein, kann aber bei andauernder Kälte auch bis zum April sich verzögern.

Auf künstlichem Wege ist es möglich, viel früher, schon von Ende Novembers an, zu einer beliebigen Zeit des Winters die Geschlechtsthätigkeit der Polystomen in Gang zu bringen, einfach dadurch, dass man die Frösche, in welchen jene schmarotzen, aus ihren Winterverstecken heraus in die warme Stube versetzt.

Wenn zwei oder mehrere Polystomen zusammen die Harnblase eines Frosches bewohnen, so findet eine wechselseitige Begattung statt. Einzeln lebende Thiere haben eine Selbstbefruchtung, theilweise vielleicht auch eine Selbstbegattung.

1) a. a. O. p. 41. 42.

Die Menge der Eier, welche erzeugt wird, ist sehr verschieden nach dem Alter und der Grösse des Thieres. Sie kann bei den jüngsten fortpflanzungsfähigen Polystomen, welche etwa 2,5 Mm. messen mögen, auf eine sehr kleine Zahl von 2—9 sich beschränken, aber bei älteren mittelgrossen Thieren von etwa 5—6 Mm. Körperlänge leicht schon 1500, und bei den ältesten grössten Thieren möglicher Weise das Doppelte von dieser Zahl erreichen.

Das Ei hat eine ziemlich starke Schale von bräunlichgelber Farbe und misst in der Länge 0,21—0,24 Mm. und in der Dicke ungefähr 0,16 Mm. Es besitzt am vorderen Ende einen Deckel mit ausgezacktem Rande und am hinteren Ende einen kleinen etwas zur Seite gebogenen stielförmigen Fortsatz. — In der hinteren Hälfte des Eies liegt die grosse Eizelle, welche aus Dotterhaut, Dotter, Keimbläschen und Keimfleck besteht und von den zahlreichen Zellen des Nahrungsdotters eingeschlossen wird.

Die Eier werden rasch, noch bevor ihre Entwicklung beginnt<sup>1)</sup>, entleert. Der Wurm schiebt hierbei das Vorderende seines Körpers durch die Harnblasenmündung hindurch bis zur Afteröffnung und lässt so seine Eier unmittelbar in das Wasser hinein fallen.

Die Entwicklung beginnt bei genügender Wärme schon sehr früh. — Die ersten Vorgänge derselben bieten mancherlei sehr bemerkenswerthe Eigenthümlichkeiten dar.

Die vollständige Entwicklung bis zur Reife des Embryo braucht eine verschieden lange Zeit, je nach der Temperatur. Sie kann schwanken zwischen zwei und elf Wochen.

Die aus dem Ei auskommende Larve ist 0,3 Mm. lang und in eigenthümlicher Weise bewimpert. Sie besitzt zwei Paare von Augen und trägt auf ihrer Haftscheibe sechszehn Häkchen mit Oesen, welche zunächst dem Rande stehen. Die Häkchen sind, wie auch die Augen, keineswegs blos Larvenorgane, sondern bleiben — allerdings ohne sich irgendwie zu verändern — auch dem erwachsenen Thiere. — Ausser jenen sechszehn findet sich noch ein Paar äusserst winziger stachelförmiger Häkchen, welche später zu den zwei mächtigen Haken der Haftscheibe sich ausbilden. — Von den Saugnapfen der Haftscheibe ist noch keine Spur vorhanden.

Die junge Polystomularve, wie sie aus dem Ei hervorgeht, ist ein sehr lebhaftes, sehr bewegliches Thierchen und schwimmt rastlos im Wasser umher, doch nur so lange, bis sie Gelegenheit findet in eine

1) Eine eigenthümliche Ausnahme findet sich in den jüngsten fortpflanzungsfähigen Harnblasenpolystomen, insofern bei ihnen die Eier ihre Entwicklung noch innerhalb des Eierleiters durchmachen.



Kaulquappe des Grasfrosches, und zwar in deren Kiemenhöhle einzuwandern. Sie gelangt dahin durch die Mündung der Kiemenröhre.

In der Kiemenhöhle angekommen, setzt sie sich fest auf deren Wandung oder auf den Kiemen selbst. Die Wimperzellen verschrumpfen und die Larve vermag nunmehr eine Ortsveränderung nur noch auszuführen durch abwechselnde Verwendung von Mundnapf und Haftscheibe.

Die Entwicklung, welche die Larve innerhalb der Kiemenhöhle der Kaulquappe nimmt, ist unter gewöhnlichen Verhältnissen nur eine sehr beschränkte. Das Thierchen erreicht etwa eine Länge bis zu 0,4 Mm. und legt das hinterste, wohl noch das mittlere, aber nur selten auch das letzte vorderste Paar von den Saugnäpfen der Haftscheibe an. — Nur die beiden kleinen stachelförmigen Häkchen der Haftscheibe zeigen ein auffallenderes Wachstum und haben, noch bevor das dritte Paar der Saugnäpfe sich anlegt, im Wesentlichen bereits die Form angenommen, wie wir sie von den ausgebildeten Haken des erwachsenen Thieres kennen.

Um die Zeit, da die Kaulquappe ihre Metamorphose erleidet, verlassen die jungen Polystomen nach einem Aufenthalt von durchschnittlich vielleicht 8—10 Wochen die verödende Kiemenhöhle und kriechen durch die Speiseröhre, den Magen und Darm hinunter zum Rectum, von wo sie dann in die erst seit Kurzem bestehende Harnblase eindringen.

Hier behält der Wurm seinen Wohnsitz für sein ganzes ferneres Leben. — Auch in der Harnblase macht die weitere Entwicklung des Thieres nur langsame Fortschritte, so dass dasselbe mit zwei Jahren erst eine Länge von etwa 2 Mm., mit drei eine solche von 3—4 Mm. und kaum vor dem fünften oder sechsten Jahre seine volle Grösse von 8 Mm. und mehr erreichen mag. — Ungefähr mit drei Jahren wird das Polystomum fortpflanzungsfähig.

Das Alter der Polystomen stimmt immer — die Zeit von einigen Wochen<sup>1)</sup>, um welche eben die Polystomumlarven später aus den Eiern auskommen als die Kaulquappen, abgerechnet — überein mit dem Alter der Frösche, in welchen sie gefunden werden. — Eine Einwanderung der Polystomumlarven unmittelbar in die Harnblase eines Frosches findet niemals statt.

Sehr merkwürdig ist der von dem oben geschilderten in wesentlichen Punkten abweichende Gang der Entwicklung für solche Polysto-

1) Allenfalls auch um einige Monate, so weit es sich nämlich um die Nachkommenschaft schon in der Kiemenhöhle einer Kaulquappe geschlechtsreif gewordener Polystomen handeln kann.



mumlarven, welche Gelegenheit haben in noch ganz junge Kaulquappen einzuwandern, — eine Gelegenheit, die allerdings unter gewöhnlichen Verhältnissen nur ausnahmsweise geboten ist, künstlich aber mit Leichtigkeit geschaffen werden kann.

Die Entwicklung ist hier bei sehr erleichteter Nahrungsaufnahme eine ganz rapide, so dass die Thierchen mit drei Wochen nahezu 1 Mm. messen und sämmtliche drei Paare von Saugnäpfen besitzen, mit fünf Wochen aber bereits eine Grösse von 2 Mm. erreichen. — Schon um den zwölften Tag lässt sich die Anlage der Fortpflanzungsorgane erkennen und schon um den siebenundzwanzigsten sind diese so weit ausgebildet, dass die Eierproduction beginnt.

Interessanter als die ausserordentliche Beschleunigung der Entwicklung sind die Abänderungen, welche sich hierbei für die Bildung der beiden grossen Haken der Haftscheibe, vorzüglich aber der Fortpflanzungsorgane ergeben. Ovarium und Hoden erhalten eine von der bekannten sehr abweichende Gestalt. Die weiblichen Begattungsorgane fehlen ganz, eine Begattung ist deshalb unmöglich und die Befruchtung der Eier kommt nur auf dem Wege einer inneren Selbstbefruchtung zu Stande. Auch fehlt der Eierleiter, und es kann also in einem geschlechtsreif gewordenen und Eier producirenden Thiere zu einer Zeit immer nur ein einziges Ei vorhanden sein. In letzterer Beziehung, wie hinsichtlich der Bildung des Hodens besteht eine bemerkenswerthe Uebereinstimmung mit dem *Polystomum ocellatum* aus *Emys europaea*. — Das Ei unterscheidet sich in keiner Weise von dem Ei eines *Harnblasenpolystomums*.

Die schon in der Kiemenhöhle einer Kaulquappe geschlechtsreif gewordenen Polystomen machen keine Wanderung, und die meisten sterben ab noch bevor die Metamorphose der Kaulquappe beginnt. Immerhin mag ihre Lebensdauer zwei bis drei Monate betragen. — Die Nachkommen der Kiemenhöhlenpolystomen machen ihrerseits wieder die gewöhnliche langsame Entwicklung der Polystomen durch.

---

## Erklärung der Abbildungen.

### Tafel XVII.

Fig. 1. Ein geschlechtsreifes *Polystomum integerrimum* aus der Harnblase des Frosches zur Brunstzeit. — In Folge der Begattung mit einem anderen Thiere sind die von den weiblichen Begattungsorganen, den »Seitenwülsten« entspringenden Canäle strotzend mit Samenmasse gefüllt und, indem sie von dem dunkel rothbraunen Untergrund des gefüllten Darmes scharf sich abheben, auf das deutlichste und schönste zu erkennen. Die Eierproduction ist im Gange. — Vergr. ungefähr 30. Abbildung etwas schematisch.

Fig. 2. Dasselbe Thier in Umrissen, zur Erklärung für Figur 1.

- a*, äussere Geschlechtsöffnung,
- c*, Hoden,
- d*, äusserer Samenleiter,
- g*, innerer Samenleiter,
- h*, Eierstock,
- k*, Dotterstockslappen der Haftscheibe,
- k' k'*, die beiden Ausführungsgänge des Dotterstocks,
- m m*, die beiden »Seitenwülste«, die weiblichen Begattungsorgane darstellend,
- m' m'*, die von diesen ausgehenden, strotzend mit Samenmasse gefüllten Canäle,
- n*, Ausführungsgang des Eierstockes in seiner Fortsetzung,
- o*, Uterus, in dem gerade die Bildung eines Eies im Gange ist,
- q*, Eiergang mit fertigen Eiern, welche, Anfangs ganz farblos, während des allmäligen Vorrückens eine intensiv gelbe Färbung annehmen,
- s*, Mundöffnung,
- t*, Schlundkopf,
- u*, der mit blutigem Inhalt strotzend gefüllte Darm,
- vv*, die Saugnäpfe der Haftscheibe,
- w*, die sechzehn kleinen Häkchen mit Oesen, welche in dem ausgebildeten *Polystomum* mehr oder weniger auseinander gerückt sind, und zwar so, dass sechs von ihnen (*w'*) zwischen den beiden vorderen, vier (*w''*) zwischen den beiden hinteren, die sechs übrigen (*w'''*) aber einzeln auf den Grund der sechs Saugnäpfe zu liegen kommen, während in der eben ausgeschlüpften, der Saugnäpfe noch entbehrenden Larve alle sechzehn dem Rande der Haftscheibe entlang dicht aneinander gereiht stehen.
- x*, die beiden grossen Haken der Haftscheibe.

Fig. 3. Eine *Polystomum*larve aus der Kiemenhöhle einer Kaulquappe, von der Seite gesehen. Vergr. ungefähr 150. — Es sollen in dieser Abbildung hauptsächlich die Verhältnisse des Verdauungsapparates gezeigt werden.

- a*, Stirndrüsen,
- b*, Mundhöhle,
- c*, Schlundhöhle,
- d*, Schlundkopf,
- e*, Ausführungsgänge der an der Rückenfläche gelegenen Drüsenzellen, durch die hintere Oeffnung des Schlundkopfes in diesen eintretend,
- f*, Darm,

- g*, Darmzellen,
- h*, die beiden Augen der einen Seite,
- i*, die eine Endblase des paarig angelegten excretorischen Gefässsystems,
- k*, Mündung derselben nach aussen.

Fig. 4. *a*, *b*, *c*, Darmzellen. Vergr. ungefähr 400. *a*, aus einer noch frei lebenden Polystomumlarve, *b* und *c* aus einer Polystomumlarve, welche in die Kiemenhöhle einer noch sehr jungen Kaulquappe eingewandert, sich mit Blut vollgesogen hat und in der Verdauung begriffen ist (vergl. Fig. 3).

- d*, Blutkrystall. Vergr. etwa 100.

Fig. 5. Eines der beiden grösseren Augen. Vergr. ungefähr 600.

Fig. 6. Querschnitt eines Polystomums, so geführt, dass er etwa durch die Mitte des Eierstocks geht.

- A*, Bauchfläche,
- B*, Rückenfläche,
- d*, äusserer Samenleiter,
- h*, Eierstock mit seinen in eigenthümlicher Weise zusammengedrückten Eizellen,
- h'*, centrale Höhlung des Eierstocks,
- k*, Dotterstockslappen,
- g*, Eiergang mit zwei Eiern,
- u*, Darmhöhlung mit den aufsitzenden pigmentirten Darmzellen,
- y*, die durchschnittenen geraden und schrägen Längsmuskeln des Hautschlauches.

Fig. 7. Querschnitt unterhalb der Mitte der Körperlänge.

- A*, Bauchfläche,
- B*, Rückenfläche,
- c*, Hodenlappen,
- k*, Dotterstockslappen,
- u*, Darm,
- y*, die durchschnittenen geraden und schrägen Längsmuskeln des Hautschlauches.

Fig. 8. Drei Schläuche eines »Seitenwulstes« mit ihren knopfförmig über die Oberfläche hervorspringenden äusseren Mündungen und nach einwärts in den gemeinsamen Canal übergehend.

Fig. 9. Samenfäden in Büscheln durcheinander liegend mit einzelnen beigemischten Samenzellen aus den weiten Hohlräumen des Hodens.

Fig. 10. Zwei Zacken aus dem achttheiligen Cirruskrönchen eines geschlechtsreifen Harnblasenpolystomums. Vergr. gegen 400.

Fig. 11. Zwei nur unvollkommen ausgebildete Zacken aus dem Cirruskrönchen eines fortpflanzungsfähig gewordenen Kiemenhöhlenpolystomums. Vergr. 400.

Fig. 12. Einer der zwei grossen Haken der Haftscheibe eines ausgebildeten Harnblasenpolystomums. Vergr. ungefähr 200.

Fig. 13. Einer der zwei grossen Haken eines jungen Polystomums bei der gewöhnlichen langsamen Entwicklung des Thieres. Dieses mochte etwa 0,45 Mm. messen und hatte sein drittes Paar von Saugnapfen eben angelegt. — Vergr. ungefähr 300.

Fig. 14. Einer der zwei grossen Haken eines in der Kiemenhöhle der Kaulquappe schon geschlechtsreif gewordenen Polystomums, das eine Länge von 2,5 Mm. besass. Vergr. die gleiche wie in Fig. 13, ungefähr 300.



## Tafel XVIII.

Fig. 15. Zwei Harnblasenpolystomen in gegenseitiger Begattung.

Fig. 16. Fortpflanzungsapparat eines Harnblasenpolystomums.

*a*, äussere Geschlechtsöffnung,

*b*, Geschlechtskloake,

*c*, Hoden,

*d*, äusserer Samenleiter,

*e*, Cirrus mit dem achttheiligen Krönchen,

*ff*, zwei seitlich gelegene Haufen von Drüsenzellen, welche ihren Inhalt durch lange Ausführungsgänge in die Höhlung des Cirrus ergiessen,

*g*, innerer Samenleiter,

*h*, Eierstock,

*i*, dessen Ausführungsgang,

*k' k'*, die beiden Ausführungsgänge des Dotterstocks, welche sich zu *l*, dem kurzen, unpaaren Dottergang vereinigen,

*m m*, die die weiblichen Begattungsorgane darstellenden »Seitenwülste«,

*m' m'*, die von ihnen ausgehenden Canäle,

*n*, Fortsetzung des Ausführungsganges *i* des Eierstocks,

*o*, Uterus, in welchem gerade die Bildung eines Eies im Gange ist,

*p*, Schalendrüse,

*q*, Eiergang mit Eiern,

*r*, das eigenthümliche, einem kleinen Schwämmchen ähnliche Körperchen, welches am Ende des Eierganges gelegen ist.

Fig. 17 u. 18. Fortpflanzungsapparat eines schon in der Kiemenhöhle einer Kaulquappe fortpflanzungsfähig gewordenen Polystomums. Fig. 18 stärker vergrössert, während die Vergrösserung von Fig. 17 mit der von Fig. 16 gleich ist.

Die Buchstabenbezeichnung ist in Fig. 17 u. 18 dieselbe wie in Fig. 16. — Von der Schalendrüse *p* sind nur die Ausführungsgänge gezeichnet und im Uterus befindet sich ein fertig gebildetes Ei.

Der Hoden *c* hat eine wesentlich andere Form, und die weiblichen Begattungsorgane mit ihren Canälen fehlen vollständig, wie auch der Eiergang (vergl. *m m*, *m' m'* und *q* in Fig. 16).

Fig. 19. Zellen des Dotterstocks. Vergr. ungef. 300.

*a*, noch leer von Körnchen,

*b*, im Beginn der Füllung,

*c*, stark mit Körnchen gefüllt.

Fig. 20. Drei Eizellen aus dem Eierstock. Vergr. 300.

Fig. 21. Befruchtete Eizelle vor Beginn der Entwicklung.

Fig. 22—32. Gang der Entwicklung bis zur Herstellung der »Maulbeerform«.

Sämmtliche Figuren von 21—30 sind bei einer Vergrösserung von 420 gezeichnet, Fig. 28 und 29 nach Behandlung der Eier mit Osmiumsäure, die übrigen Figuren nach Behandlung mit Essigsäure.

Fig. 33. Spätere Furchungsballen, resp. Zellen des Embryonalkörpers aus der Zeit, da dessen kuglige Masse anfängt sich in die Länge zu strecken. Vergrösserung gegen 700.

Fig. 6.

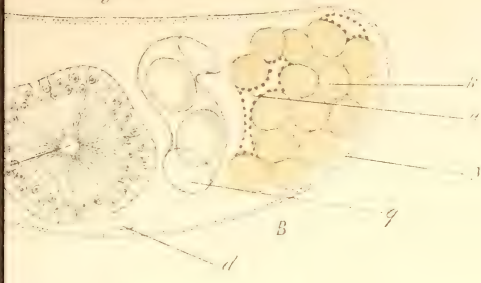


Fig. 7.

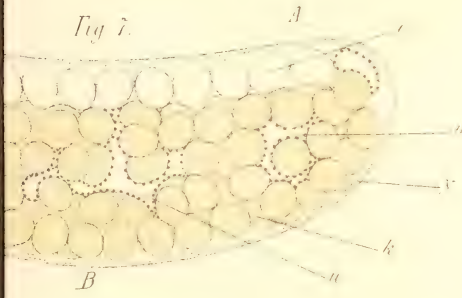


Fig. 11



Fig. 10



Fig. 9

Fig.

Fig. 13.



Fig. 14.







Fig 1.



Fig 2



Fig 6

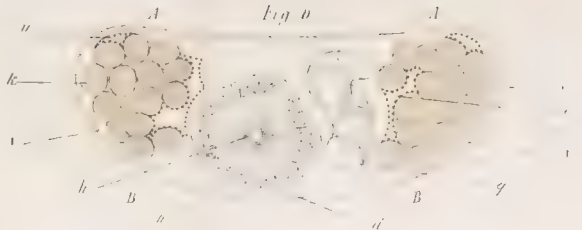


Fig 7

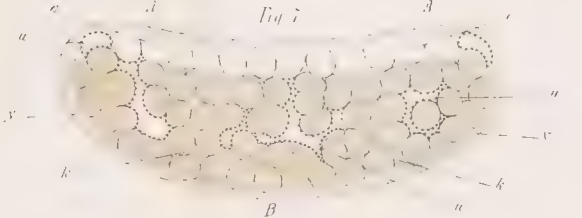


Fig 8



Fig 11



Fig 10



Fig 9

Fig 12



Fig 13



Fig 14

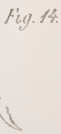


Fig 3

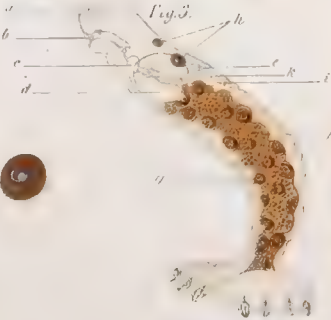


Fig 4

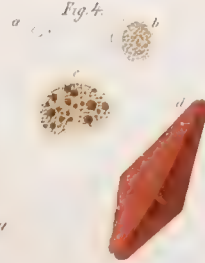


Fig 5







Fig. 21.



Fig. 22.

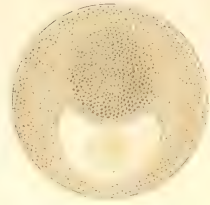


Fig. 24.

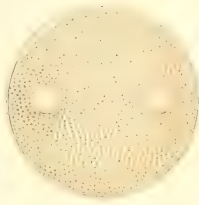


Fig. 25.

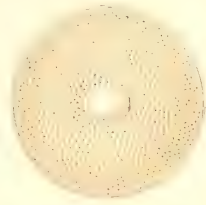


Fig. 26.

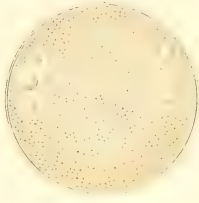


Fig. 27.



Fig. 28.

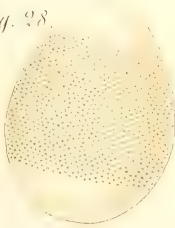


Fig. 29.

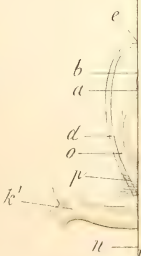
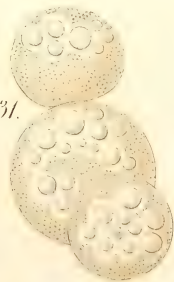


Fig. 30.

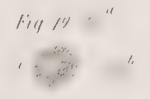
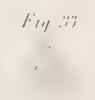
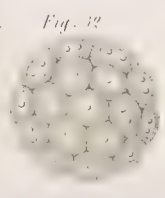
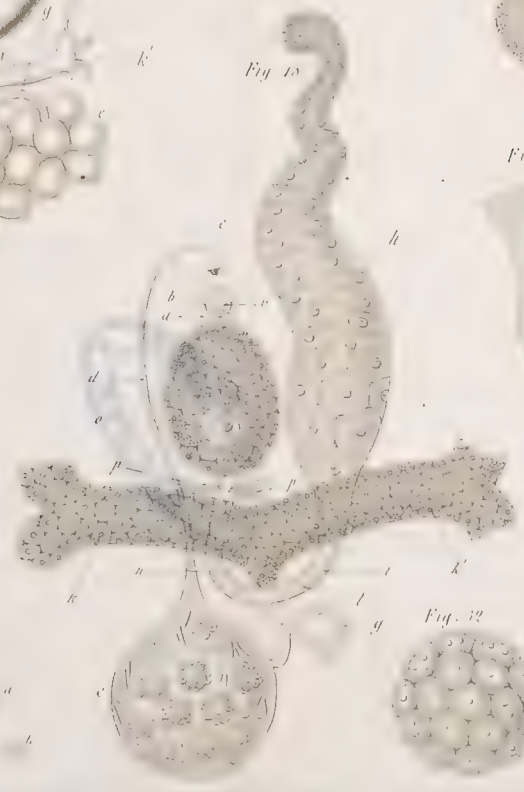
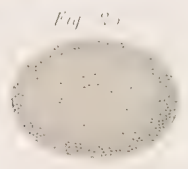
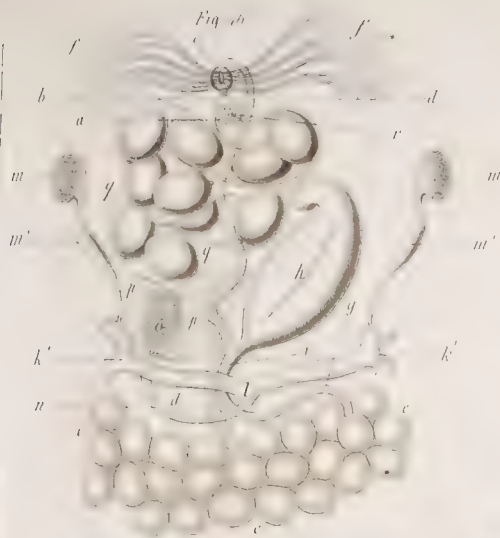


Fig. 31.













## Beiträge zur Morphologie der Spongien.

Von

Prof. **El. Metschnikoff** in Odessa.

Nachdem bekanntlich LEUCKART im Jahre 1854 den Gedanken aussprach, dass die Spongien ihre nächsten Verwandten unter den colonialen Polypen haben<sup>1)</sup>, hatten sich mehrere ausgezeichnete Zoologen von der Wahrheit überzeugt, dass der anatomische Bau der Schwämme keineswegs so einfach ist, wie man es früher angenommen hat. LIEBERKÜHN<sup>2)</sup> und OSCAR SCHMIDT<sup>3)</sup> kamen beide zu dem Schluss, dass das Individuum bei den Spongien keineswegs in Form einer amöboiden oder monadoiden Zelle auftritt, sondern dass dasselbe ein zusammengesetztes Ganze bildet, dem bewimperten Schwammembryo oder einem Schwamm mit einer einzigen Auswurfsöffnung entsprechend. LIEBERKÜHN qualifizierte die Gewebe der Spongienlarven als »Epidermis« und »Parenchym«, womit die Analogie mit anderen höheren Organismen schon deutlich angegeben war. Die Untersuchungen von KÖLLIKER<sup>4)</sup> zeigten dann, dass die Gewebe im Schwammkörper bei weitem höher organisirt sind als bei irgend einem echten Protozoon, und wenn er auch die Classe der Schwämme zu den letzteren stellte, so sprach er doch zugleich die Ueberzeugung aus, dass »die Organe der Spongien, die Samenkapseln, Eikapseln, Wimpercanaäle und die Wassercanaäle überhaupt, und die Gesamtorganisation, sowie die physiologischen Verhältnisse derselben gewiss ganz von denen der Pflanzen abweichen und am meisten an die der einfachsten Coelenteraten sich anschliessen«. In seinem Bericht über diese, sowie über die im Jahre 1865 erschienene ausgezeichnete Abhandlung von LIEBERKÜHN betonte LEUCKART<sup>5)</sup>, dass, wenn die

1) Archiv für Naturgeschichte, 1854. Bd. II, p. 474.

2) Archiv für Anatomie, Physiologie etc. 1863. p. 729.

3) Supplement der Spongien des adriatischen Meeres. 1864. p. 16.

4) Icones histiologicae. Erste Abtheilung. 1864. p. 46—51, und 73, 74.

5) Jahresbericht für 1864 u. 1865, im Archiv f. Naturgeschichte. 1866. Bd. II, p. 418—427. p. 488—497.

Schwämme am nächsten mit den Coelenteraten verwandt sind, so müssen sie auch zu diesen im System gestellt werden, wie er es seit Jahren bereits gethan hat. Zugleich suchte er die neuen Ergebnisse zu Gunsten seiner Ansicht zu verwerthen und kam schliesslich zu dem Resultate, dass »der histologische Unterschied zwischen Hydra und Actinia kaum minder beträchtlich sein dürfte als zwischen Hydra und Spongia«.

Seitdem es von mehreren Forschern festgestellt und angenommen war, dass das Individuum bei den Schwämmen mit einem Osculum und einem ganzen Höhlensystem versehen und aus wenigstens zwei verschiedenen Geweben zusammengesetzt ist, musste die Ueberzeugung von einer höheren Stelle der Spongienclasse im System immer mehr Boden gewinnen, und wenn noch nicht alle sogenannten wissenschaftlichen Zoologen die Schwämme geradezu als Coelenteraten ansehen wollten, so waren die meisten doch darüber einverstanden, dieselben für viel höher organisirt als echte Protozoen zu halten. Selbst OSCAR SCHMIDT, welcher stets der Ansicht gefolgt war, dass die Schwämme zu den Protozoen gestellt werden müssen, äusserte sich im Jahre 1866, nachdem er die Ringmuskelfasern bei den ersteren entdeckte, folgendermassen <sup>1)</sup>: »Es liegt hier das erste wohl constatirte Beispiel des Vorkommens contractiler Fasern im Körper der Spongien vor; ein Umstand, auf welchen behufs der Würdigung der Stellung der Spongien das grösste Gewicht zu legen ist, und wodurch sie sich weit über die Radiolarien und wohl auch über die Infusorien erheben«. Auf der im Jahre 1865 stattgefundenen Naturforscherversammlung in Hannover haben sich VAN BENEDEN und CLAUS für die Coelenteratennatur der Spongien ausgesprochen, und wenn auch der letztgenannte Forscher noch nicht gewagt hat dieselben in seinem Handbuche zu den Coelenteraten zu stellen, so äusserte er sich doch über diese Frage ausdrücklich in folgenden Worten <sup>2)</sup>: »Ueberhaupt erscheint die Verwandtschaft beider Gruppen (Schwämme und Polypen) so gross, dass selbst die Zusammenstellung der Spongien mit den Coelenteraten vieles für sich hat«.

Zu gleicher Zeit, als in Deutschland der Umschwung älterer Ansichten über den morphologischen Bau der Spongien stattfand, bemerkte man auch in Frankreich Spuren einer analogen Erscheinung. Im Jahre 1866 veröffentlichte GRAVE <sup>3)</sup> eine kurze Mittheilung über den Bau der Schwämme, worin er sagt, dass die Ansicht, wonach die Weichtheile

1) Zweites Supplement der Spongien des adriatischen Meeres. 1866. p. 3.

2) Grundzüge der Zoologie. Erste Lieferung der ersten Auflage. 1866. p. 52.

3) Comptes rendus de l'Academie des Sciences de Paris. Tome 63, 1866, p. 54.

der Schwämme aus einem einzigen gelatinösen Gewebe bestehen sollen, unrichtig sei, dass man im Gegentheil drei, vielleicht auch vier besondere Gewebeschichten bei ihnen unterscheiden kann. Die erste Schicht bezeichnet GRAVE als Epidermis (*couche épidermique*) und beschreibt sie als eine feine, durchsichtige, aus Zellen bestehende Membran; ähnlich soll auch die dritte oder innerste Schicht sein, während die mittlere, welche die ansehnlichste von allen ist, aus gelben Zellen bestehen und unregelmässige Hohlräume enthalten soll. Leider ist die Beschreibung des Verfassers zu kurz und überhaupt zu mangelhaft, so dass man sich nicht wundern muss, dass seinen Angaben nur wenig Aufmerksamkeit geschenkt worden ist. Es wäre aber sehr interessant zu wissen, ob die von ihm angegebenen Gewebeschichten denjenigen entsprechen, welche erst in allerneuester Zeit beschrieben sind.

Im Jahre 1868 erschien ein Aufsatz von MIKLUCHO-MACLAY<sup>1)</sup> über einen Kalkschwamm — *Guancha blanca* —, dessen Eigenthümlichkeiten MIKLUCHO bewogen, sich der Ansicht von LEUCKART über die Coelenteratennatur der Spongien anzuschliessen. Obwohl der Verfasser nicht viel Neues für diese Auffassung beizubringen im Stande gewesen (seine anatomischen Angaben enthielten nichts, was nicht bereits in LIEBERKÜHN's Abhandlung enthalten war und seine physiologische Beobachtung über die Rolle des Osculum konnte nicht viel Gewicht für die Frage haben, zumal sie noch nicht von anderer Seite bestätigt war), konnte er doch mehrere Anhänger für die von ihm vertretene Ansicht gewinnen, und unter anderen auch seinen Lehrer, HAECKEL, welcher erst kurz vorher die ganze Classe der Schwämme aus dem Thierreiche ausgestossen hatte<sup>2)</sup>.

Während man sich früher mit ganz allgemeinen Angaben über die Verwandtschaft der Spongien mit Repräsentanten anderer Classen begnügte, machte HAECKEL den ersten Versuch eine morphologische Vergleichung zwischen Spongien und Coelenteraten (namentlich Corallen und Hydropolypen) in's Einzelne durchzuführen. Im Jahre 1869 erschien seine erste vorläufige Mittheilung<sup>3)</sup>, worin als eins der Hauptresultate angegeben war, dass die Schwämme zweiblättrige Thiere seien, deren skeletgebende Schicht dem Ectoderm, und die geißeltragende innere Epithelschicht dem Entoderm der übrigen Thiere, namentlich Coelenteraten entspreche. Der Ton der darauf bezüglichen Anga-

1) Jenaische Zeitschrift für Medicin und Naturwissenschaft. 1868. p. 224.

2) In seiner ihm eigenthümlichen apodictischen Weise sagte HAECKEL im Jahre 1866: »Die Aehnlichkeit (der Spongien) mit den letzteren (Coelenteraten) ist aber offenbar bloß Analogie, keine Homologie.« (Generelle Morphologie Bd. II, p. XXIX.)

3) Jenaische Zeitschrift Bd. V, p. 207.



ben war so entschieden und sicher, dass alle Zweifel in der Richtigkeit derselben beseitigt erscheinen mussten. Folgende Stelle kann als Beispiel angeführt werden. »Obwohl in dem Ectoderm der reifen Kalkschwämme die fast homogen erscheinende, beinahe structurlose, von Kernen und Skeletnadeln durchsetzte Grundsubstanz keinerlei Spur von den verschmolzenen, sie zusammensetzenden Zellen mehr erkennen lässt, ist dieselbe dennoch wirklich aus ursprünglich getrennten Zellen durch nachträgliche Verschmelzung derselben entstanden, wie die Ontogenie der Embryonen und Larven deutlich beweist« (l. c. p. 227). Von vorn herein schien mir diese Ansicht sowohl mit meinen eigenen, wie mit den früheren Beobachtungen von LIEBERKÜHN über die Entwicklung der Schwämme im Widerspruch; ich musste aber meine Zweifel unterdrücken eben wegen der so grossen Sicherheit der HAECKEL'schen Behauptungen. Wie gross war aber meine Ueberraschung, als ich aus der im Jahre 1872 erschienenen Monographie der Kalkschwämme<sup>1)</sup> erfuhr, dass das erwähnte Hauptresultat nebst mehreren anderen nicht vermittelt der von der Naturforschung angenommenen, sondern mit der von HAECKEL adoptirten naturphilosophischen Methode gewonnen wurden. Deshalb entschloss ich mich<sup>2)</sup> gegen HAECKEL zu protestiren, und suchte den Beweis zu liefern, dass eine ganze Reihe seiner in der Monographie der Kalkschwämme enthaltenen Behauptungen nicht stichhaltig ist. Unter anderem unterwarf ich auch die Ansicht HAECKEL's über die Homologie der Spongiengewebe einer Kritik und kam dabei zu dem Schluss, dass die skeletgebende Schicht unmöglich mit dem Ectoderm anderer Thiere verglichen werden kann, dass sie vielmehr dem Mesoderm derselben entspricht<sup>3)</sup>. Dadurch wurde auch die Ansicht HAECKEL's widerlegt, dass die Spongien zweiblättrige Thiere seien und deshalb am nächsten an den Urzustand der sogenannten Metazoen angrenzen sollen. Ich suchte vielmehr zu beweisen, dass den Schwämmen sämtliche drei Blätter zukommen, wovon aber das erste (Ectoderm) nur provisorisch während des Larvenlebens (wenigstens bei den Kieselschwämmen) auftritt. Diese letztere Behauptung hat sich nicht bestätigt, während die allgemeinere Ansicht über die Dreiblättrigkeit der

1) Die Kalkschwämme. Eine Monographie. Berlin 1872.

2) Diese Zeitschrift Bd. XXIV. 1874. p. 4.

3) Durch Versehen haben einige Autoren gemeint, als ob ich die Behauptung über die Homologie der skeletgebenden Schicht bei den Schwämmen mit dem Mesoderm anderer Thiere lediglich auf histologischer Uebereinstimmung basirt habe. Als Hauptargument diente mir (l. c. p. 40) die Entwicklung der Kieselschwämme, wo die parenchymatische skeletgebende Schicht von einer schon von LIEBERKÜHN als solche genannten Epidermis (also Ectoderm) überzogen ist.

Schwämme, sowie über die Unmöglichkeit, die Meinung von HAECKEL über das Ectoderm der Schwämme anzunehmen, sich Dank den ausgezeichneten Untersuchungen FRANZ EILHARD SCHULZE's<sup>1)</sup> vollkommen bewahrheitet hat. Diesem Forscher ist es gelungen das wahre Ectoderm bei einem Kalkschwamm (*Sycandra raphanus* H.) zu entdecken und damit den endgültigen Beweis zu liefern, dass dieses Thier im erwachsenen Zustande aus drei Blättern besteht, wovon das mittlere eben die skeletgebende Schicht darstellt. FR. E. SCHULZE hat leider unterlassen die übrigen Schwämme auf das Ectoderm zu prüfen, und wenn es aus seinen Untersuchungen, sowie aus früheren Beobachtungen über die Epidermis der Kieselschwammlarven a priori sehr wahrscheinlich geworden ist, dass das von ihm beschriebene Ectoderm den Spongien allgemein zukommt, so müsste doch dieser Schluss durch Beobachtung controlirt werden. Um diese Lücke möglichst auszufüllen, habe ich zwei von mir lebend erhaltene Schwammarten, *Reniera aquaeductus* und *Halisarca spec.?* untersucht. An frischen Präparaten konnte ich keine sicheren Resultate erhalten, als ich aber dieselben mit einprocentiger Höllensteinlösung behandelte, so bekam ich sogleich das schönste Bild eines Ectodermzellenüberzuges, so wie er von SCHULZE für *Sycandra* angegeben ist. Solche Präparate zeigte ich auch meinen Collegen KOWALEWSKY und REPIACHOFF, welche sich sogleich von der Existenz eines Ectoderms bei den genannten Schwämmen überzeugten. Durch Einwirkung einer halbprocentigen Goldchloridlösung konnte ich auch das dünne Ectoderm zur Anschauung bringen, nur waren bei dieser Behandlung die Contouren weniger deutlich. Nachdem nun das echte Ectoderm bei Repräsentanten von drei Ordnungen der Spongienclasse und namentlich bei dem niedersten Schwamme (*Halisarca*) entdeckt worden ist, und indem es hinreichend bekannt ist, dass die verschiedensten Schwammlarven eine Epidermis besitzen, kann der allgemeine Schluss nicht mehr bezweifelt werden, dass der Schwammclasse überhaupt ein Ectoderm in Form einer äusserst dünnen, aus platten epithelialen, kernhaltigen Zellen bestehenden Schicht zukommt. Somit fällt die Ansicht HAECKEL's über die Homologie der skeletgebenden Schicht bei den Schwämmen und die darauf basirten Schlüsse und Schemen. Selbst die dieser Ansicht zustimmenden Bemerkungen von OSCAR SCHMIDT können dieselbe nicht mehr retten. In seinem Aufsatz »Zur Orientirung über die Entwicklung der Spongien«<sup>2)</sup> sagt derselbe unter andern Folgendes: »Dass die Nadel-

1) Diese Zeitschrift Bd. XXV. 1875. Drittes Supplementheft. p. 247.

2) Diese Zeitschrift Bd. XXV. 1875. Zweites Supplementheft. p. 127.



bildung erst unterhalb derselben (d. h. der Muskelschicht) und zwar im innersten Parenchym der Larve vor sich gehe, lehrt jedes Präparat. Dass dann später, nachdem sich, wie wir uns an *Amorphina* und *Reniera* überzeugt, das Exoderm in das Syncytium verwandelt und im Innern erzeugte Nadeln in diese Aussenschicht getreten sind, auch und vorzugsweise in dieser Aussenschicht die Hartgebilde entstehen, ist eben so gewiss« (p. 139). Die erste Hälfte dieses Passus kann ich vollkommen bestätigen, wie es auch in meinem ersten Aufsatz hervorgehoben worden ist. Die zweite Hälfte aber, worin sich OSCAR SCHMIDT für die HAECKEL'sche Ansicht über die Verwandlung der Larvenepidermis in das skeletgebende sogenannte Syncytium ausspricht, kann jetzt, nachdem das echte Ectoderm bei den Schwämmen (darunter auch bei einer *Reniera*) entdeckt worden ist, eben so wenig festgehalten werden als die frühere Ansicht, der ich mich auch angeschlossen habe (l. c. Anmerkung zu p. 10), dass die Larvenepidermis bei der Verwandlung vollkommen verschwindet. Die Epidermis der Larve bleibt auch beim erwachsenen Thiere bestehen, nur verwandelt sie sich in eine äusserst dünne Lamelle, welche bisher nur bei *Sycandra raphanus* ohne Hilfe der Reagentien beobachtet werden konnte. Da aber OSCAR SCHMIDT ebenso wie ich selbst und alle andern Beobachter vor FR. E. SCHULZE weder Gold noch Silber bei der Untersuchung benutzten, so konnten wir auch keine richtigen Bilder erhalten. Das wird deutlich durch die Figuren 22 u. 23 (Tafel X) von OSCAR SCHMIDT, worauf er seine Meinung über die Verwandlung der Epidermis in Syncytium stützte, bewiesen.

Es bleibt noch sehr viel über das Ectoderm der Spongien zu untersuchen; die Hauptsache kann aber als ausgemacht angesehen werden. Ich gehe deshalb zur Frage über das Mesoderm über. Die von HAECKEL so oft in apodictischer Weise geäusserte Ansicht, dass »den Spongien das mittlere Blatt (Mesoderm) ganz fehlt«, kann aus oben angeführten Gründen nur noch eine historische Bedeutung haben. Das Mesoderm bei Spongien ist nicht nur von F. E. SCHULZE, sondern auch von OSCAR SCHMIDT angenommen worden. Der zuletzt genannte verdiente Spongologe versteht darunter aber nicht die skeletgebende Schicht, sondern nur die von ihm bei der *Amorphinalarve* entdeckte Muskelschicht, wie es aus folgenden Worten hervorgeht: »METSCHNIKOFF's Parallelisirung des skeletgebenden Theiles der Larven der Kiesel-spongien mit dem Mesoderm der Coelenteraten ist verfehlt. Wenn man bei den Spongien überhaupt von einem Mesoderm sprechen kann, so dürfte man etwa die von mir bei *Amorphina* beobachtete Muskelzellenschicht so nennen« (l. c. p. 138). Die letzterwähnte interessante Entdeckung wird die Wissenschaft wohl mit Dank aufnehmen; die vorangehende gegen meine



Parallelsirung gerichtete Bemerkung kann dagegen nicht mehr aufrecht erhalten werden, seitdem man über das Ectoderm der Spongien in's Reine gekommen ist. Das Entoderm hat keine Schwierigkeiten verursacht und die Homologie desselben bei den Spongien (zunächst bei den von LIEBERKÜHN untersuchten Grantien) und Coelenteraten ist so deutlich und augenfällig, dass man darüber einstimmig war. LEUCKART zeigte zuerst die Parallele zwischen dem Gastrovascularsystem der Hydroiden und dem Höhlensystem der einfachsten Kalkschwämme (Jahresbericht für 1864 und 1865), HAECKEL ist aber der erste gewesen, der bestimmt ausgesprochen hat, dass die innere Geisselepithelschicht bei den Schwämmen dem Entoderm gleichzustellen ist. Diese Ansicht ist, wie gesagt, bereits adoptirt worden. Indem also weder das Ectoderm noch das Entoderm der Spongien unmittelbar die skeletogene Schicht darstellen, muss die letztere als Mesoderm qualificirt werden.

Seit langer Zeit habe ich schon vermuthet, dass die verbreitete Ansicht über die Beschaffenheit der skeletogenen Schicht nicht sicher begründet und auch unrichtig sei. Nachdem ich mich aber überzeugte, dass diese Schicht dem Mesoderm anderer Thiere (zunächst Coelenteraten und Echinodermen) entspricht, drängte sich mir die Vermuthung auf, dass die zwischen den Zellen mächtig entwickelte Gallertmasse, welche man so gern für Sarcoderm oder amorphes Protoplasma ansah, in Wirklichkeit am nächsten mit der Gallerte der Medusen und anderen Coelenteraten verwandt ist. Um diese Vermuthung zu prüfen, habe ich im October 1874 einige Untersuchungen angestellt, deren Resultate sollen nun mitgetheilt werden.

Indem die concentrirte Salpetersäure ein ausgezeichnetes Reagenz für Protoplasma ist, untersuchte ich dünne Lamellen der *Reniera aqueductus* mit Hinzuthun einiger Tropfen derselben. Zur Controle legte ich auf denselben Objectträger eine *Gromia Dujardinii* mit ausgestreckten Pseudopodien, welche bekanntlich aus völlig homogenem und körnchenlosem Protoplasma bestehen. Nach dem Hinzusetzen der Salpetersäure färbten sich die zelligen Elemente<sup>1)</sup> (d. h. die Mesodermzellen und die Geisselzellen) gelb, während die dazwischen liegende ungeformte Substanz durchsichtig blieb und nur an den Rändern etwas zusammenschrumpfte. Bei *Gromia Dujardinii* färbten sich die Pseudopodien in's Braune und bekamen dabei ein feinkörniges Aussehen. Als ich eine kleine *Eucope* zum Vergleichen herbeizog, bemerkte ich,

1) Die betreffenden Versuche sind noch zu der Zeit gemacht worden, als man das Ectoderm bei erwachsenen Spongien noch nicht kannte. Deshalb müssen sämtliche Angaben nur auf das Meso- und Entoderm bezogen werden.

dass die Salpetersäure deren sämtliche Gewebe in's Gelbe färbte, dass die Gallerte dagegen durchsichtig blieb und sich dann auflöste.

Bei der Einwirkung concentrirter Schwefelsäure werden sämtliche Zellen der Reniera anfangs sehr blass und sammeln sich in einem Haufen zusammen. Einige von ihnen erhalten noch ihre Contouren, während andere in eine gemeinsame gelbliche, körnchenreiche Masse zusammenfliessen. Die ungeformte Zwischensubstanz löst sich dabei vollständig auf. Am folgenden Tage treten die Zellencontouren wieder schärfer hervor. Durch Schwefelsäurewirkung werden die Pseudopodien der *Gromia Dujardinii* steif, noch etwas blasser wie früher und erhalten dabei ganz deutlich ihre Contouren, welche auch am folgenden Tage merklich bleiben. Durch die Einwirkung derselben Substanz auf *Eucope* löst sich der ganze Körper vollständig auf.

Bei gleichzeitiger Einwirkung der concentrirten Aetzkalklösung auf ein Stück von *Reniera aquaed.* und *Gromia Dujard.* lösten sich die Pseudopodien der letzteren sogleich auf; bald darauf geschah dasselbe auch mit sämtlichen zelligen Elementen des Schwammes, während die ungeformte Substanz bestehen blieb und nur an einigen Stellen unregelmässige Contouren zeigte. — Eine in Aetzkalklösung gelegte kugelförmige *Halisarcaknospe* verlor alsbald ihre gesammten Zellen und behielt ausser der dicken Cuticula nur noch die innere formlose Gallertmasse. In einem solchen Zustande konnte ich diese Knospe drei Tage beobachten. — Auf *Eucope* wirkt Aetzkali in ganz ähnlicher Weise, indem es nur die Medusengallerte unaufgelöst erhält.

Beim Färben der Schwämme mit Indigocarminlösung oder mit Jod bleibt die formlose Substanz entweder ganz farblos oder sie färbt sich nur wenig, bei weitem schwächer als die zelligen Elemente. In Bezug auf Indigocarmin hat Prof. KOWALEWSKY dieselbe Erfahrung gemacht.

Aus mitgetheilten Versuchen geht zur Genüge hervor, dass die zwischen den Mesodermzellen der Schwämme liegende formlose Substanz keineswegs Protoplasma, sondern einen mit der Medusengallerte am nächsten verwandten Stoff darstellt. Diesen Schluss kann ich leider einstweilen noch nicht auf sämtliche Spongien, namentlich auf Kalkspongien, mit Bestimmtheit ausdehnen, indem ich in den letzten Jahren keine lebenden Kalkschwämme erhalten konnte; es ist wohl aber kaum anzunehmen, dass sie sich in der Hauptsache anders als die von mir untersuchten Schwämme verhalten werden. In sehr vielen Beziehungen erinnert die Gallertsubstanz der Spongien an die amorphe Grundmasse der von Prof. CIENKOWSKY entdeckten und genau untersuchten Labyrinthhulen<sup>1)</sup>. Obwohl die Bewegungen dieser Masse rein passiv sind,

1) Archiv für mikroskopische Anatomie. 1867. p. 274.



indem sie den activen Bewegungen der zelligen Elemente folgt, so ist doch die äusserliche Aehnlichkeit derselben mit Protoplasma so auffallend, dass sie von Prof. CIENKOWSKY einige Zeit für echtes Protoplasma gehalten wurde.

Es ist nicht zu verkennen, dass das von mir über die Spongien-gallerte erlangte Resultat von Neuem die Ansicht unterstützt, nach welcher die skeletogene Schicht der Spongien die nächste Aehnlichkeit mit dem Mesoderm verschiedener echter Coelenteraten aufweist.

Aus dem bisher Gesagten kann man also den Schluss ziehen, dass die Spongien überhaupt dreiblättrige Thiere, ebenso wie ihre nächsten Verwandten, d. h. Coelenteraten im engen Sinne, sind, ferner, dass das Mesoderm nicht nur allgemein den Schwämmen zukommt, sondern oft sogar bei den skeletlosen Repräsentanten eine hervorragende Stellung annimmt.

Bei der Anwendung dieser Hauptergebnisse der Morphologie der Spongien auf die Beurtheilung der Larvenformen ergibt sich sogleich, dass die von mehreren Forschern bei einer ganzen Reihe von Kiesel-spongien beobachteten Larven (bei *Spongilla*, *Esperia*, *Reniera*, *Raspailia*, *Amorphina*) immer aus nur zwei Blättern, und zwar Ecto- und Mesoderm zusammengesetzt erscheinen. Dasselbe gilt auch für *Halisarca* und *Chalina*, bei welchen, ebenso wie bei den vorher genannten Kiesel-spongien, das Entoderm (d. h. die Wimpercanäle, resp. Wimperkörbe) erst nachträglich aus Mesoderm entsteht, wie es unsere mit Prof. KOWALEWSKY gemeinschaftlich im Jahre 1874 ausgeführten Beobachtungen am Klarsten gezeigt haben <sup>1)</sup>.

Die Entwicklungsgeschichte der Kalkschwämme ist noch bei weitem nicht so aufgeklärt wie die der übrigen Schwämme, so dass man sich über die Deutung ihrer Larventheile einstweilen noch keine definitive Meinung bilden kann. Das Einzige steht unbezweifelt fest, dass die freischwimmenden Larven der meisten bisher beobachteten Kalkspongien zweiblättrig sind. Anders steht die Sache in Bezug auf die Deutung der beiden Blätter solcher Larven. HAECKEL, der erste, der sich darüber ausgesprochen hat, hat die geisseltragende Schicht für Ectoderm, die geissellose dagegen für Entoderm gehalten. Mit demselben Namen bezeichnete auch F. E. SCHULZE die beiden Blätter der *Sycandralarve*, was Herrn HAECKEL Veranlassung gegeben hat zu sagen, dass der erstgenannte Forscher seine Meinung im Wesentlichen bestätigte <sup>2)</sup>. Dem ist

1) Die Resultate dieser Untersuchungen sollen demnächst veröffentlicht werden.

2) Jenaische Zeitschrift, Bd. IX. 1875. p. 500. Dieselbe Meinung wurde neuerdings von RAY-LANKESTER in Quarterly Journal of microscopical Science wiederholt.



aber nicht so. Unter dem Namen »Ectoderm« versteht F. E. SCHULZE etwas ganz anderes als das »Ectoderm« von HAECKEL. Das letztere ist bekanntlich die skeletogene Schicht, welche von F. E. SCHULZE für Mesoderm gehalten wird, d. h. für ein Keimblatt, welches von HAECKEL für Spongien gar nicht angenommen worden ist. Nur in Bezug auf die Deutung des Entoderms stimmen die beiden Forscher überein, aber es ist leicht einzusehen, dass gerade über diesen Punkt die Beobachtungen von F. E. SCHULZE am wenigsten ausreichen. Er sagt selbst, dass das erste von ihm untersuchte festgesetzte Stadium sich von der Gastrula »sehr wesentlich durch die Umbildung des Ectoderms und das Auftreten der Kalknadeln unterscheidet« (l. c. p. 274). Eben deshalb äussert sich der verehrte Forscher nur muthmasslich über die Bildung des Kalkskelets, wie es aus folgenden Worten hervorgeht: »zwischen Ectoderm und Entoderm scheidet sich eine dünne Lage hyaliner Substanz aus, in welcher wahrscheinlich zuerst die dünnen, nadelförmigen Kalkspicula angelegt werden« (l. c. p. 276). Diese Vermuthung kann nun nicht angenommen werden, vor Allem deshalb, weil ich wiederholt freischwimmende Sycndralarven mit bereits fertigen Kalknadeln in der geissellosen Schicht (»Entoderm« von HAECKEL und SCHULZE) auffand, auf einem Stadium, wo noch keine Spur von einer hyalinen Zwischenschicht vorhanden war<sup>1)</sup>. Diese Beobachtung ist neuerdings durch GOETTE<sup>2)</sup> bestätigt worden, und es kann somit kein Zweifel mehr bleiben, dass die Schicht geisselloser Zellen (ob ganz oder nur theilweise?) dem Mesoderm entspricht. Ich komme nun zu dem Schlusse, dass die Deutung der Keimblätter bei den Kalkschwammlarven bei SCHULZE mit der HAECKEL'schen nur in Bezug auf das Entoderm übereinstimmt, wo eben die Meinung beider Forscher nicht festgehalten werden kann; dass dagegen in Bezug auf das Ectoderm die Ansichten derselben auseinandergehen. Wenn ich mich gegen die Meinung von F. E. SCHULZE über die skeletogene Schicht bei den Larven aussprechen müsste, so kann ich mich viel eher seiner Ansicht über das Ectoderm derselben anschliessen. Damit will ich durchaus nicht sagen, dass meine im Jahre 1868 ohne alle vorgefasste Meinung gemachten Beobachtungen falsch seien. Hätte ich damals das echte Ectoderm bei den erwachsenen Schwämmen gekannt, oder hätte uns der Monograph der Kalkschwämme, HAECKEL, über das Vorhandensein eines solchen belehrt, so würde ich mich natürlich

Es ist Schade, dass derselbe sich nicht auf eigene Beobachtungen stützte, sondern ohne Weiteres die Aeusserungen HAECKEL's angenommen hat. Er hätte meiner Meinung nach besser gethan, wenn er den Schluss der Polemik abgewartet oder wenigstens den ausführlichen Aufsatz von F. E. SCHULZE vollständiger benutzt hätte.

1) Diese Zeitschrift, 1874, p. 3 und Tafel I, Fig. 7.

2) Mitgetheilt von OSCAR SCHMIDT im Archiv für mikroskop. Anatomie Bd. XII. 1876. p. 553.

nicht mit der Zweiblättrigkeit sämtlicher von mir gesehenen Stadien beruhigt haben. Ich würde mich dabei gefragt haben, woher denn das echte Ectoderm des erwachsenen Schwammes kommt und würde deshalb meine Beobachtungen für lückenhafter gehalten haben, als ich es gethan habe. Nicht sowohl die entwicklungsgeschichtlichen Beobachtungen von F. E. SCHULZE, als vielmehr das Auffinden des Ectoderms bei dem erwachsenen Schwamm haben mich zur Vermuthung geführt, dass die mit Kalknadeln versehenen Larven, die ich als Ausgangspunct bei meinen Untersuchungen nahm, eben in Folge der zu frühen Skelettbildung nicht vollkommen normale Stadien sind: anstatt sich in's Innere einzuziehen, müsste die skelettragende Schicht dabei stets aussen bleiben und bei ihrem Wachsthum die geißeltragende Schicht allmählig überwachsen, wie es die von mir l. c. auf Fig. 7 und 8 abgebildeten Larven zeigen. Man muss sich übrigens einstweilen noch aller Speculationen darüber enthalten, indem es nach der Entdeckung des Ectoderms bei den erwachsenen Spongien zur dringendsten Nothwendigkeit geworden ist, die Entwicklungsgeschichte der Schwämme überhaupt, namentlich aber die Metamorphose der Kalkschwämme erneuerten Untersuchungen zu unterwerfen.

Obwohl die Beobachtungen und Schlüsse der citirten Autoren in Bezug auf die Verwandlung der Kalkschwämme noch in manchen Puncten auseinander gehen, so stimmen doch OSCAR SCHMIDT sowohl wie F. E. SCHULZE und ich selbst darin überein, dass die festgesetzten jungen Kalkschwämme keineswegs mit der von HAECKEL angenommenen und in seiner Monographie weder beschriebenen noch abgebildeten sogenannten *Ascula* identificirt werden können. Nach der in der vierten Auflage seiner »Natürlichen Schöpfungsgeschichte« von HAECKEL gegebenen Abbildungen der *Ascula* zu urtheilen (der Verfasser sagt nicht, ob diese auf l. c. Taf. XVI, Fig. 7 u. 8 ausgeführten Abbildungen nach der Natur oder nach seiner Einbildung gemacht worden sind; das letztere ist jedenfalls wahrscheinlicher), soll dieselbe eine verlängerte Gestalt, eine am vorderen Pole liegende »Mundöffnung« und zwei aus sehr deutlichen Zellen bestehende Schichten haben. Man soll nur die Fig. 44 (Taf. IX) von OSCAR SCHMIDT, die Fig. 25, 26 von F. E. SCHULZE und die Figuren 10—14 von mir, sowie den darauf bezüglichen Text zu Rathe ziehen, um sich sofort davon zu überzeugen, dass unsere sämtlichen Wahrnehmungen den Angaben HAECKEL's widersprechen. Keiner von uns hat weder die verlängerte Körperform, noch die am oberen Pole gelegene »Mundöffnung« (welche nach HAECKEL direct aus dem Urmunde der *Gastrula* hervorgehen soll) gesehen, und selbst ein so erfahrener Histologe wie F. E. SCHULZE konnte nur undeutlich die zelligen Elemente unterscheiden, abgesehen schon vom Kern und Kernkörperchen, welche



auf den Abbildungen von HAECKEL so scharf gezeichnet sind <sup>1)</sup>. Aus unseren sämtlichen Wahrnehmungen lässt sich vielmehr der Schluss ziehen, dass die Verwandlung bei den Kalkschwämmen von einer Reihe innerer, zum Theil noch unerforschter Vorgänge begleitet wird, dass sie also keineswegs so einfach verläuft, wie es HAECKEL erschlossen hat.

So unvollständig unsere Kenntnisse über die Morphologie der Schwämme auch sind, so können wir doch schon sehen, dass die in positiver Richtung gewonnenen Ergebnisse als viel dauerhafter als die vermittelt der naturphilosophischen Methode von HAECKEL erlangten Ansichten sich ergeben. Es müssen nunmehr nicht blos die Anschauungen des letzteren über die Morphologie der erwachsenen Schwämme, sondern auch seine Ansichten über die Entwicklung der Kalkspongien und ihre Beziehungen zu anderen Larvenformen umgeändert werden. Indem es bekannt geworden ist, dass die flimmerlose Zellschicht der Larve sich direct bei der Skelettbildung betheiltigt, kann unmöglich die vollkommene Parallele zwischen den Kalkschwammlarven und den Gastrulae der echten Coelenteraten mehr bestehen. Ebenso kann nicht mehr von einem directen Uebergange des Urmundes in das Osculum, ferner von einer principiellen Zweiblättrigkeit des festgesetzten Schwammes, resp. von einem Stehenbleiben des Olynthus auf einem primitiven gastrula-ähnlichen Stadium u. s. w. die Rede sein <sup>2)</sup>. Im Gegentheil, vom Standpunkte HAECKEL's betrachtet, müssen jetzt die Schwämme ebensowohl als ihre Larven in Folge ihres mächtig entwickelten Mesoderms als Geschöpfe angesehen werden, welche durch Coenogenese äusserst umgestaltet worden sind und sich durchaus von der Urform entfernt haben <sup>3)</sup>.

1) Man kann jetzt darüber urtheilen, ob ich Recht hatte, als ich (l. c. p. 6) die Vermuthung aussprach, dass HAECKEL die Ascula gar nicht kannte. HAECKEL spricht darüber seine Verwunderung aus, aber, wie ich glaube, mit Unrecht.

2) Es ist daher leicht einzusehen, dass die Meinung HAECKEL's vom »dauernden Gewinn« der Monographien (Monographie der Kalkschwämme, I, p. 459) eben auf sein eigenes, nach naturphilosophischer Methode verfasstes Werk nicht passt. Ich kann vollkommen das Urtheil von OSCAR SCHMIDT unterschreiben, wenn er sagt, »dass wir, statt durch HAECKEL's Monographie mit den Kalkschwämmen völlig in's Reine gekommen zu sein, vielmehr von vorn anfangen müssen uns über ihre Stellung und Abstammung zu orientiren« (Ausland, 1876. Nr. 7. p. 135).

3) Es ist übrigens leicht einzusehen, dass auch bei sogenannten Archigastrulae coenogenetische Vorgänge stattfinden. Man muss nur die sogenannten Archigastrulae bei so nahe verwandten Thieren, wie z. B. Pentacta (nach KOWALEWSKY) und Synapta (nach KROHN) mit einander vergleichen, um sich zu überzeugen, dass der »Urmund« der ersteren dem definitiven Munde entspricht, während dasselbe Organ bei der letzteren dem After der Auricularia, resp. der Synapta selbst entspricht. Der Urmund der Gastrula bei Amphiura wird zum definitiven Munde, bei den Ophiuriden mit Metamorphose dagegen zum After des Pluteus u. s. w. Es ist eben nichts weniger als bewiesen, dass »die palingenetische Keimform rein und unverfälscht in der einfachen Archigastrula vorliegt (Jen. Zeitschr. IX, p. 495), und dass die Archigastrulae bei verschiedenen Thieren »identisch« oder einmal wirklich homolog sind«.



# Ueber die Entwicklung des Unterkiefers der Säugethiere.

Von

Dr. J. Brock.

(Aus dem mikroskopischen Institute zu Würzburg.)

Mit Tafel XIX u. XX.

Seit den ersten genaueren Nachrichten über die Entwicklung des Unterkiefers bei REICHERT <sup>1)</sup> hat es bis auf unsere Tage als ausgemacht gegolten, dass derselbe den Bindegewebsknochen des Schädels beizuzählen ist, also keine knorpelige Anlage besitzt, und auch die späteren Untersucher, von denen ich nur KÖLLIKER, BRUCH und GEGENBAUR nennen will <sup>2)</sup>, haben keinen Anlass gefunden an diesem Satze zu rütteln. Allerdings fügt schon REICHERT hinzu, dass der Gelenkfortsatz später eine Knorpelschicht trage, und nach ihm sind noch mehr solcher accessorischer Knorpelbelege aufgefunden worden, indessen stimmten alle Autoren trotz sonstiger Meinungsverschiedenheiten über Zahl und Lage derselben doch darin mehr oder minder überein, dass ihnen für das Wachsthum des Unterkiefers nur eine untergeordnete Bedeutung zuzuschreiben sei. Jedenfalls vermochte die Entdeckung dieser Knorpelbelege, welche besonders an drei Stellen: der Symphyse, dem Angulus und dem Gelenkkopf namhaft gemacht wurden, die allgemein gültige Lehre von der periostalen Entstehung des Unterkiefers nicht zu erschüttern, und noch in neuester Zeit schien dieselbe bei einer Wiederaufnahme der Untersuchungen in der ziemlich umfangreichen Arbeit von SEMMER <sup>3)</sup> im vollsten Umfange ihre Bestätigung zu finden.

1) REICHERT, MÜLLER'S Archiv 1837, p. 120.

2) Die ältere Literatur findet sich am vollständigsten bei STIEDA, Studien über die Entwicklung der Knochen und des Knochengewebes, Archiv f. mikroskop. Anat. XI, 2. 1875. Nur die STEUDENER'sche Arbeit ist sowohl bei STIEDA als auch bei STRELZOFF noch nicht berücksichtigt.

3) A. SEMMER, Untersuchungen über die Entwicklung des MECKEL'schen Knorpels und seiner Nachbargebilde, Dorpat 1872.

Um so mehr Aufsehen musste es daher machen, als schon im Jahre darauf STRELZOFF, ein Forscher, welcher gerade um die Förderung der Knochenentwicklungslehre sich nicht unbedeutende Verdienste erworben hat, mit der Behauptung hervortrat<sup>1)</sup>, dass der ganze Unterkiefer knorplig präformirt sei und dass dieser Knorpel durch directe Verknöcherung (Ossificatio metaplastica Strelz.) im Gegensatz zu der gewöhnlichen endochondralen zu Knochen werde. Auch diese letztere Behauptung musste in hohem Grade befremdend erscheinen, da die directe Knorpelverknöcherung, obwohl früher für den normalen Typus gehalten, neuerdings bei Säugern nur für gewisse Ausnahmefälle<sup>2)</sup> und beim Menschen normal gar nicht zugelassen wurde, und es konnte daher nicht fehlen, dass diese Arbeit zu erneuten Untersuchungen über die Entwicklung des Unterkiefers anregte, welche bis jetzt ein für STRELZOFF ziemlich ungünstiges Ergebniss gehabt haben.

Es erhoben sich nämlich gegen STRELZOFF's Angaben fast gleichzeitig zwei Autoren, STEUDENER und STIEDA. Der erstere<sup>3)</sup> hat nie eine knorplige Anlage des Unterkieferkörpers finden können, doch will er wegen Mangel an Material (STEUDENER untersuchte Menschenembryonen) sich gerade über diesen Punct noch nicht entscheidend äussern. Für den aufsteigenden Ast und den Gelenkkopf kann er die knorplige Anlage bestätigen, über die Bildung des Processus coronoideus finde ich keine Angabe bei ihm. Die Verknöcherung des Knorpels hält nach ihm den endochondralen Typus ein, doch giebt er zu, dass dieselbe einige Eigenthümlichkeiten zeigt, die zu der Annahme einer metaplastischen Ossification im Sinne STRELZOFF's verleiten können.

Noch weniger in Uebereinstimmung mit STRELZOFF befindet sich der zweite Autor über diesen Gegenstand, STIEDA<sup>4)</sup>. STIEDA's Untersuchungen sind an verschiedenen Thieren (Katze, Maus, Kaninchen, Schwein) gemacht und leiden an dem entschiedenen Mangel, dass STIEDA nirgends bei ein und demselben Thiere über eine hinreichende Entwicklungsreihe verfügte, wodurch er sich genöthigt sah, die an verschiedenen Thieren gewonnenen Resultate unmittelbar mit einander zu combiniren. Erwägt man aber, zu wie verschiedenen Ergebnissen

1) Dr. Z. J. STRELZOFF, Ueber die Histogenese der Knochen. Untersuchungen aus dem pathologischen Institut zu Zürich, herausgegeben v. EBERTH. Leipzig 1873, p. 45.

2) KÖLLIKER, Handbuch der Gewebelehre des Menschen. 5. Aufl. Leipzig 1867. p. 224.

3) Dr. F. STEUDENER, Beiträge zur Lehre von der Knochenentwicklung und dem Knochenwachsthum. Abhandl. der naturforsch. Gesellsch. zu Halle. Bd. XIII und Separatabdruck p. 48. Halle 1875.

4) STIEDA l. c.

allein STIEDA an den von ihm untersuchten Thieren gekommen ist, so muss man zugeben\*, dass solche Verallgemeinerungen auf einem verhältnissmässig noch unbekanntem Gebiete nicht unbedenklich sind und jedenfalls die Behauptungen des Gegners nicht entkräften können, soweit diese sich auf ein ganz bestimmtes Thier beziehen. Nach STIEDA ist der Unterkiefer ursprünglich periostal angelegt und erhält später accessorische Knorpelkerne, bei der Katze und Maus am Angulus und am Gelenkkopfe, wozu beim Kaninchen noch ein dritter an der Symphyse kommt. Die Verknöcherung dieser Knorpelkerne unterscheidet sich in nichts von der gewöhnlichen endochondralen.

Auf diese Abhandlung ist bereits eine Erwiderung von STRELZOFF erschienen<sup>1)</sup>, welche sich vorzugsweise auf dem Gebiete der persönlichen Polemik bewegt und keine neuen Thatsachen für seine früheren Behauptungen beibringt. Schliesslich will ich dann noch erwähnen, dass RUGE in einem Aufsatz<sup>2)</sup>, der sich sonst fast nur mit dem post-embryonalen Wachsthum des menschlichen Unterkiefers beschäftigt, die Bemerkung macht, dass der aufsteigende Ast beim Neugeborenen nach endochondralem Typus verknöchert.

Diese kurze Darstellung der neueren Literatur hat uns eigentlich schon auf den heutigen Standpunct der Frage geführt, ohne dass ich bis jetzt nöthig gehabt hätte, eines Werkes zu gedenken, welches durch seine gesonderte Stellung zu allen verwandten Arbeiten, auch eine gesonderte Besprechung rechtfertigen dürfte. Es ist dies ein schon 1874 veröffentlichter grösserer Aufsatz von PARKER über die Entwicklung des Schweineschädels<sup>3)</sup>. Ob diese Arbeit, die ich nirgends erwähnt finde, den oben genannten Autoren unbekannt geblieben ist, wage ich nicht zu entscheiden; aber auch wenn dies nicht der Fall sein sollte, so ist es mir doch keineswegs unerklärlich, warum sie so ganz ohne Einfluss auf die späteren gleichartigen Bestrebungen geblieben ist. Die lebhafte Discussion nämlich, welche über die Genese des Unterkiefers augenblicklich schwebt, bewegt sich noch immer fast ausschliesslich in der engen Bahn, in welche sie schon durch die erste STRELZOFF'sche Veröffentlichung, die Quelle des ganzen Streites, gelenkt worden ist, sie dreht sich nur um die Ossification des Unterkieferknorpels. Neben der Frage nach dem Verknöcherungsmodus, welche von STRELZOFF und allen

1) STRELZOFF, Ungleichmässiges Wachsthum als formbildendes Princip der Knochen. Eine Erwiderung etc. Archiv f. mikroskop. Anat. XI, 3. 1875.

2) GEORG RUGE, Beiträge zum Wachsthum des menschl. Unterkiefers. Diss. inaug. Berlin 1875.

3) K. W. PARKER, on the structure and development of the skull in the pig. Philos. transact. 1874. Vol. 164, P. 4.



seinen Nachfolgern vielleicht nicht mit Unrecht zur wichtigsten erhoben worden ist, sind die größeren morphologischen Verhältnisse — Fragen, die theilweise schon durch die Präparation ganzer Unterkiefer ohne Beihülfe des Mikroskops zu beantworten sind — so stiefmütterlich behandelt worden, als ob sie eigentlich schon abgethan wären, obgleich sie im Gegentheil von ihrer Lösung eher noch weiter entfernt sind als der histologische Theil dieses Gebietes. Neben der ausgesprochenen vergleichend anatomischen Richtung mag daher der beinahe gänzliche Ausschluss der Histologie das Meiste zu der Vernachlässigung beigetragen haben, welche die PARKER'sche Arbeit bisher unverdienter Weise erfahren hat. Ich kann die absichtliche oder unabsichtliche Hintenansetzung dieses höchst verdienstvollen Werkes nur beklagen, weil eigentlich PARKER in der richtigen Erkenntniss der größeren Verhältnisse, besonders der späteren Stadien, weiter gekommen ist als irgend Jemand vor oder nach ihm, was mir mit Hinblick auf Figuren wie P. XXXIII, 5, 6, P. XXXIV, 4, 7 etc. wohl gern zugestanden werden wird. Wie der Text der Arbeit überhaupt rein als Erklärung der zahlreichen Abbildungen aufgefasst werden kann, so zeigt er sich auch für den uns hier interessirenden Punct wenig ergiebig. Alles was über die Entwicklung des Unterkiefers gesagt wird, beschränkt sich auf eine kurze Angabe der makroskopischen Befunde, ohne dass weitere Erörterungen daran geknüpft werden. Das Auftreten von Knorpel am Unterkiefer war PARKER sowohl als auch HUXLEY, wie er angiebt, überhaupt etwas ganz Neues (p. 306), seine weiteren Angaben über den Antheil desselben an der Unterkieferbildung sind aber so unbestimmt, dass ich nicht recht verstehe, wie er in der schliesslichen Zusammenfassung plötzlich zu dem Resultate kommt, dass der ganze Ramus ascendens knorplig präformirt ist (p. 328). Die wenigen Angaben über mikroskopische Verhältnisse, die ich bei ihm finde, sind theils zu allgemein gehalten (z. B. der ganz unverständliche Passus p. 300), theils müssen sie als entschieden unrichtig bezeichnet werden (z. B. p. 316).

Man wird aus dieser kurzen Darstellung zur Genüge ersehen haben, dass die ganze ältere Lehre von der Entwicklung des Unterkiefers den Untersuchungen der Neuzeit nicht hat Stand halten können, dass aber auch noch keine neue erschienen ist, welche mit einigem Recht ihre Stelle einzunehmen im Stande wäre. Noch ist aus den vielfachen Meinungsverschiedenheiten keine sicher begründete Thatsache gewonnen worden, auf der wir weiterbauend eine endgültige Lösung der Frage anstreben könnten. Ohne mich daher mit Erörterungen über die Nothwendigkeit neuer Untersuchungen aufzuhalten, will ich lieber kurz aus-

einandersetzen, wie diese Untersuchungen beschaffen sein müssen, um die grösstmögliche Gewähr sicherer und richtiger Resultate zu bieten.

Hier glaube ich nun zunächst mit Rücksicht auf die grosse Verschiedenheit der früheren Ergebnisse die Forderung stellen zu dürfen, dass eine möglichst grosse und besonders in den früheren Foetalperioden möglichst enge Reihe von Entwicklungsstadien untersucht wird. Dies ist zwar für jede embryologische Untersuchung wünschenswerth, allein ich muss die Wichtigkeit dieser Forderung für den vorliegenden Fall noch besonders hervorheben, weil der Versuch, die Befunde von zwei etwas weiter auseinander liegenden Stadien auf inductivem Wege mit einander zu verknüpfen, zu den grössten Irrthümern führen kann, wie ich an mir selbst bei nachträglicher Untersuchung eines Zwischenstadiums oft genug erfahren habe. So war der jüngste von STRELZOFF untersuchte Foetus von 5,5 Cm. (Schwein), bei dem er den Unterkiefer schon in voller Verknöcherung begriffen fand, viel zu alt, um darauf eine Behauptung von solcher Tragweite zu gründen, wie die, dass der ganze Unterkiefer knorpelig präformirt sei. Noch weniger aber kann ich dergleichen Bedenken beim Lesen der STIEDA'schen Arbeit unterdrücken, welcher Forscher nur bei einem Thiere vier Stadien, bei allen andern aber viel weniger untersucht hat.

Hält man sich streng an die Erfüllung dieser Forderung, so wird man auch von selbst einen Fehler vermeiden lernen, den ich an allen früheren Arbeiten mehr oder minder zu rügen habe. Es ist dies eine Uebertragung der an einem Thier erhaltenen Befunde auf das andere, welche von manchen Autoren wegen der Unvollständigkeit ihrer Einzelergebnisse in einer Ausdehnung geübt worden ist, mit der ich mich nicht einverstanden erklären kann. Eine solche Uebertragung ist meiner Meinung nach nur da zulässig, wo besondere Gründe für eine Gleichartigkeit der Verhältnisse sprechen. Dies ist aber hier so wenig der Fall, dass mir eher das Gegentheil erwiesen scheint. Denn wenn STIEDA beim Kaninchen einen Symphysenknorpel findet, der beim Menschen schon längst bekannt ist, bei Mäusen und Katzen nach STIEDA selbst fehlt und beim Schweine im Foetalleben noch von keinem Beobachter gesehen worden ist, wenn auch die Bildung der Zahnrinne bei verschiedenen Thieren nach STIEDA nicht ganz dieselbe ist, so sind wir bei dem jetzigen Stande unserer Kenntnisse fast zu der Annahme gezwungen, dass hier Verschiedenheiten bestehen, auch wenn wir ihre Grösse noch nicht bemessen können<sup>1)</sup>.

1) Aehnliche Verschiedenheiten finden sich auch beim Kalbe (KÖLLIKER, Mikroskop. Anat. Bd. I. Leipzig 1830, p. 378) und beim Schafe (SEMMEI, l. c. p. 67). Ersteres hat Knorpelbelege am Condylus und Angulus, letzteres am Condylus und



Meine eigenen Untersuchungen sind aus diesen Gründen ausschliesslich an einem Thiere, dem Schweine, angestellt. Ich wurde hierdurch in den Stand gesetzt gerade die STRELZOFF'schen Angaben, welche sich fast alle auf dasselbe Thier beziehen, besser zu prüfen als es mir sonst möglich gewesen wäre. Ich hatte das Glück eine zusammenhängende Entwicklungsreihe von 3—13 Cm. langen Embryonen zur Verfügung zu haben, deren Abstand untereinander 1—2 Cm. betrug. Die von mir angewandten Untersuchungsmethoden sind folgende. Die kleineren Embryonen wurden in Chromsäure entkalkt und gehärtet, für die grösseren wandte ich nach STRELZOFF's Vorgang mit Erfolg Salpetersäure an. Von jedem Stadium suchte ich möglichst eine doppelte Schnittreihe anzufertigen, eine frontale und eine horizontale<sup>1)</sup>, deren Resultate ich dann mit einander combinirte. Ausserdem wurde von den meisten Stadien der Unterkiefer in toto präparirt und seine Beschaffenheit mit den Ergebnissen der mikroskopischen Untersuchung verglichen. Als Färbungsmittel wandte ich Carmin und Haematoxylin an, theils einzeln, theils zur Doppelfärbung combinirt. — Nach Erledigung dieser Vorfragen gehe ich jetzt zur Beschreibung selbst über.

#### Stadium I. Embryo von 3 Cm., Fig. 4.

Die ersten Spuren der Unterkieferbildung findet man bei Embryonen von 3 Cm. Länge. Es zeigt sich hier lateralwärts vom MECKEL'schen Knorpel eine einfache schmale Knochenlamelle, welche das gewöhnliche Aussehen des Bindegewebsknochens darbietet, überall und besonders an den Enden mit Osteoblasten besetzt und allseitig von einem Perioste umgeben ist, das sich schon deutlich in eine äussere und eine innere Schicht abgrenzen lässt. Diese Knochenlamelle erstreckt sich von der vorderen Vereinigungsstelle der MECKEL'schen Knorpel bis in die Gegend des späteren Gelenks, wie am besten aus dem Umstande hervorgeht, dass sie noch auf Horizontalschnitten getroffen wird, welche die Gelenkverbindung des MECKEL'schen Knorpels mit dem Ambos zeigen und sogar noch etwas darüber hinaus nach oben zu verfolgen ist. Ihre grösste Länge erreicht diese Lamelle auf Horizontalschnitten, welche auch den MECKEL'schen Knorpel in seiner ganzen Ausdehnung treffen, geht man weiter nach oben, so nimmt sie rasch ab, um in der Nähe des späteren

an der Symphyse. Die Angaben über den Sitz der Knorpelbelege bei Mäusen stimmen bei STIEDA und SEMMER überein.

1) Ich möchte diese Ausdrücke im HENLE'schen Sinne verstanden wissen. Die Ausdrücke »Längs-« und Querschnitt sind für den Unterkiefer zur kurzen und genauen Bezeichnung der Schnitttrichtung nicht anwendbar, weil jeder Längsschnitt des Körpers zugleich Querschnitt des aufsteigenden Astes ist, und umgekehrt.



Gelenks allmählig zu verschwinden. Es geht hieraus hervor, dass diese erste Unterkieferanlage schon in der Gegend des späteren Angulus eine schwache Biegung besitzt, was die Präparation der ganzen Unterkieferanlage in der That auch bestätigt (Fig. 4). Dieselbe lehrt uns zugleich, dass diese Lamelle eigentlich eine sagittal gestellte Knochenplatte darstellt, welche überall nur eine sehr geringe Dicke besitzt. Das Periost besteht aus undeutlich faserigem Bindegewebe, die äussere Schicht zeigt dicht gedrängt spindelförmige Zellen, die sich in allen Richtungen durcheinander flechten, die innere Schicht mehr zerstreut neben einzelnen exquisit spindelförmigen Elementen mehr rundliche, welche zu den am Knochen sitzenden Osteoblasten herüberleiten. Neben der erwähnten Lamelle und medianwärts von ihr, hart am MECKEL'schen Knorpel, findet sich im vorderen Theile des Körpers eine zweite kleinere in Entstehung begriffen, welche mit der ersten die Anlage der Rinne bildet, die für die Zahnsäckchen bestimmt ist. Da ich später nicht mehr ausführlich auf diesen Punct zurückkommen werde, so will ich gleich bemerken, dass diese beiden Knochenlamellen niemals so regelmässig und so früh die Rinne schliessen, wie es STIEDA von der Katze und STIEDA und SEMMER von der Maus beschrieben<sup>1)</sup>, sondern erst später unter Betheiligung secundärer, zwischen und seitwärts von ihnen entstandener Knochenlamellen sich zu derselben vereinigen. Von Knorpel ist in diesem Stadium noch keine Spur vorhanden, wohl aber ist er in seiner ersten Anlage schon im nächsten, das ich untersucht habe, mit Sicherheit nachzuweisen.

Nach diesem Befunde nun, welcher sich in vollkommener Uebereinstimmung mit denen aller älteren und neueren Untersucher befindet, mit alleiniger Ausnahme von STRELZOFF, ist es für mich sicher, dass die erste Anlage des Unterkiefers eine periostale ist und dass derselbe nicht zu den knorpelig präformirten Knochen gezählt werden darf. Wenn STRELZOFF, wie ich sicher aus seiner Arbeit schliessen zu können glaube, kein jüngeres Stadium als einen Embryo von 5,5 Cm. untersucht hat, so lässt sich seine abweichende Ansicht sehr leicht erklären, denn es möchte wohl die Ansicht eines Jeden sein, dem die früheren Stadien unbekannt sind. Man findet in der That, wie wir später sehen werden, bei einem Embryo von etwa 5 Cm. mehr Knorpel als Knochen, und auch der letztere sieht so aus, als ob er ganz allein aus dem Knorpel hervorgegangen wäre.

1) STIEDA l. c. p. 246. SEMMER l. c. p. 67.

## Stadium II. Embryo von 4 Cm.

Das Bild, welches man in diesem Stadium von dem Unterkiefer erhält, ist folgendes. Die Verknöcherung des Körpers ist bedeutend fortgeschritten. Je weiter wir auf Frontalschnitten nach hinten gehen, desto zahlreicher treffen wir Knochenbälkchen in allen Stadien des Entstehens, besonders seitlich und nach unten von der lateralen Lamelle, welche meist parallel zu ihr verlaufen und sich bald durch Querbälkchen mit ihr und unter einander in Verbindung setzen. So treffen wir gegen den Angulus hin (wenn man die erwähnte schwache Biegung des Unterkiefers schon so bezeichnen darf), schon ein ganzes System von spongios angeordneten Knochenbälkchen, welche alle dicht mit Osteoblasten besetzt sind und dadurch deutlich ein lebhaftes Wachstum bekunden. Am Angulus selbst ändert sich das Bild des Unterkiefers in eigenthümlicher Weise. Der hinter demselben gelegene Theil der primären Lamelle, welcher als Anlage des aufsteigenden Astes angesehen werden kann, ist unverändert geblieben. Dagegen ist am Angulus selbst eine dichte Ansammlung von Zellen aufgetreten, welche völlig denen der inneren Periostschicht gleichen. Dieselben wiederholen anfangs noch die netzförmige Anordnung der Spongiosabälkchen des Körpers, an welche sie sich nach vorn anschliessen; je weiter man indessen nach hinten kommt, desto mehr ändert sich das Bild, die Zellzüge werden immer breiter, die Zwischenräume immer enger, und zuletzt erinnern nur noch wenige Lücken und Buchten in der dichten, gleichmässigen Zellenanhäufung an das Spongiosanetz, welches wir soeben noch vor Augen hatten. Dieser Zellencomplex liegt aber ganz und gar innerhalb des Periostes und geht nach allen Seiten ohne scharfe Grenze in die innere Schicht desselben über; nach unten und hinten, wo der Uebergang ganz unvermerkt vor sich geht, lässt sich von den spindelförmigen Elementen der äusseren Periostschicht bis zu den runden Zellen, welche sich in dieser Ansammlung selbst finden, nirgends eine Unterscheidung zwischen den Bestandtheilen beider sicher durchführen. Nach oben und vorn hängt dieser Zellhaufen ebenso ohne scharfe Grenze mit der dichten Osteoblastenschicht zusammen, welche überall die primäre Lamelle, hier noch den einzigen Repräsentanten des aufsteigenden Astes, bedeckt. Auf weiter nach hinten liegenden Frontalschnitten erkennt man, wie diese Zellenmasse, die nichts als die erste Knorpelanlage ist, und der aufsteigende Unterkieferast, welche anfangs auf die oben geschilderte Weise mit einander zusammenhängen, unter gleichzeitiger Verkleinerung auseinanderrücken und sich zuletzt, durch einen deutlichen Zwischenraum getrennt, im Periost verlieren.

Versucht man, diese successiven Frontalschnitte zu einem idealen Bilde des Unterkiefers zu vereinigen, so erhält man den knöchernen Unterkiefer des ersten Stadiums, an dessen Angulus ein Knorpelbeleg in Bildung begriffen ist. Derselbe hat seine grösste Dicke am Angulus und verliert sich, sich rasch verschmälernd, nach oben und vorn. Das Wachstum dieses Knorpelbelegs geschieht von allen Seiten, besonders aber von der hinteren und unteren Fläche aus.

Es fragt sich nun, mit welchem Recht diese Zellenanhäufung als Knorpelanlage aufgefasst werden kann. Dass man diese Bestimmung dem Haufen indifferenten Zellen, den wir jetzt vor uns haben, noch nicht ansehen kann, ist ja klar. Allein ein jeder Knorpel war einmal ein solcher Zellhaufen ohne eines von den histologischen Merkmalen des ausgebildeten Knorpelgewebes, und seine spätere Bestimmung, Knorpel zu werden, wird lediglich aus einem Vergleich mit späteren Stadien geschlossen. Finden wir daher schon in dem nächsten Entwicklungsstadium einen wohl ausgebildeten Knorpel an eben derselben Stelle und von derselben Gestalt und Grösse, so sind wir vollkommen berechtigt, diese Zellanhäufung als den Vorläufer des Knorpels zu betrachten. Es gelang mir übrigens auch in dem Centrum dieses Zellencomplexes schon einige deutliche Knorpelzellen zu entdecken, doch war von einer Grundsubstanz zwischen ihnen noch nichts zu finden. Den allmäligen Uebergang in das Periost, den die Knorpelanlage besonders an der unteren und hinteren Seite zeigt, fasse ich als Beweis eines noch fortdauernden Wachstums auf, ein Punct, den ich bei Gelegenheit des nächsten Stadiums einer ausführlichen Erörterung zu unterziehen gedenke.

Es bleibt nun noch übrig, die morphologische Stellung des Knorpels gegenüber dem schon vorhandenen Knochen etwas näher ins Auge zu fassen. Hier scheint es mir nun unzweifelhaft zu sein, dass dem Knorpel vom entwicklungsgeschichtlichen Standpuncte aus eine selbstständige Bedeutung nicht zugeschrieben werden kann. Denn erstens ist er ja von Anfang an vom Perioste umschlossen, zweitens entsteht er nur durch den Zusammentritt von Zellen der inneren Periostschicht, welche den Bildungszellen des Knochens vollkommen gleichwerthig sind, und endlich hängt er da, wo er an den Knochen anstösst, mit den Osteoblasten desselben direct zusammen. Es wird daher zum Aufbau des Knorpels keine Zelle verwendet, welche nicht morphologisch den Bildungszellen des Knochens entspräche, auf welche, so zu sagen, der Knochen nicht schon ein gewisses Recht besässe, ein Umstand, der für die genetische Abhängigkeit des Knorpels vom Knochen vollkommen beweisend erscheint. Wir können daher den Knorpel des Unterkiefers noch am besten mit den Knorpelbelegen vergleichen, welche auch an anderen Kopf-



knochen (Scheitelbein z. B.) auftreten<sup>1)</sup>. Immerhin nimmt derselbe doch wohl eine ganz gesonderte Stellung ein durch sein frühes Auftreten und die wichtige Rolle, welche er im Einklang damit in der Entwicklung des Unterkiefers zu spielen berufen ist.

### Stadium III. Embryo von 4,5 Cm. Fig. 7.

Wir finden in diesem Stadium unsere Knorpelanlage in einer Gestalt wieder, welche an ihrer wahren Natur nicht mehr zweifeln lässt, nämlich als echten foetalen Knorpel (Fig. 7 a). Da ich im vorigen Stadium noch nichts von einer Zwischensubstanz zwischen den einzelnen Zellen finden konnte, so muss die Ausscheidung derselben verhältnissmässig schnell vor sich gehen, um in kurzer Zeit einen so mächtigen Knorpel liefern zu können. Was zunächst am meisten unser Interesse in Anspruch nimmt, ist die Art und Weise seines Wachstums und seines Zusammenhangs mit den schon gebildeten Knochen. Ein Blick auf die Knorpelanlage lehrt uns, dass dieselbe mehr oder minder überall, besonders aber an dem hinteren und unteren Rande sich unmerklich in das Periost verliert. Am schönsten zeigen dies Doppeltinctionen schon bei geringerer Vergrösserung, wo das Blau des Knorpels durch Violett ganz allmählig in das Roth des Periostes verläuft (Fig. 7 c). Bei Anwendung stärkerer Vergrösserung sehen wir das Wachstum des Knorpels — denn als solches fasse ich mit STIEDA<sup>2)</sup> diese Erscheinung auf — folgendermassen vor sich gehen. Die spindelförmigen Periostzellen drängen sich immer dichter aneinander, stellen sich mit ihrer Längsachse senkrecht zu der Längsachse des Knorpels, während sie bisher derselben parallel angeordnet waren und nehmen dabei nach und nach eine runde Gestalt an. Das Auftreten einer doppelten Contour und die Ausscheidung einer Zwischensubstanz scheint fast gleichzeitig zu erfolgen, die Zwischensubstanz selbst ist anfangs sehr gering und deutlich fein granulirt. Diese Uebergangsschicht findet sich nicht nur hier, sondern wird noch oft erwähnt werden müssen und ist für mich, überall wo sie vorkommt, ein Zeichen, dass der Knorpel noch im Wachstum begriffen ist.

Sehr eigenthümlich ist der Zusammenhang des Knorpels mit dem Knochen. Auch hier findet ein Uebergang statt (Fig. 7 d), dieser Uebergang besteht aber zwischen dem periostalen und dem vom Knorpel aus gebildeten Knochen, d. h. der Knorpel ist an seiner Spitze schon in die Ossification eingetreten. Das nähere Verhältniss ist folgendes. Ueberall gegen den periostalen Knochen hin, spitzt sich der Knorpel zu, seine

1) KÖLLIKER, Mikroskop. Anat. I. Leipzig 1850. p. 378.

2) STIEDA, l. c. p. 248.

Zellen vergrössern sich so, dass sie fast gar keine Zwischensubstanz zwischen sich zu lassen scheinen und lagern Kalk in ihre Interstitien ab. Mit wachsender Kalkimprägung rücken sie auseinander und werden zugleich sternförmig, womit dann der Knochen fertig ist. Diese Umwandlung geschieht zuerst da, wo der Knochen an den Knorpel stösst, an den Rändern desselben. Man sieht hier den Zwischenraum zwischen den einzelnen Knorpelzellen durch weitere Kalkablagerung sich rasch vergrössern, während dieselben zugleich zackig werden, das Innere besteht noch aus verkalktem Knorpel mit sehr geringer Zwischensubstanz. Der echte Knorpel ist daher mit dem echten Knochen überall durch eine Art Uebergangsgewebe verbunden, welches sich an den Rändern schon als Knochen characterisirt und im Innern wesentlich nur aus verkalktem Knorpel besteht. Die Formveränderungen der Knorpelzellen gehen nur langsam vor sich und man trifft schon weit entfernt vom Knorpel oft noch Gebilde, welche eine so schwach eckige Form besitzen, dass man nicht weiss, ob man sie als zellige Elemente des Knorpels oder des Knochens ansprechen soll. Der fertige Knochen, welcher noch lange durch die dicht gedrängten Knochenkörperchen und einzelne stehen gebliebene Knorpelzellen seinen Ursprung verräth, geht so allmählig in die primäre periostale Lamelle über, dass es kein Mittel giebt, beider Antheil genau voneinander abzugrenzen. Dieser Uebergang wird noch mehr verwischt durch den continuirlichen Osteoblastenbelag, welcher sowohl den periostalen als auch den Knorpelknochen gleich nach seiner Entstehung bedeckt und die weitere Vergrösserung des letzteren zu übernehmen scheint.

Was nun den Typus dieser Verknöcherung betrifft, so ist für mich nach dem eben Gesagten kein Zweifel, dass diese erste Knorpelossification als eine metaplastische im Sinne STRELZOFF's aufzufassen ist. Eine nähere Characteristik dieses eigenthümlichen Processes behalte ich mir passender für die Beschreibung des nächsten Stadiums vor, wo durch das gleichzeitige Auftreten einer unzweifelhaft periostalen Ossification an den Rändern des Knorpels eine genauere Unterscheidung beider Typen nöthig werden wird. Was uns jetzt noch zu erledigen bleibt, ist die Frage, warum wir bei dem ersten Auftreten echten Knorpels schon eine Ossification desselben vorfinden. Da der Embryo dieses Stadiums nur um einen halben Centimeter länger als der vorige ist, so halte ich es für unwahrscheinlich, dass diese beiden Vorgänge, die Differenzirung des Knorpels und der Anfang der Verknöcherung desselben nach einander stattfinden und glaube eher, dass sie gleichzeitig oder doch nahezu gleichzeitig sind. Hierzu nehme ich an, dass, während die inneren Zellen der noch indifferenten Zellenanhäufung den Character von Knor-



pelzellen bekommen, an den Rändern gegen den periostalen Knochen hin schon eine Kalkablagerung zwischen den Randzellen eintritt, ehe diese zu Knorpelzellen geworden sind. Schreitet der Verknöcherungsprocess dann weiter nach innen zu fort, so sieht er sich alsbald echten Knorpelzellen gegenüber, welche als solche in die Ossification eintreten. Eine weiter unten folgende nähere Betrachtung der Stellen, wo die später den ganzen Knorpel umgebende Knochenrinde sich in die Wachstumsstellen desselben verliert, wird meine Auffassung wesentlich beständigen helfen.

Das Wachsthum des Unterkieferkörpers bietet in diesem Stadium gegen das vorige nichts Bemerkenswerthes dar.

#### Stadium IV. Embryo von 5 Cm. Fig. 8.

Die Knorpelanlage ist in diesem Stadium nach allen Richtungen vergrößert, und auch ihre Verknöcherung hat bedeutende Fortschritte gemacht. Das Hauptwachsthum findet noch immer von hinten und unten aus statt, die stärkste Ossification an den entgegengesetzten Seiten, der vorderen und oberen, welche die Verbindung mit dem periostalen Knochen vermitteln, doch ist der Rand wenigstens fast überall mit in die Ossification hineingezogen. Das Bild, das der Knorpel auf Frontalschnitten, welche ihn in seiner grössten Ausdehnung treffen, bietet, ist folgendes (Fig. 8). Er zeigt ungefähr die Gestalt eines Dreiecks, dessen Spitze durch den schon von ihm ausgebildeten Knochen sich allmählig in den periostalen Knochen des aufsteigenden Astes verschmälert und dessen innere Seite eine bedeutende Einbiegung besitzt, in welcher der Querschnitt des MECKEL'schen Knorpels erscheint. Die untere Seite des Dreiecks geht ohne Grenze in das Periost über, Horizontalschnitte ergeben dasselbe auch von der hinteren Seite des Knorpels. Mit Ausnahme dieser Wachstumsstellen ist überall an den Rändern die Ossification schon in vollem Gange, und wir befinden uns damit wieder einem Process gegenüber, auf dessen Eigenthümlichkeiten wir jetzt etwas näher einzugehen haben.

Dass die Verknöcherung des Unterkiefers bedeutend von dem normalen Typus der endochondralen Ossification abweichen muss, lässt sich auf den ersten Blick erkennen, denn es hält bei diesen oft ganz seltsamen Bildern zuerst wirklich schwer, irgend welche Aehnlichkeit mit dem gewöhnlichen Verknöcherungsbilde zu entdecken, welches von Längs- und Querschnitten der Epiphysengrenzen wachsender Knochen Jedem aus eigener Anschauung bekannt und geläufig ist. Eine ganze Reihe von den zuerst von STRELZOFF näher beschriebenen Eigenthümlichkeiten sind denn auch sofort von STEUDENER bestätigt worden, so die



Abwesenheit der Knorpelzellensäulen, die unregelmässige Ossificationsgrenze, die unregelmässige Canalisation des Knorpels, das häufige Stehenbleiben von Knorpelresten in den Knochenbalken — alles in der That Dinge, welche leicht zu sehen und zu bestätigen sind. Ein Anderes ist es aber, über den Verknöcherungsmodus des Knorpels ein bestimmtes Urtheil auszusprechen. STRELZOFF hat bekanntlich die directe Verwandlung des Knorpels in Knochen für den einzig gültigen Typus beim Unterkiefer erklärt und damit eine Behauptung ausgesprochen, deren Tragweite er selbst zur Genüge zu kennen scheint, wie aus der Sorgfalt hervorgeht, mit welcher er dieselbe zu beweisen gesucht hat.

Ehe wir indessen STRELZOFF und seinen Gegnern in die schon entbrannte Discussion über diesen Punct folgen und selbst daran thätigen Antheil nehmen, müssen wir uns erst selbst orientiren, was wir denn eigentlich sehen und mit welchem Recht wir im Stande sind, hieraus auf einen bestimmten Ossificationstypus zu schliessen.

Der Knorpel erscheint bis auf seine Wachstumsstellen, also bis auf die hintere und untere Fläche, überall von einer dünnen Schicht umgeben, welche zwar durchweg verkalkt ist und sich an entkalkten Präparaten mit Carmin roth färbt, aber doch nicht an allen Stellen als Knochen angesprochen werden kann. Wir sehen nämlich nur da, wo dieselbe sich am besten entwickelt zeigt, vorn und oben, an den Uebergangsstellen zum periostalen Knochen hin deutliche zackige Knochenkörperchen eingelagert; wo sie sich nach hinten und unten verliert (Fig. 8 c), fehlen diese, und wir haben hier eigentlich nichts weiter als eine diffuse Verkalkung des Knorpelrandes, welche sich überall zwischen die angrenzenden Knorpelzellen einschiebt. Dass diese Knorpelverkalkung der Anfang des ganzen Processes ist, sehen wir an den Stellen, wo die durch ihre zelligen Elemente als solche legitimirte Knochenlamelle nach innen an den Knorpel stösst. Hier zeigt sich nämlich keine scharfe Grenze, sondern ein diffuser Uebergang in den echten Knorpel, welcher auf folgende Weise zu Stande kommt. Ueberall wo am Rande Verkalkung eingetreten ist, sehen wir die Knorpelzellen nach dem Rande zu hypertrophiren und in diesem hypertrophischen Zustande in die Verkalkung eintreten, welche an und für sich dem gleichen Stadium einer endochondralen Ossificationsgrenze vollkommen entspricht. Wo nun schon fertiger Knochen existirt, sehen wir die verkalkten Knorpelzellen durch alle Uebergänge mit echten Knochenkörperchen verbunden und können an Doppeltinctionen auch den Farbenübergang entdecken, auf welchen STRELZOFF <sup>1)</sup> zuerst aufmerksam gemacht hat. Dieser

1) STRELZOFF, Untersuchungen aus dem pathol. Institut. zu Zürich etc. p. 48.

Befund daher, allein für sich genommen, scheint den unmittelbaren Uebergang von Knorpel in Knochen unwiderleglich zu beweisen. Indessen haben wir bis jetzt eine Schwierigkeit noch nicht berücksichtigt, welche die Lösung dieser Frage zu einer sehr verwickelten macht. Die Knochenlamelle, um sie kurz so zu nennen, ist nämlich fast überall mit Osteoblasten besetzt und verbindet sich besonders nach vorn vielfach mit parallel und senkrecht zu ihr entstehenden periostalen Bälkchen zu einem Netzwerk, das den Knorpel einschliesst (Fig. 9 c, STRELZOFF, Untersuchungen etc. Tab. III. Fig. 14 f). Da nun der periostale Ursprung dieser secundären Bälkchen unzweifelhaft ist, so wird es sehr wahrscheinlich, dass das Periost auch an der Vergrößerung der den Knorpel umgebenden Knochenlamelle theilnimmt, und es entsteht die grosse Schwierigkeit, an dieser Lamelle den Antheil des Periostes und Knorpels auseinander zu halten. STRELZOFF nimmt diese Lamelle ganz für den Knorpel in Anspruch, STEUDENER, der ohne Zweifel fast dieselben Bilder vor Augen gehabt hat, ganz für das Periost. Der letztere hat den allmäligen Uebergang des Knochens nach innen in den Knorpel wohl gesehen und sagt ausdrücklich, dass solche Bilder allerdings zur Annahme einer metaplastischen Ossification verleiten könnten, weist aber auf die Aehnlichkeit mit der sich zuerst um einen ossificirenden Röhrenknochen bildenden Lamelle, der »endochondralen Grundschrift STRELZOFF« hin, deren periostalen Ursprung Niemand bezweifele. Wo diese sich über die endochondrale Ossificationsgrenze hinaus auf den Epiphysenknorpel verlängere, gehe sie ebenso diffus in den Knorpel über als es hier geschieht, ohne dass Jemand daraus bis jetzt ähnliche Schlüsse gezogen habe. Diese Behauptung kann ich indessen in diesem Umfange nicht zugestehen. Wo ich Gelegenheit gehabt habe das Verhältniss dieser Grundlamelle zum Knorpel zu vergleichen, habe ich eine recht scharfe Grenze zwischen Knorpel und Knochen beobachten können und jedenfalls nichts von der breiten Uebergangszone, welche sich hier darbietet. Ich nehme daher keinen Anstand, diesen Uebergang als beweisend für die directe Knorpelverknöcherung anzusehen, nur muss ich STRELZOFF gegenüber ihre Ausdehnung dahin einschränken, dass die aus dem Knorpel hervorgegangene Knochenlamelle unmittelbar nach ihrem ersten Entstehen von der inneren Schicht des Periostes einen Osteoblastenbelag bezieht, der nun gemeinschaftlich mit dem Knorpel ihre weitere Vergrößerung besorgt. Den Antheil beider Bildungsfactoren genau auseinander zu halten ist fast unmöglich, da man einem Knochenkörperchen, sobald es nur eckige Formen angenommen hat, also sobald es nur ein solches ist, nicht mehr ansehen kann aus welcher Quelle es geflossen ist. Grössere Zusammenhäufungen von jungen



Knochenzellen beweisen für den Knorpelursprung des Knochenbalkens, in dem sie vorkommen, nicht viel, da auch unzweifelhaft periostaler Knochen bisweilen diese Eigenthümlichkeit zeigt, doch findet sich in dem unmittelbar an den Knorpel stossenden Knochen eine Zusammenhäufung von Knochenkörperchen, wie sie anderswo kaum wieder beobachtet werden dürfte. Auch den Resultaten der Doppelfärbung allein, der schwachen Mischfarbe zwischen Roth und Blau, die die Uebergangsstellen zwischen Knorpel und Knochen zeigen, kann die Beweiskraft nicht zuerkannt werden, welche STRELZOFF ihnen zuzuschreiben geneigt ist. So hätten wir denn, da bei der metaplastischen Ossification auch die eingesprengten Reste von Knorpelgrundsubstanz fehlen, kaum ein sicheres Kennzeichen, den Ursprung eines fertigen Knochenbalkens zu bestimmen, wenn nicht ab und zu eine unzweifelhafte Knorpelzelle oder ein ganzes Knorpelzellennest stehen bliebe und unsere Deutungsversuche in das rechte Geleise brächte. Wenn es auch nicht zu bestreiten ist, dass ganz junge Knochenkörperchen alle doppelte Contouren und oft nur sehr schwach eckige Formen zeigen, so darf doch eine genau runde oder eiförmige Zelle immer als Knorpelzelle bezeichnet werden, ja an doppeltingirten Präparaten ereignet es sich oft, dass dieselbe inmitten der rothen Knochengrundsubstanz noch ihre blaue Färbung bewahrt hat, was schon von STRELZOFF als häufig und charakteristisch für die metaplastische Ossification hervorgehoben wird.

Ob die ersten Spuren der Kalkablagerung, da wo dieselbe an den Wachstumsgrenzen beginnt (Fig. 8 c) sich zwischen den Osteoblasten oder den Knorpelzellen zeigen, ist eigentlich dieselbe Frage, wie die, ob die erste Differenzirung des Knorpels der Randossification desselben vorangeht oder mit ihr gleichzeitig ist. Da die ersten Anfänge der den Knorpel umgebenden Lamelle sich bis in die Wachstumsstellen desselben verlieren, so haben sich die Zellen der inneren Periostschicht, welche sowohl die Knorpelzellen als auch die Osteoblasten liefern, dort meist noch nicht so weit differenzirt, dass sie entschieden einer von beiden Kategorien zugezählt werden könnten. Sobald dies möglich wird, scheint die Knochenlamelle auch schon doppelt zu wachsen, von innen her vom Knorpel und von aussen her vom Periost aus.

Ueber das nähere Verhalten des periostalen Antheils habe ich noch Folgendes nachzutragen. Die secundären periostalen Bälkchen, welche den Knorpel umgeben und sich mit ihm durch Queranastomosen in Verbindung setzen, gehen nach vorn unmittelbar in die Spongiosa des periostal entstehenden Körpers über und sind nie von ihnen zu trennen. Wo diese periostale Verknöcherung um den Knorpel lebhaft ist, wird derselbe durch Gefässschlingen, die vom Periost aus sich ihm nähern,



oft sehr regelmässig ausgebuchtet (Fig. 9, 10), ohne dass es in diesem Stadium schon zur Bildung tiefer in ihn eindringender Knorpelcanäle käme. Diese seichten Buchten ergänzen das durch die Bildung der periostalen Längs- und Querbalkchen entstehende Netzwerk in einer Weise, dass das ganze Bild mit entstehenden HAYERS'schen Canälchen einige Aehnlichkeit erhält.

Ebenso nun wie an seinen Rändern verknöchert der Knorpel an seinem vorderen und oberen Ende, wo er mit der primitiven periostalen Lamelle zusammenhängt. Der Unterschied ist nur der, dass hier der spitz zulaufende Knorpel in seinem ganzen Umfange verknöchert und der von ihm gebildete Knochen unmerklich in die primitive periostale Lamelle übergeht. Bezüglich der näheren Einzelheiten dieses Vorganges kann ich ganz auf meine Beschreibung beim vorigen Stadium verweisen, nur will ich noch bemerken, dass der Knorpel nicht mehr einer einzelnen Knochenlamelle den Ursprung giebt, sondern an seiner ossificirenden Spitze durch kurze, meist sagittal verlaufende Knorpelcanäle zerklüftet wird, so dass er ein wenigmaschiges System von Knochenbalkchen aus sich hervorgehen lässt, welche erst in weiterer Entfernung von ihm der ursprünglichen einfachen Lamelle wieder Platz machen (Fig. 8 d).

Die Veränderungen im vorderen Theil des Körpers interessiren uns weniger; derselbe hat sich inzwischen nach dem gewöhnlichen Wachsthumstypus eines bindegewebigen Knochens vergrössert und lässt auch die Zahnrinne deutlicher hervortreten. Um so mehr nimmt aber das obere Ende der primären Lamelle, dessen Lage der künftigen Gelenkgegend entspricht, unser Interesse in Anspruch, weil wir an ihm Veränderungen bemerken, welche uns schon jetzt eine Deutung seiner Bestimmung möglich machen. Das obere Ende der Lamelle nämlich hat sich durch Entstehung secundärer Balkchen und Verschmelzung mit denselben, also nach dem gewöhnlichen Typus der periostalen Ossification stark vergrössert und hängt als kugelförmiger Körper nur noch durch eine schmale Knochenlamelle mit dem Knorpelknochen zusammen. Gehen wir mit Frontalschnitten immer weiter nach hinten, so verschwindet auch diese, und das obere Ende des Unterkiefers bleibt durch einen sich stetig vergrössernden Zwischenraum von dem Knorpel getrennt, bis beide etwa zu gleicher Zeit verschwinden. Dieser Befund bleibt von nun an, wenn wir die Wachsthumerscheinungen an beiden Theilen in Abrechnung bringen, durch alle Stadien constant. Ich vermag denselben nur so zu deuten, dass ich den oberen Theil des Unterkiefers für den Processus coronoideus, den Zwischenraum für die Incisura semilunaris und den Knorpel für den hinteren Theil des auf-

steigenden Astes erkläre. Ein Gelenkkopf existirt in diesem Stadium noch nicht<sup>1)</sup>.

Ich muss hierbei übrigens doch eines Umstandes Erwähnung thun, der sonst leicht zum Einwand gegen meine Deutung erhoben werden könnte. Da nämlich auf successiven Frontalschnitten der Knorpel und der Processus coronoideus gleichzeitig verschwinden, ja ersterer noch etwas früher, so kommt man, wenn man die Frontalschnitte zu einem Idealbilde zusammenfasst, zu einem enorm weit nach hinten herüberreichenden Processus coronoideus, während derselbe an einem erwachsenen Schweineschädel nur einen ganz schwach gekrümmten stumpfen Haken darstellt. Es ist indessen nicht schwer, diese beiden scheinbar sich widersprechenden Beobachtungen mit einander zu vereinigen, wenn man annimmt, dass der Processus coronoideus in späteren Stadien gleichsam eine Rückbildung erfährt, und diese Annahme wird in der That durch Vergleichung der sechs in toto präparirten Kiefer von 3—13 Cm. langen Früchten aufs schönste bestätigt. Auch bei einem Foetus von 6 Cm. Länge (Fig. 2) ist der Processus coronoideus ein langer dünner Haken, der den Gelenkfortsatz nach hinten fast überragt, während die Incisura semilunaris hier noch nicht halbmondförmig ist, sondern nur einen Spalt zwischen den beiden auseinander weichenden Fortsätzen darstellt. Bei dem ältesten von mir abgebildeten Unterkiefer, dem eines Foetus von 13 Cm. (Fig. 6) und noch mehr bei dem eines fast reifen Foetus, nähert sich der Kronenfortsatz dagegen schon dem kurzen stumpfen Haken, den wir beim erwachsenen Schweine finden<sup>2)</sup>.

Wir haben also — um unsern Befund noch einmal kurz zusammenzufassen — in diesem Stadium knöchern den Processus coronoideus, den vorderen Theil des aufsteigenden Astes und das ganze Mittelstück des Körpers — zugleich die Theile, welche aus der primären periostalen Lamelle hervorgehen. Am Angulus findet sich ein mächtiger Knorpel, welcher sich verschmälernd nach vorn mit dem Körper und nach oben mit dem aufsteigenden Aste zusammenhängt, dessen ganzes hinteres Ende er bildet. Nach hinten und oben weichen Knorpel und Knochen auseinander, was als eine Anlage der Incisura semilunaris betrachtet werden kann. Vom Gelenkkopf und Gelenk ist noch nichts vorhanden, dagegen zeigen jetzt schon vereinzelte Riesenzellen an der Vorderfläche

1) Vergl. auch PARKER l. c. Pl. XXXIII. Fig. 5. 6.

2) Ich habe das Verhältniss zwischen Processus coronoideus und Incisura semilunaris, wie es auf successiven Frontalschnitten erscheint, an zwei Frontalschnitten nicht dieses, sondern des nächsten Stadiums zu erläutern gesucht (Fig. 9. 40), weil es dort wegen Auftretens des hier noch fehlenden Gelenkkopfes ungleich deutlicher ist.



des aufsteigenden Astes die ersten Anfänge der ausgedehnten Resorption, welcher wir schon im nächsten Stadium an eben derselben Stelle begegnen werden.

Stadium V. Embryo von 6,5 Cm. Fig. 9. 40.

Dieses Stadium ist darum besonders wichtig, weil es uns zum ersten Mal die Deutung der knorpeligen und knöchernen Anlagen erlaubt, welche wir bei der Beschreibung des vorigen schon vorausgenommen haben. Es ist nämlich durch das Auftreten des Gelenkkopfes und des Gelenkes selbst characterisirt, wodurch die Reihe der Theile, welche den fertigen Unterkiefer zusammensetzen, der Körper, der Ast, und die beiden Fortsätze, ihren Abschluss erhält.

Die Bildung des Gelenkkopfes geht folgendermassen vor sich. Wir erwähnten schon beim vorigen Stadium eine Einbuchtung des aufsteigenden Astes von der medianen Seite her, in welcher in grösserer oder geringerer Entfernung der MECKEL'sche Knorpel liegt. Diese Einbuchtung ist schärfer, fast zu einer Einknickung geworden, das über derselben gelegene Knorpelstück, welches früher verschwindend klein war gegen die am unteren Rande der Einbuchtung gelegene Hauptknorpelmasse (Fig. 9. 40 A, STRELZOFF l. c. Tab. III, Fig. 14 b) ist mächtig gewachsen und zeigt dabei schon die keulenförmig angeschwollene Form des Gelenkkopfes (Fig. 40 P. cd, STRELZOFF l. c. Tab. III, Fig. 14 a). Ich werde die untere Knorpelmasse von jetzt an »angularen Knorpel«, die obere »knorpeligen Gelenkkopf« nennen. Auch der Processus coronoides hat an Grösse zugenommen, während übrigens sein Verhältniss zur Knorpelanlage unverändert geblieben ist. Auf Frontalschnitten, die noch vor der Incisura liegen, scheint er deshalb aus dem oberen Theil der knorpeligen Masse, welcher schon dort die Form des Gelenkkopfes hat, direct hervorzuwachsen: geht man weiter nach hinten, so rückt er, wie wir dies vorhin erläutert haben, ab und wir erhalten dann genau das Bild (Fig. 40), welches STRELZOFF als Frontalschnitt durch den aufsteigenden Unterkieferast eines 5,5 Cm. langen Schweinsembryo giebt<sup>1)</sup>. Da STRELZOFF kein jüngeres Stadium abbildet, auch nie ein jüngeres erwähnt, so liegt die Vermuthung nahe, dass dies das jüngste ist, welches er gesehen hat, und es lässt sich in der That leicht begreifen, wie er nach Untersuchung dieses Stadiums zu der Ansicht kommen konnte, dass der ganze Unterkiefer knorpelig präformirt sei. Ich muss noch bemerken, dass ich mich mit der Deutung, welche STRELZOFF von dem angularen Theil der knorpeligen Anlage giebt (/ der STREL-

1) STRELZOFF in EBERTH's Untersuchungen etc. Tab. III, Fig. 14.



ZOFF'schen Figur), nämlich als Körper (Processus alveolaris Strelz.), nur dann einverstanden erklären kann, wenn unter Körper die hintere Grenze desselben gegen den Angulus verstanden wird, welche auf Frontalschnitten des aufsteigenden Astes allerdings noch getroffen werden kann und auf welche sich auch der Knorpel vom Angulus aus noch herauf erstreckt. Uebrigens scheint mir aus einer anderweitigen Aeuserung STRELZOFF's hervorzugehen, dass auch er beim Schweine das Mittelstück des Körpers nie knorpelig gefunden hat<sup>1)</sup>.

Hat man mit Frontalschnitten die Incisura semilunaris passirt, so erscheint zum ersten Male die Gelenkverbindung mit dem Schläfenbein, und zwar zeigt sich die Cavitas glenoidea desselben als dünne periostale Lamelle, welche zuerst lateralwärts und dann auch von oben her an den Gelenkkopf herantritt. Uebrigens ragt der Knorpel des Gelenkkopfes, wie ich in Uebereinstimmung mit STIEDA<sup>2)</sup> finde, weder hier noch in irgend einem späteren Stadium nackt in die Gelenkhöhle hinein, sondern seine Gelenkfläche wird ebenso wie die Cavitas glenoidea des Schläfenbeins von einer dicken Periostschicht überzogen. Es erscheint dies nicht uninteressant, wenn man an die Thatsache erinnert, dass auch beim Erwachsenen die Gelenkflächen beider Knochen von einer Bindegewebsschicht bedeckt sind.

Die Wachsthumsvorgänge im Knorpel, welche für dieses Stadium bemerkenswerth erscheinen, sind folgende. Die Hauptvergrößerung geschieht von hinten her, doch wächst der Gelenkkopf auch, wenngleich schwächer, von oben und der angulare Knorpel auch von unten. Im Knorpel selbst findet eine lebhafte und weitgreifende Vorbereitung zur Ossification statt. Die darauf hinizielenden Veränderungen der Knorpelzellen finden von hinten nach vorn statt und sind daher an Horizontalschnitten am besten zu übersehen. Die eben entstandenen Knorpelzellen vergrössern sich rasch auf Kosten der Zwischensubstanz und treten dann in grosser Zahl sofort in die Verkalkung ein. In diesem Zustande verharren sie, ehe sie sich zur Verknöcherung anschicken, lange, so dass fast der ganze Knorpel aus verkalkten Elementen zusammengesetzt erscheint. Die Verknöcherung hat, verglichen mit der starken Vergrößerung des ganzen Knorpels, gegen das vorige Stadium bei weitem nicht in dem Maasse zugenommen. Mit Ausnahme der Wachs-

1) »Berücksichtigt man den Umstand, dass die ganze hintere Hälfte dieses Unterkiefers (nämlich des Schweinsembryo von 5,5 Cm. Anmerk. d. Verf.) knorpelig war, und dass bei Menschenembryonen das vordere Ende des Alveolarfortsatzes auch aus Knorpel besteht, so ist es höchst wahrscheinlich, dass der ganze Unterkiefer knorpelig präformirt ist«. STRELZOFF, *ibid.* p. 46.

2) STIEDA l. c. p. 254.

thumsstellen, also auch der künftigen Gelenkfläche des Gelenkkopfes, ist der ganze Knorpel noch immer von einer dünnen Knochenlamelle umgeben, welche dieselben Merkmale zeigt, wie wir sie bei Gelegenheit des vorigen Stadiums ausführlich geschildert haben, namentlich sind die mit Einbuchtungen ganz regelmässig abwechselnden Knochenfeiler, deren Osteoblastenbelag sich bis in das Periost erstreckt (Fig. 9 c), in diesem Stadium besonders schön ausgeprägt. Die lebhafteste Verknöcherung findet noch immer an den Verbindungsstellen mit dem Process. coronoid. und dem vorderen Theile des Körpers statt, dieselbe zeigt durchaus die oben beschriebenen Eigenthümlichkeiten.

An der medianen Seite des aufsteigenden Astes finde ich übrigens nur noch sehr spärliche Osteoblasten der den Knorpel umgebenden Rinde aufsitzen. Da uns schon das nächste Stadium an dieser Stelle eine ausgiebige Resorption vorführen wird, so scheint es erlaubt, dieselbe jetzt als im Uebergang von der Apposition zur Resorption begriffen, als indifferente Stelle im Sinne KÖLLIKER's aufzufassen. Die Vorderfläche des aufsteigenden Astes ist jetzt schon Resorptionsfläche und findet sich bis zum Process. coronoid. hinauf mit Riesenzellen und HOWSHIP'schen Lacunen bedeckt.

Ueber die Veränderungen des Körpers selbst ist nicht viel zu sagen. Um die beiden primären Lamellen und zwischen ihnen findet eine lebhafteste Bildung von secundären Bälkchen statt, wodurch die Zahnrinne deutlicher hervortritt, die beiden ursprünglichen Lamellen aber und besonders die mediane schon anfangen verwischt zu werden. Während aber die laterale Lamelle nach hinten direct mit dem Knorpel zusammenhängt, hat sich das Netzwerk von Spongiosabälkchen, indem die mediane Lamelle zu verschwinden beginnt, nach hinten über den Knorpelanfang hinaus verlängert, so dass der hinterste Theil der Zahnrinne medianwärts von periostalem Knochen, lateralwärts von Knorpel begrenzt erscheint. In diesem Theile derselben zeigen sich schon jetzt neben dem N. und den Vasa mandibularia die Anlagen der letzten Backzähne, und es lässt sich daher nicht leugnen, dass der Knorpel an der Bildung des Körpers thätigen Antheil nimmt.

#### Stadium VI. Embryo von 9 Cm. Fig. 3. 4. 11. 12. 13.

Während uns im vorigen Stadium die Deutung der einzelnen Theile des Unterkiefers ohne Vergleichung mit den späteren noch nicht geglückt wäre, schickt sich derselbe jetzt an seine definitive Gestalt anzunehmen. Der Hauptunterschied in dem Verhalten der knorpeligen Anlage, um von dieser zuerst zu reden, gegen das frühere Stadium besteht darin, dass fast der ganze mittlere Theil derselben in Ossification begriffen ist und



dadurch die ursprüngliche Knorpelanlage sich in zwei gesondert hat, den Gelenkkopf und den Angulus, welche nur noch am hinteren Rande durch einen Knorpelstreifen miteinander zusammenhängen. Die Ossificationsgrenze ist daher, wenn auch im Einzelnen sehr unregelmässig, doch im Ganzen eine Linie, die sich zwischen Angulus und Gelenkkopf nach hinten stark convex ausbaucht (Fig. 3. 4). Wir erhalten deshalb auf Frontalschnitten (Fig. 11) immer zwei Knorpelmassen, welche durch eine breite Verknöcherungszone von einander getrennt sind, und diese letztere zeigt noch deutlich jene oben erwähnte mediane Einbuchtung, in welcher der MECKEL'sche Knorpel zu liegen kommt. Nach vorn ragt diese Verknöcherungszone noch in die Zahnrinne hinein, die Zahnrinne wird sogar auf Kosten des schon gebildeten Knorpelknochens seitlich und nach hinten durch lebhaft Resorption erweitert. Das Wachsthum beider jetzt von einander fast ganz getrennten Knorpel ist noch lebhaft, doch übertrifft das des Gelenkkopfes, der eine mächtige knorpelige Masse bildet, bei Weitem das des angularen Knorpels, der gerade nur so viel Zellen zu bilden vermag als in den Ossificationsprocess eintreten. Das Wachsthum des angularen Knorpels findet noch immer von der hinteren und unteren Seite, das des Gelenkkopfes von der hinteren und lateralen Seite aus statt.

Nach dieser allgemeinen Betrachtung wende ich mich zur näheren Schilderung der einzelnen Vorgänge. Die hier zuerst im Innern des Knorpels auftretende Knorpelverknöcherung bietet vieles Bemerkenswerthe dar. Schon auf den ersten Blick bemerkt man, dass eigentlicher intacter Knorpel im Vergleich zur Ausdehnung des ossificirenden nur wenig existirt. Man findet ihn fast nur an den schon namhaft gemachten Wachstumsstellen. Sehr bald vergrössern sich die Knorpelzellen so, dass sie nur wenig Grundsubstanz zwischen sich lassen und verkalken in grosser Ausdehnung. Der ganze Knorpel wird ausserdem von mächtigen Knorpelcanälen durchzogen, welche in überwiegender Mehrzahl von hinten nach vorn<sup>1)</sup>, also sagittal verlaufen. Diese Knorpelcanäle erweitern sich, je mehr sie nach vorn gelangen, so rasch auf Kosten der anstossenden Knorpelzellen, dass sie bald an Ausdehnung die zwischen ihnen stehenden Knorpelpartien übertreffen und schliesslich ein System von Hohlräumen darstellen, das zu dem übrig gebliebenen Balkenwerk von Knorpelzellen sich ebenso verhält, wie die primären Markräume zu dem Maschennetz der Spongiosa. Während dieser Rarefizierung des Knorpels wird die Kalkablagerung in der Mitte und besonders

1) So finde ich in Uebereinstimmung mit STRELZOFF (EBERTH, Untersuchungen etc. Tab. III, Fig. 15) gegen STEUDENER (l. c. p. 49).



an den Rändern der stehen gebliebenen Knorpelbalken stärker, so dass das Bild, welches man auf Frontalschnitten in der Gegend der Ossificationsgrenze erhält, sehr einem halbfertigen Knochen ähnelt, einem Knochen, welchem zu seiner Vollendung nichts mehr fehlt als die Ueberführung der in den verkalkten Knorpelbalken noch in grosser Anzahl liegenden Knorpelzellen in echte Knochenkörperchen. Es ist jedoch nicht leicht über das endliche Schicksal dieses seltsamen Knorpelknochens sichere Angaben zu machen. Jedenfalls scheint mir aber so viel sicher, dass dieser letzte Schritt zur Vollendung des Knochens in der Mitte des Knorpels wenigstens nie eintritt und dass durch Auflösung der Randzellen von den Markräumen her schliesslich eine Art von Uebergang in den modificirten endochondralen Typus angebahnt wird, welchen wir in den nächsten Stadien schon das Ossificationsgebiet des Unterkieferknorpels vollkommen werden beherrschen sehen. Da die Ossification des aufsteigenden Astes von vorn nach hinten verläuft, so müssen wir eine endgültige Entscheidung dieser Frage am ersten noch auf Horizontalschnitten erwarten, welche den ganzen Process, der vom Knorpel bis zum Knochen durchlaufen wird, uns hintereinander in einem Bilde vorführen und für den Unterkiefer dieselbe Bedeutung haben wie Längsschnitte für einen Röhrenknochen. Diese Bilder erscheinen aber so unregelmässig, dass sich kaum ein bestimmter Typus in die Ossification hineindeuten lässt. Wir sehen den Knorpel, durch mächtige Knorpelcanäle zerklüftet, in ein grobmaschiges Gewebe übergehen, in welchem Balken von wenig verkalktem Knorpel bis zu solchen von fast fertigen Knochen mit allen Zwischenstufen scheinbar planlos durcheinander gewürfelt sind. Ganz echter Knochen findet sich so gut wie nie: da, wo wir ihn erwarten müssten, an der Grenze gegen den vorderen periostalen Antheil, finde ich eine recht scharfe Grenze zwischen Knorpel und periostalem Knochen, und in dem daranstossenden Knorpelknochen, den man doch für den ältesten ansehen muss, ein fast eben so willkürliches Durcheinander aller Stadien, als an der Ossificationsgrenze, nur dass hier doch mehr die letzten, und dort mehr die ersten vorwiegen. Das Ganze sieht eben aus wie der Uebergang aus einem Ossificationstypus in den andern. Stellenweise lässt sich die Umwandlung von Knorpelzellen und Knorpelzellennestern in echte Knochenkörperchen noch ganz deutlich verfolgen, viel öfter aber findet man schon, dass die Zellen der verkalkten Knorpelbalken von den Markräumen aus geöffnet werden, bis nur die Grundsubstanz übrig bleibt, an welche durch die Thätigkeit von Osteoblasten ganz nach endochondralem Typus sich junger Knochen ablagert. In den meisten Fällen scheint aber weder das eine noch das andere stattzufinden; der von markraumähnlichen Canälen

durchgezogene stark verkalkte Knorpel wird als Uebergangsgewebe angehäuft, ohne dass nach der einen oder der anderen Seite ein Schritt geschähe, ihn in fertigen Knochen überzuführen. Wo der Knorpel an die hintere und die laterale Seite der Zahnrinne stösst, ist die Resorption so lebhaft, dass, wie man sich auch an Frontalschnitten aus dieser Gegend direct überzeugen kann, er in diesem unfertigen Zustande resorbiert wird; wo derselbe an den vorderen periostalen Theil des aufsteigenden Astes stösst, scheint doch noch, wenn auch spät, eine Ueberführung in echten Knochen nach endochondralem Typus zu erfolgen, wenigstens bekommt man hier doch überwiegend Bilder von Knorpelbalken und Knorpelzellennestern zu Gesicht, welche in den verschiedensten Stadien der Einschmelzung von den Markräumen aus begriffen sind. Es scheint daher die Beobachtung von STEUDENER, dass die Knorpelzellennester, wenn auch spät, doch immer noch eröffnet und zerstört werden (STEUDENER, l. c. p. 20) an und für sich eine ganz richtige zu sein.

An den Rändern behält der Knorpel übrigens deutlich den metaplastischen Typus bei, den wir beim vorigen Stadium ausführlich geschildert haben. Während der periostale Knochen sich stark vergrössert hat und den ganzen Knorpel mit Ausnahme von dessen Wachstumsstellen mit einem Netzwerk von Knochenbälkchen umspinnt (Fig. 41 c), finde ich in den Knochenbalken, mittelst deren dasselbe sich mit dem endochondralen Knochen verbindet, die vielfachen Uebergänge von Knorpelzellen in Knochenkörperchen sowohl, als auch alle andern Merkmale, die ich als beweisend für die metaplastische Ossification angeführt habe, und muss ich dieselben daher als echte Knorpelknochen ansprechen. Ich habe eine solche Randossification gewählt, um ein Bild von der metaplastischen Ossification überhaupt zu geben (Fig. 42). Auch hier stösst man übrigens bei dem Versuch, den periostalen und den Knorpelantheil genau auseinander zu halten, auf dieselben Schwierigkeiten, denen ich bei Gelegenheit des Stadiums IV eine nähere Besprechung gewidmet habe. Doch kann man wohl die Bälkchen, welche dem Knorpel parallel denselben einfassen (Fig. 42 d), im Ganzen für periostal halten, da man sie bisweilen schon neben dem Knorpel entstehen sieht, bevor dieser an seinen Rändern irgend eine Spur von Ossification zeigt; die Querbälkchen dagegen (Fig. 42 e), welche dieselben mit dem ossificirenden Knorpel in Verbindung setzen, glaube ich für den Knorpel in Anspruch nehmen zu müssen.

Die Ossification des Knorpels ist also hier in hohem Grade eigenthümlich. An den Rändern sehen wir die directe Verknöcherung beibehalten, in der Mitte schlägt dieselbe einen Weg ein, welcher eigent-



lich die Mitte zwischen der metaplastischen und der endochondralen Ossification hält. Nachdem alle vorbereitenden Schritte zu der metaplastischen gemacht sind und es eigentlich nur noch der Verwandlung der Knorpelzellen bedarf, um den Knochen fertig zu stellen, wird dieser letzte Schritt auffallend lange hintengehalten und es sammelt sich ein Uebergangsgewebe an, welches theils als solches resorbirt wird, theils mit Einlenkung in den endochondralen Typus schliesslich noch in echten Knochen verwandelt wird.

Die oben geschilderte Erweiterung der Knorpelcanäle zu markraumähnlichen Höhlungen ist ohne Zweifel auf eine erhöhte Thätigkeit der in denselben für die Resorption thätigen Apparate zurückzuführen. Gewöhnlich nimmt man hierfür zunächst Capillargefässe in Anspruch, welche in letzter Instanz aus dem Periost stammen. Nun hat meines Wissens zuerst RANVIER die Beobachtung gemacht<sup>1)</sup>, dass die primären Markräume in der Nähe endochondraler Ossificationsgrenzen bisweilen mit rothen Blutkörperchen so dicht erfüllt erscheinen, als ob eine Haemorrhagie in dieselbe stattgefunden hätte. Da aber RANVIER immer im Stande war eine Capillarwand nachzuweisen, so erklärt er diesen Befund für ein System von colossal erweiterten Capillaren, welche er mit der Einschmelzung der Knorpelzellen in Zusammenhang bringt. Bei der ungewöhnlich ausgedehnten und schnellen Knorpelzerstörung, welche hier die Ossification des Knorpels einleitet, hatte ich so vielfach Gelegenheit diese colossalen Capillaren RANVIER'S zu bestätigen, dass ich sie bis jetzt, so weit meine Erfahrungen reichen, für den Unterkiefer als constante Gebilde erklären muss. Ich traf diese Capillaren nicht oft an der Ossificationsgrenze — weder hier, wo von einer solchen kaum die Rede sein kann, noch in den späteren Stadien — sondern mehr oder minder entfernt von derselben in primären Markräumen an, welche schon von beträchtlichen Knochenbalken eingeschlossen waren. Es schienen dieselben die Markräume so vollständig auszufüllen, dass ihre an den spindelförmigen Kernen leicht kenntliche Wand dem Knochen dicht anlag und das Bindegewebe mit den foetalen Markzellen ganz in die Lücken und Buchten des Knochens hineingedrängt wurde. Es ist dieses übrigens

1) RANVIER, *Traité technique d'histologie*. Paris 1875. Fascic. 3, p. 440 und schon früher *Compt. rend.* T. 77, p. 4405. Man verwechsle diese Capillaren übrigens nicht mit dem Netz weiter Capillaren, das HOYER in dem Markraum junger Knochen entdeckt hat. (S. das Referat über die HOYER'sche Arbeit in HOFMANN'S und SCHWALBE'S Jahresbericht, Bd. II. Leipzig 1875, p. 413, und vergl. auch SCHULIN, Ueber das Wachsthum der Röhrenknochen mit specieller Berücksichtigung des Humerus. *Sitzungsberichte d. Gesellsch. zur Beförd. d. ges. Naturwissensch. zu Marburg*. Nr. 9. Decemb. 1875, p. 403.)



auch quantitative Zurücktreten der Markzellen der Grund, warum Unterkieferpräparate hier und in den benachbarten Stadien durchsichtiger erschienen und schon bei oberflächlicher Betrachtung eine klarere Anschauung zu liefern pflegen, als es mit Schnitten von gewöhnlichen endochondralen Ossificationsgrenzen meist der Fall ist.

Neben diesen Capillaren findet man in den Markräumen, besonders da, wo sie noch als Knorpelcanäle ganz in verkalktem Knorpel verlaufen, zahlreiche Ostoklasten, welche besonders an den Wänden derselben Knorpelzellen unmittelbar aufsitzen. Ich halte es für am meisten wahrscheinlich, dass sie in loco entstehen, habe jedoch keine Beobachtung in dieser Richtung aufzuweisen.

Das Verhalten der Resorptionsstellen ist folgendes. Zuerst ist es ganz unzweifelhaft, dass die Zahnrinne seitlich und nach hinten auf Kosten des angrenzenden Knochens erweitert wird. An intacten Knorpel reicht sie in diesem Stadium nicht mehr heran, destomehr aber trifft sie bei ihren Ausdehnungsbestrebungen auf Knorpelknochen. Während ihre mediane Wand eine rein periostale Lamelle ist, besteht die hintere Wand und der hintere Theil der lateralen Wand nur aus dem vom Knorpel aus gebildeten Uebergangsgewebe, welches hier einer Resorption unterliegt, ohne jemals zu Knochen geworden zu sein. Ausserdem ist aber die ganze mediane Seite des aufsteigenden Astes wenigstens in ihren oberen zwei Dritteln in eine Resorptionsfläche verwandelt. Ich sehe hier Riesenzellen nicht nur überall der periostalen Einfassung aufsitzen, ich finde sie auch in grosser Anzahl an der freien Oberfläche des Gelenkkopfes, der an der medianen Seite bis an die Oberfläche verkalkt ist. Da Ostoklasten auf der freien Fläche eines Knorpels bisher noch nicht beschrieben worden sind, so habe ich von diesem Befunde in Fig. 43 eine Abbildung gegeben, welche wohl ohne weitere Erläuterung verständlich sein wird.

Das Wachsthum des angularen Knorpels entspricht durchaus der schon früher davon gegebenen Beschreibung. Auch er zeigt sich regelmässig leicht eingebuchtet und setzt sich an den Rändern beim Eintritt der Verkalkung, ja oft schon früher, mit periostalen Knochenlamellen in Verbindung, die neben ihm entstanden sind. Uebrigens hypertrophiren und verkalken die Knorpelzellen so rasch, dass man verhältnissmässig nur wenig intacten Knorpel findet.

Dasselbe gilt in noch weit höherem Maasse auch vom Gelenkkopf. Derselbe besteht geradezu fast nur aus verkalktem Knorpel. Das eigentliche Wucherungsgebiet desselben ist die hintere Fläche und die laterale obere Ecke, von hier aus treten die Zellen medianwärts rasch in die Hypertrophie und Verkalkung ein. An der medianen Seite stösst der

verkalkte Knorpel sogar in grosser Ausdehnung frei an das Periost und scheint hier, ohne weitere Metamorphosen durchgemacht zu haben, einer Zerstörung zu unterliegen, an welcher sich Riesenzellen und Periostgefässe gleichmässig zu betheiligen scheinen. Da von der den Knorpel umgebenden Knochenlamelle, an welcher wir schon im vorigen Stadium als Vorbereitung zur Resorption eine indifferente Fläche constatiren mussten, nichts mehr vorhanden ist, so muss ich annehmen, dass die Riesenzellen erst nach Zerstörung derselben auf die freie Oberfläche des Knorpels gelangt sind.

Der aus der ursprünglichen periostalen Anlage hervorgegangene Knochen lässt sich von dem aus Knorpel entstandenen ungefähr abgrenzen, wenn man sich den aufsteigenden Ast durch eine Verlängerung der hinteren Fläche des Process. coronoid. in zwei Hälften getheilt denkt. Die vordere Hälfte sammt dem dazu gehörigen Körper ist dann periostalen Ursprungs, der Rest aus Knorpel entstanden zu denken. Da, wo der periostale Knochen an den vom Knorpel gebildeten stösst, zeigt sich eine recht scharfe Grenze, oft deutlich als halbmondförmige Lamelle ausgeprägt, welche mit ihrer Concavität den Knorpelknochen gleichsam einfasst. Ich halte diese Lamelle für die uns wohl bekannte Knochenrinde, welche den einst hier vorhandenen Knorpel umgab, und glaube, dass diese scharfe Grenze, die sie bildet, so zu sagen nicht absichtlich gesetzt ist, sondern mehr einem Zufall ihre Entstehung verdankt: dem Zufall nämlich, dass von derselben aus gegen den Knorpel hin eigentlich kein echter Knochen mehr existirt. Ich habe ja vorhin auseinander gesetzt, dass augenblicklich fast gar kein Knochen, sondern nur eine grosse Menge von verkalkten Knorpelbalken erzeugt wird. Wo diese auf ihrem Wege nach vorn an echten Knochen stossen, muss sich von selbst eine scharfe Grenze herstellen; wenn aber, wie schon im nächsten Stadium, auch der Knorpel wieder massenhaft echten Knochen producirt, so muss dieselbe sofort verwischt werden, wie es in der That der Fall ist. Ich kann diese Grenzlamelle auch in der STRELZOFF'schen Figur sehr gut wiedererkennen (STRELZOFF, in EBERTH's Untersuchungen etc. Tab. III, Fig. 45), doch muss ich ausdrücklich gegen die Knorpelreste in dem Processus coronoideus protestiren, die STRELZOFF an eben demselben Orte abbildet. Der Processus coronoideus ist periostalen Ursprungs und ich habe nie etwas dergleichen an ihm bemerken können.

Spätere Stadien. Embryonen von 11—13 Cm. Fig. 14.

Für die folgenden Stadien empfiehlt es sich, um Wiederholungen zu vermeiden, dieselben in eine Betrachtung zusammenzufassen.

Der bedeutendste Unterschied, den ich gegen früher bemerke, ist



der, dass der Knorpel, während bisher sein Wachstum mit seiner Verknöcherung Schritt gehalten hat, jetzt zu verschwinden beginnt. Man kann dieses veränderte Verhältniss schon mit unbewaffnetem Auge erkennen, wenn man z. B. Horizontalschnitte durch den aufsteigenden Ast von 9 und 12 Cm. langen Embryonen mit einander vergleicht. Dort nimmt der Knorpel reichlich  $\frac{1}{3}$ , hier kaum  $\frac{1}{5}$  des ganzen Schnittes ein. Bei Embryonen von 11 Cm. finde ich indessen den Knorpel noch recht beträchtlich und es scheint daher, dass das Schwinden desselben ziemlich plötzlich eintritt, d. h., dass auf einem gewissen Punkte der Entwicklung das Wachstum am hinteren Rande plötzlich erlischt. Gänzlich fehlte dasselbe aber auch bei einem Embryo von 13 Cm. noch nicht, und da dies das älteste Stadium ist, das ich untersucht habe, so vermag ich nicht anzugeben wann dies der Fall ist. Bei einem fast reifen Foetus konnte ich nirgends mehr eine Spur von Knorpel entdecken.

Für das nähere topographische Verhältniss des Knorpels zum Knochen will ich nur bemerken, dass von den beiden Knorpelmassen, welche ich beim vorigen Stadium am Angulus und Condylus beschrieb, der erstere jetzt verschwindet, während der Condylus noch lange seinen knorpeligen Character beibehält (Fig. 4, 5, 6). Der Knorpel des Angulus ist bei Früchten von 11 Cm. (Fig. 5) nur noch in Spuren nachzuweisen, während der Gelenkfortsatz noch einen mächtigen knorpeligen Kopf bildet. Aber auch er vergeht jetzt schnell, und bei einem Embryo von 13 Cm. ist der ganze Knorpel schon auf einen schmalen Streifen reducirt, welcher der Gelenkfläche aufsitzt. Damit hat sich auch die äussere Gestalt des aufsteigenden Astes geändert. Während früher (und noch bei Embryonen von 11 Cm.) der periostale Antheil als dünne Platte der compacten Masse aufgesetzt erschien, welche vom Knorpel ausging, findet jetzt eine Verschmälerung des Knorpelknochens in den periostalen Antheil statt, der den Uebergang zu den bleibenden Verhältnissen anbahnt. Während der Horizontalschnitt des Unterkieferastes sonst eine eiförmige Gestalt zeigte, an welche sich nach vorn der Querschnitt des Process. coronoid. wie ein dünner Stiel anfügte (STRELZOFF l. c. Tab. III, Fig. 15), geht jetzt der Knorpelknochen unmerklich keilförmig in denselben über. Nehmen wir dazu das ebenfalls schon mit blossem Auge sichtbare Geradewerden der Ossificationslinie, so kann in diesen späteren Stadien der Horizontalschnitt des aufsteigenden Astes bei flüchtiger Betrachtung für den Längsschnitt eines Röhrenknochens imponiren.

Der histologische Character der Ossification ist, um es kurz zu sagen, jetzt ein modificirt endochondraler Typus geworden. Die auffallendste Veränderung, die auch schon STEUDENER gesehen hat, ist das



Geradlinigwerden der Ossificationslinie. Bei Embryonen von 12 Cm. hat sich diese Verwandlung schon vollzogen, bei solchen von 11 Cm. scheint der Uebergang dazu stattzufinden, wenigstens lässt sich das Pfeilersystem von intacten und ossificirenden Knorpelbalken, welche sich an der Ossificationsgrenze regelmässig ineinander einschieben, wohl ganz ungezwungen so deuten. In dem Maasse, als diese Rückkehr zur Norm, wenn man es so nennen will, stattfindet, verschwinden in dem fertigen Knochen die Inseln von verkalktem Knorpel, welche als constante Begleiterscheinungen des Knorpelknochens alle Verwandlungen desselben hartnäckig zu überdauern schienen. Ich kann mir hier die Bemerkung nicht versagen, dass vielleicht die Unregelmässigkeit der Ossificationsgrenze für das Auftreten dieser Erscheinung direct verantwortlich zu machen ist. Es ist nicht undenkbar, dass, wenn verkalkter Knorpel weit in ossificirenden hineinragt, wie es doch für eine unregelmässige Ossificationsgrenze characteristisch ist, derselbe bei schnellem Fortgang der Ossification von allen Seiten von Uebergangsgeweben eingeschlossen und damit den unbekanntem Einflüssen entzogen wird, welche ihn in Knochen übergeführt haben würden. Jedenfalls ist es für mich nicht ohne Bedeutung, dass, sobald die Ossificationsgrenze aus pathologischen Gründen unregelmässig wird, wie bei der Rachitis, das Stehenbleiben von verkalkten Knorpelinseln, das bei der normalen Ossification nur ganz ausnahmsweise vorkommt, plötzlich wieder in grösserer Häufigkeit beobachtet wird.

Die übrigen Abweichungen vom rein endochondralen Typus sind nicht unbeträchtlich. Zur Bildung von Knorpelzellensäulen kommt es auch jetzt nicht, fast der ganze Knorpel besteht, wie früher, aus vergrösserten Elementen, die nur spärlichen Zwischenraum zwischen sich lassen, und ist in grosser Ausdehnung verkalkt. Die Knorpelcanäle zeigen eine sehr regelmässige Anordnung und laufen, untereinander fast genau parallel, sagittal von hinten nach vorn. An den Rändern finden sich in den Knorpelbalken zwischen ihnen noch Spuren metaplastischer Verknöcherung, welche aber offenbar im Verschwinden begriffen ist. Längs der ganzen Ossificationslinie findet eine Eröffnung der Knorpelkapseln mit Zerstörung ihres zelligen Inhaltes statt (Fig. 14 b) und es scheinen dafür besonders die RANVIER'schen grossen Capillaren thätig zu sein, welche sich hier vorzüglich schön entwickelt, bisweilen bis an die Ossificationsgrenze verfolgen lassen. Gegenüber der gewöhnlichen endochondralen Ossification ist hervorzuheben, dass die primären Markräume hier nicht die länglich-ovale, der Längsachse des Knochens parallele Gestalt, wie z. B. an Röhrenknochen, haben. Da sich aber diese Gestalt ganz naturgemäss aus der Anordnung der zelligen Elemente im

Knorpel, deren Platz sie einnehmen, also aus den Knorpelzellensäulen herleitet, so ist der Mangel typischer Markräume eigentlich nur die nothwendige Folge des Fehlens dieser Gruppierung der Knorpelzellen und keineswegs als eine besondere Abweichung aufzufassen. Das verkalkte Gerüst der Grundsubstanz widersteht eigentlich zuerst recht vollständig der Zerstörung; indem anfangs nur die Zellen daraus ausgelöst werden, bleibt ein polygonales verkalktes Maschenwerk übrig, welches in seinen Zwischenräumen breite Gefässe, Bindegewebe und junge Markzellen trägt. Die Riesenzellen verschwinden nach und nach aus dem Inhalt der Markräume und sind bei einem Embryo von 12 Cm. nicht mehr nachzuweisen, aber auch die Markzellen werden durch die grossen Gefässe so an die Seite gedrängt, dass man im Innern der Markräume oft eigentlich nur Blutkörperchen sieht. In diesem unfertigen Zustande verharret das übrig gebliebene Knorpelgerüst sehr lange und häuft sich so sehr an, dass die von ihm gebildete Zone (Fig. 14 c) an Breite fast dem Knorpel selbst gleichkommt. In dem Maasse, in dem sich an die Knorpelreste junge Knochensubstanz ablagert, werden nun auch durch Auflösung der im Wege stehenden Knorpelbalken längsovale Markräume geschaffen, welche im Ganzen den eines jungen Röhrenknochen entsprechen und ebenfalls auf der Verknöcherungsgrenze senkrecht stehen (Fig. 14 d). Die jungen Knochenbalken enthalten dieselben an Doppelfärbungen blau erscheinenden Reste von Knorpelgrundsubstanz und sind, so lange diese sichtbar bleiben, dadurch vom periostalen Knochen leicht abzugrenzen.

Es ist übrigens auffallend, wie rasch der junge Knochen sich gegen den periostalen Antheil keilförmig zuspitzt, trotzdem seine Balken und seine Markräume sehr schnell breiter werden. Ich setze dies auf Rechnung der lebhaften Resorption, welche ich jetzt nicht nur an der medianen, sondern auch an der lateralen Seite finde. Schon bei Embryonen von 11 Cm. trägt die letztere einzelne Riesenzellen, bei solchen von 12 Cm. ist sie mit ebenso zahlreichen als die mediane bedeckt. Die Seitenflächen der vorderen periostalen Hälfte sind im Gegentheil im Wachsthum begriffen, an der ganzen Vorderfläche, oder bei ihrer Schmalheit eigentlich besser Vorderkante, ist die Resorption constant geblieben. Es wächst daher der Unterkiefer jetzt nur an seiner hinteren Fläche und an der vorderen Hälfte der beiden Seitenflächen; wie lange dieses Verhältniss bestehen bleibt, vermag ich nicht zu sagen.

#### Zusammenfassung und Schluss.

Die wesentlichen Resultate meiner Untersuchungen sind folgende. Der Unterkiefer wird beim Schwein als eine schwach gebogene periostale



Lamelle angelegt, an der sich noch keine einzelnen Theile erkennen lassen. An dieser Lamelle entwickelt sich an der Stelle, welche dem späteren Angulus entspricht, von den Zellen des Periostes aus eine Knorpelmasse. Wo dieser Knorpel an die primäre Lamelle stösst, verknöchert er metaplastisch und geht durch den von ihm gebildeten Knochen ohne scharfe Grenze in den periostalen über. Durch Vergrößerung nach oben, hinten und unten bildet dieser Knorpel den Condylus, den hinteren Theil des aufsteigenden Astes und den Angulus, die primäre periostale Lamelle bildet den Processus coronoideus, den vorderen Theil des aufsteigenden Astes und das Mittelstück des Körpers. Der Knorpel verknöchert noch während der Foetalperiode vollständig und zwar so, dass erst der mittlere Theil desselben bis auf einen schmalen Streifen am hinteren Rande, dann der Angulus und endlich der Gelenkkopf verschwinden. Der Typus dieser Verknöcherung ist an den Rändern der metaplastische STRELZOFF's, in der Mitte ein modificirt endochondraler, später wird der letztere der allein herrschende. Resorptionen treten ausser den rein auf die Erweiterung der Zahnrinne beschränkten erst an der vorderen, dann an der medianen und endlich an der lateralen Seite des aufsteigenden Astes auf.

Ich behaupte daher — so weit meine Untersuchungen allgemeinere Gültigkeit besitzen, was erst die Zukunft lehren muss — mit STIEDA gegen STRELZOFF, dass die erste Anlage des Unterkiefers periostal ist, ich behaupte dagegen mit STRELZOFF gegen STIEDA, dass wenigstens beim Schwein nie mehr als eine Knorpelanlage existirt, und ich muss gegen beide Autoren den Satz aufstellen, dass die Verknöcherung derselben weder ausschliesslich metaplastisch, noch ausschliesslich endochondral ist, sondern sich aus beiden Typen zusammensetzt. Dieselbe Behauptung endlich muss ich auch gegen STEUDENER aufrecht erhalten, der die meisten Eigenthümlichkeiten der Unterkieferverknöcherung richtig gesehen hat, meiner Meinung nach aber viel zu weit geht, wenn er sie alle nur als Modificationen des endochondralen Typus erklären will.

Um schliesslich dem MECKEL'schen Knorpel noch einige Worte zu widmen, so habe ich von einer Verknöcherung desselben und einem Aufgehen in den Unterkiefer, wie es STIEDA neuerdings von der Katze beschrieben hat<sup>1)</sup>, nie etwas bemerken können. Im Gegentheil, es ist mir aufgefallen, dass der Unterkiefer, wo er bei seinem Dickenwachthum mit demselben in Berührung kommt, vor ihm zurückweicht. Ich besitze mehrere Präparate, in denen der MECKEL'sche Knorpel in einer flach concaven Höhlung des dicht an ihn stossenden Unterkiefers liegt,

1) STIEDA l. c. p. 247.



welche mit Lacunen und Riesenzellen ganz besetzt erscheint. Ich kann mir das Zustandekommen dieser Höhlung, in welche der MECKEL'sche Knorpel genau hineinpasst, nur so erklären, dass der Knochen im Contact mit demselben einer Resorption unterlag, während er an den Seiten weiter wuchs. Ich darf indessen nicht unerwähnt lassen, dass ich an älteren Embryonen die Zellen des MECKEL'schen Knorpels einige Male in einem eigenthümlichen Wucherungsprocess begriffen fand. Ich fand überall Zellengruppen, welche ihre gemeinschaftliche Abstammung aus einer Mutterzelle deutlich zeigten und nur durch geringe Zwischensubstanz von einander getrennt waren. Einen weiteren Schritt zur Ossification — wenn man diese Veränderung als einen solchen auffassen will —, insbesondere beginnende Verkalkung, habe ich nie sehen können, und muss es daher einer weiteren Untersuchung vorbehalten bleiben, wie sich das endliche Schicksal des MECKEL'schen Knorpels gestaltet und ob die von STIEDA beschriebene Ossification beim Schwein nur ein späterer Vorgang ist oder demselben überhaupt gänzlich mangelt.

Am Schluss meiner Arbeit angelangt<sup>1</sup>, erfülle ich nur eine angenehme Pflicht, indem ich Herrn Geheimrath v. KÖLLIKER sowohl, als auch dem Assistenten des Instituts Herrn Dr. GIERKE für die freundliche Theilnahme, mit welcher sie meinen Bemühungen in jeder ihnen nur möglichen Weise Unterstützung und Förderung angedeihen liessen, an dieser Stelle meinen herzlichsten Dank ausspreche.

### Erklärung der Abbildungen.

#### Taf. XIX u. XX.

Fig. 1. Unterkiefer eines Schweinsembryo von 3 Cm. präparirt. Profilsansicht.  
<sup>2</sup><sub>1</sub> der natürlichen Grösse.

Fig. 2. Unterkiefer eines Schweinsembryo von 6 Cm. präparirt. Profilsansicht. Der Knorpel ist blau colorirt (ebenso bei Fig. 3 — 6). Natürliche Grösse (ebenso Fig. 3—6).

*ab*, Projection der Ebene des Frontalschnittes Fig. 9.

*cd*, Projection der Ebene des Frontalschnittes Fig. 40.

Fig. 3. Unterkiefer eines Schweinsembryo von 8 Cm. präparirt. Profilsansicht.

*ab*, Projection der Ebene des Frontalschnittes Fig. 41.

Fig. 4. Unterkiefer eines Schweinsembryo von 40 Cm. präparirt. Profilsansicht.

Fig. 5.       "       "       "       " 41 "       "       "

Fig. 6.       "       "       "       " 43 "       "       "

Fig. 7. Theil eines Horizontalschnittes durch den Angulus und den Körper des Unterkiefers von einem Schweinsembryo von 4,5 Cm. Geringe Vergr. Doppelfarb.

- a, Knorpel,
- b, Knochen,
- c, Wachstumsstelle des Knorpels,
- d, Ossification des Knorpels,
- e, innere { Schicht des Periostes.
- f, äussere {

Fig. 8. Frontalschnitt durch den aufsteigenden Ast des Unterkiefers von einem Schweinsembryo von 5 Cm. Länge, vor der Incisura semilunaris geschnitten. Doppelfarb. Schwache Vergr.

- C. M, MECKEL'scher Knorpel,
- a, äussere { Schicht des Periostes,
- b, innere {
- c, d, siehe den Text.

Fig. 9—11. Gemeinschaftliche Bezeichnungen.

- P.cd, Knorpel des Gelenkkopfes (Process. condyloid.),
- A, Knorpel des Angulus,
- P.crd, Processus coronoideus,
- I.s, Incisura semilunaris,
- C.M, MECKEL'scher Knorpel,
- a, äussere { Periostschicht.
- b, innere {

Fig. 9. Frontalschnitt durch den aufsteigenden Ast des Unterkiefers eines Schweinsembryo von 6,5 Cm. in der Ebene *ab* der Fig. 2. geschnitten. Doppelfarb. Geringe Vergr.

- c, periostale Verknöcherung.

Fig. 10. Schnitt durch denselben Unterkiefer, in der Ebene *cd* der Fig. 2 geschnitten. Doppelfarb. Geringe Vergr.

- O.zyg, Os zygomaticum.

Fig. 11. Schnitt durch den aufsteigenden Ast des Unterkiefers von einem Schweinsembryo von 9 Cm. in der Ebene *ab* der Fig. 3 geschnitten. Doppelfarb. Geringe Vergr.

- c, periostale Verknöcherung,
- e, Knorpelcanäle.

Fig. 12. Horizontalschnitt durch den Angulus des Unterkiefers von einem Schweinsembryo von 9 Cm. Theil des Randes. Vergr. 200.

- a, Knorpel,
- b, innere { Schicht des Periostes,
- c, äussere {
- d, periostaler Knochen,
- e, Knorpelknochen,
- f, Knorpelcanal.

Fig. 13. Frontalschnitt durch den aufsteigenden Unterkieferast eines Schweinsembryo von 9 Cm. Ein Stückchen von dem medianen Rande des Gelenkkopfes. Vergr. 300.

- a, Knorpel,
- b, Periost,
- c, Knorpelcanal.

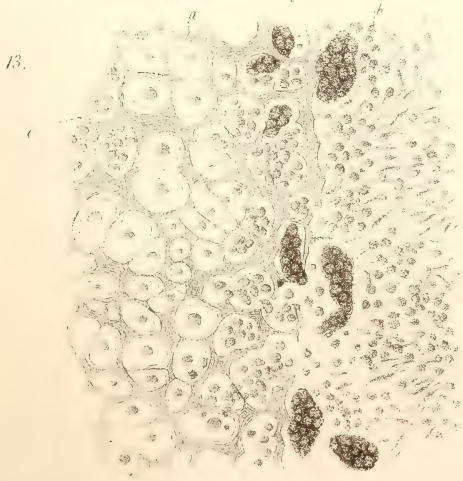
Fig. 14. Horizontalschnitt durch den aufsteigenden Unterkieferast eines Schweinsembryo von 12 Cm. Theil der Ossificationsgrenze mit den benachbarten Partien. Doppelfarb. Geringe Vergr.

- a, Knorpel,
- b, Ossificationsgrenze,
- c, zerstörter Knorpel,
- d, junger endochondraler Knochen.













## Ueber die Bedeutung des Geschmacks- und Geruchsstoffes.

Von

Prof. Dr. Gustav Jaeger.

Schwerlich wird ein Zoologe darüber im Unklaren sein, dass unsere Wissenschaft neuerdings an einem Wendepunct angekommen ist. Bis zu DARWIN'S Auftreten verfolgte die wissenschaftliche Zoologie in hervorragender Weise die morphologische Richtung. Mit DARWIN trat die bisher sehr stiefmütterlich behandelte und lediglich für Casuistik gehaltene biologische Richtung in ihr volles von jetzt an nicht mehr zu bestreitendes Recht, denn dass die »natürliche Auswahl« das letztinstanzliche regulirende Princip des organischen Kosmos ist, darf wohl jetzt als unumstössliche Wahrheit betrachtet werden. Dass mit dem Auftauchen der biologischen Richtung das höchste Problem der Organismenlehre, die Abstammungsfrage, in Angriff genommen wurde, hat die jetzt abgelaufene biologische Epoche der Zoologie zu der interessantesten, fruchtbarsten und animirtesten gemacht, welche die Geschichte dieser Wissenschaft hinter sich hat; allein wenn wir das Facit ziehen, so muss Jedem sich die Ueberzeugung aufdrängen, dass das Ziel, das wir schon mit Händen greifen zu können glaubten, nicht erreicht worden ist, dass wir ihm uns nur um einen, allerdings hochbedeutsamen Schritt genähert haben; hochbedeutsam namentlich deshalb, weil wir jetzt mit Bestimmtheit wissen, dass das Ziel in der Richtung der Descendenztheorie und keiner anderen liegt. Dass das Ziel auf dem bisherigen biologisch-morphologischen Wege nicht erreicht werden kann, ist mir niemals klarer geworden als durch die jüngste Schrift HAECKEL'S über die Perigenesis der Plastidule. Sie ist der schlagendste Beweis 1. dass wir uns in einer Sackgasse befinden, 2. dass selbst die verzweifeltste naturphilosophische Anstrengung den Berg, vor dem wir stehen und der »Vererbung« heisst, nicht zu durchbohren vermag, kurz, dass wir mit der Philosophie und dem Wissen zu Ende sind.

In dem Schlussheft meiner zoologischen Briefe, dessen Ausgabe unmittelbar bevorsteht, unternehme ich den Versuch, die Zoologie auf eine andere noch ganz brach liegende Bahn empirischer Forschung zu bringen. Ich greife daraus vorliegendes Capitel hauptsächlich deshalb heraus, weil ich in der genannten Schrift den vorliegenden Gegenstand nur sehr cursorisch behandelte, während er mir, je länger ich mich damit beschäftige, um so wichtiger und deshalb eingehenderer Erörterung werth erscheint.

Es kann darüber wohl kaum ein Zweifel sein, dass die Vererbung des Characters (so will ich zusammenfassend alle Eigenschaften eines Thieres nennen) nur zu einem kleinen Theil auf die Entwicklungsumstände, der Hauptsache nach auf chemisch-physikalische Qualitäten des Keimprotoplasmas zurückzuführen ist. Bezüglich der physikalischen Qualitäten, die bei der Vererbung eine entscheidende, namentlich morphogenetisch entscheidende Rolle spielen, will ich meiner Schrift nur insofern vorgreifen, als ich andeute, dass der Wassergehalt des Protoplasmas und der davon abhängige Grad der Adhäsivität und Permeabilität desselben ein Hauptfactor ist. Dagegen will ich mich über die chemischen Qualitäten des Keimprotoplasmas, auf denen die Vererbung beruht, ausführlicher aussprechen, allerdings nicht über alle, sondern nur über den in der Ueberschrift dieses Aufsatzes genannten Theil.

Der Zoologe ist in Bezug auf die chemische Frage sehr übel daran. Wenn man ein Handbuch der Zoochemie aufschlägt, und die daselbst aufgeführte Handvoll Thierstoffe mit der nach Hunderttausenden zu messenden Zahl der Thierarten vergleicht, so könnte man sich versucht fühlen, den chemischen Weg für gänzlich hoffnungslos zu halten, denn die Chemie bietet uns so gut wie nichts. Dennoch betrachte ich die Sache nicht so verzweifelt, denn glücklicherweise ist jeder Mensch im Besitz zweier ausserordentlich feiner chemischer Beobachtungswerkzeuge, seines Geschmacks- und Geruchssinnes, bei denen nur das Missliche ist, dass hier die Verständigung über die Qualität sehr schwierig, weil nicht ziffermässig möglich ist und weil der Culturmensch die Ausbildung seiner chemischen Sinne vernachlässigt und sie so geringschätzig behandelt, dass er zur Bezeichnung der Unwichtigkeit einer Eigenschaft oder eines Dinges das Wort »Geschmackssache« gebraucht.

Die Thatsache, von welcher ich ausgehe, ist die, dass jede Thierart ihren specifischen Ausdünstungsgeruch hat. Selbst ein ungeschultes Geruchsorgan wird mit verbundenen Augen ein Pferd von einem Rind, eine Ziege von einem Reh, einen Hund von einer Katze, einen Marder von einem Fuchs, eine Krähe von einer Taube,

einen Papagei von einer Henne, eine Eidechse von einer Schlange zu unterscheiden vermögen, und mein als Ornithologe bekannter Freund, Dr. JULIUS HOFFMANN, hat mich davon überzeugt, dass man eine Rabenkrähe und eine Nebelkrähe, also Localformen der gleichen Art, am Ausdünstungsgeruch mit Sicherheit unterscheiden kann. Bei den Thieren, die dem Menschen zur Nahrung dienen, überzeugen wir uns leicht, dass jedes Thier auch seinen specifischen Geschmack besitzt; wir wollen uns jedoch im Folgenden mehr an die Geruchsstoffe als an die Geschmacksstoffe halten, weil wir für die zoochemische Untersuchung von dem Geruchssinn einen ausgedehnteren Gebrauch machen können als von dem Geschmackssinn.

Obiger Satz vom specifischen Geschmack und Geruch ist nun zunächst in folgender Richtung zu erweitern: Nicht blos jede morphologische Art hat ihren specifischen, von dem der nächstverwandten verschiedenen Ausdünstungsgeruch, sondern auch jede Rasse, jede Varietät und in letzter Instanz sogar jedes Individuum. Ueber letzteren Punct belehrt uns allerdings unser verwahrloster eigener Geruchssinn nicht mehr, dagegen der hochentwickelte Geruchssinn des Hundes durch die Thatsache, dass ein feinnasiger Hund die Spur seines Herrn mit derselben Bestimmtheit von der anderer Menschen unterscheidet, mit der wir die Individuen mittelst unserer physikalischen Sinne auseinander halten. Die biologische Beobachtung der Thiere überzeugt uns davon, dass diese chemische Individualisirung nicht etwa ein Privilegium des Menschen ist, sondern vielleicht eine allgemeine Eigenschaft. Was mir diese Ueberzeugung aufdrängt, sind insbesondere folgende Umstände.

Wenn der Imker einem weiselos gewordenen Bienenstock eine neue Königin geben will, so muss er sie verwittern, d. h. ihr den Ausdünstungsgeruch beibringen, welcher dem ganz bestimmten Stock eigen ist, und manche Umstände sprechen dafür, dass die Biene eines Bienenstockes und die Ameise einer bestimmten Colonie für die Bewohner eines anderen Stockes oder einer anderen Colonie einen fremden Geruch hat.

In den zoologischen Gärten hat man beim Zusammenbringen der Thiere, namentlich dem der beiden Gatten einer Art, in der Verwitterung ein vorzügliches Mittel erkannt, um sofort Sympathiebeziehungen herzustellen, während bei Vernachlässigung dieser Massregel die ärgerlichsten Conflictte entstehen. Bei den monogamischen Thieren ist die Sicherheit, mit der sich die Ehegatten stets, selbst in der Nacht, zusammenfinden, ohne Annahme eines Individualgeruches schlechterdings nicht zu erklären. Bei dem Einwerfen monogamischer Vögel behufs



Züchtung, macht der Thiergärtner die Erfahrung, dass durchaus nicht jedes beliebige Männchen von jedem beliebigen Weibchen acceptirt wird, und umgekehrt, sondern dass diese Thiere eine sehr entschiedene Auswahl treffen, die ohne Zuhülfenahme von Individualgerüchen eben nicht zu erklären ist. Selbst bei Thieren, die in Gemeinschaftsehe leben, wie bei Hunden, kann man derlei Beobachtungen von Zurückweisungen und ganz besondern Zuneigungen machen, die bei diesen eminenten Geruchsthieren wohl nur durch Individualgerüche zu erklären sind.

Zugänglicher wird unseren Sinnen bereits die chemische Varietäten- und Rassendifferenz, allerdings erstere bei den Thieren weniger als bei den Pflanzen: die Varietäten unserer Culturpflanzen, z. B. unserer Obstsorten, zeigen eine Differenzirung der Geschmacks- und Geruchsstoffe, die bei genauerer Ueberlegung unser höchstes Interesse herausfordert. Dagegen ist die Rassendifferenz unserem Geruchssinn bei dem Menschen in hohem Grade zugänglich, wofür ich mich auf den Aufsatz von RICHARD ANDREE über »Völkergeruch« in Nr. 5 des Correspondenzblattes für Anthropologie berufe. Wie weit die ganz charakteristischen Stände- und Handwerksgerüche (z. B. der Bauerngeruch, Schneidergeruch, Schustergeruch etc.) exogen oder endogen sind, will ich hier nicht entscheiden, doch halte ich sie nicht ausschliesslich für exogen, werde aber darauf noch zurückkommen.

Die weitere Ergänzung des Satzes vom specifischen Geschmack und Geruch ist folgende:

Es giebt nicht blos Individual-, Varietäten-, Rasse- und Speciesgerüche, sondern auch Gattungs-, Familien-, Ordnungs- und Classengerüche, d. h. die Speciesgerüche der verschiedenen Arten einer Gattung zeigen bei aller Verschiedenheit eine deutliche, oft sehr auffällige Uebereinstimmung, und dasselbe gilt von den Gerüchen der Gattungen derselben Familie, Ordnung, Classe etc., kurz: die Aehnlichkeit und Differenz der Geruchs- und Geschmacksstoffe steht in merkwürdig genauer Beziehung zu dem Grade der morphologischen Verwandtschaft. Ich will hierfür einige leicht wahrnehmbare Beispiele anführen.

Prägnanten Gattungsgeruch haben unter den Säugethieren z. B. die Marder, die Katzen, die Stinkthiere, die Ziegenarten, Einhufer, Antilopen, Hirsche. Unter den Vögeln ist der Taubengeruch, Rabengeruch, Geiergeruch, Reihergeruch, Straussengeruch für unsern Geruchssinn am fassbarsten.

Als Beispiele für die Uebereinstimmung der specifischen Ausdünstungsgerüche grösserer systematischer Gruppen nenne ich

den Affengeruch, Wiederkäuengeruch (Einhufengeruch ist schon oben genannt), Nagethiergeruch, Schweinsgeruch, Eidechsenderuch, Schlangergeruch, Amphibiengeruch, Fischgeruch; ja ich stehe nicht an, ebensogut von einem Säugethiergeruch, Vogelgeruch und Reptiliengeruch zu reden, als von einem Fisch- und Amphibiengeruch.

Von den wirbellosen Thieren gilt unstreitig dasselbe. Der Geruch einer Schmetterlingssammlung ist ein entschieden anderer als der einer Käfersammlung, und der Wanzengeruch ist zu bekannt, als dass ich davon sprechen sollte. Die unter Baumrinden steckende Cossusraupe findet der Erfahrene sicher durch den säuerlichen Geruch, den sie ausströmt, ebenso die Colonien des Eremitkäfers an dem Juchtingeruch, von Moschusbock, spanischer Fliege, Meloë etc. nicht zu reden. Die Männchen der Spthingiden und Noctuen finden ihre Weibchen auf Grund des specifischen Ausdünstungsgeruchs bei stockfinsterner Nacht auf weite Distanzen. Für die Mollusken appellire ich weniger an den Geruch als den Geschmack. Niemand wird eine Auster im Geschmack mit einer Miesmuschel oder einer Weinbergschnecke, einer Murex, einem Cardium verwechseln, und für die Krebse verweise ich auf die Geschmacksdifferenz von Hummer, Flusskrebs, Garnelle, Languste, See-spinne etc. Der Trepang schmeckt anders als die Eierstöcke von Echinus esculentus, und wieder ganz eigenartig ist der Geschmack der Cynthia microcosmus, die man am Mittelmeer isst. Kurz, der Satz von der Specifität der Geschmacks- und Geruchsstoffe gilt offenbar für alle Thiere so gut wie für alle Pflanzen, und im Grossen und Ganzen ist die Differenz in Uebereinstimmung mit der morphologischen Differenz, was uns die Ueberzeugung aufnöthigt, dass bei der Vererbung auch der morphologischen Characterere die Geschmacks- und Geruchsstoffe eine causale Rolle spielen.

Ehe wir nun unsere Erwägungen weiter fortsetzen, müssen wir zuerst die Frage aufwerfen: woher stammt der specifische Ausdünstungsgeruch und der specifische Geschmack? Soviel ist gewiss, dass die Geruchsstoffe sich nicht bloß im Koth der Thiere finden, sondern fast noch entschiedener im Harn, aber ausserdem haften sie fast allen Theilen des Thieres entweder unmittelbar an, z. B. den Hautabsonderungen, Haaren, Federn etc., oder können daraus entwickelt werden. So geben unsere zoochemischen Handbücher schon längst die Thatsache an, dass das Blut, mit Schwefelsäure behandelt, den gleichen Geruch entwickelt wie der Koth des betreffenden Thieres. Der Geruch ist also nicht ein bloß äusserlich anhaftender (exogener), von Verunreinigungen stammender, sondern ein endogener, von der lebendigen Substanz entwickelter, was für die Ge-



schmacksstoffe ohnedies keines Beweises bedarf. Weiter zeigt uns die Thatsache, dass der Geruch aus dem Blute durch Zersetzung desselben genommen werden kann, offenbar, dass wir es mit zweierlei Molekularzuständen zu thun haben: 1. mit den riechenden und schmeckenden Stoffen selbst, 2. mit ihren noch nicht oder wenigstens in geringerem Maasse wirkenden Erzeugern, welchen ich die Namen Saporigen und Odorigen geben will, wie die Chemiker einen Farbstoffezeuger Chromogen nennen.

Die weitere Frage ist die: in welcher Beziehung steht das Saporigen und Odorigen zu dem Protoplasma der Thiere?

Der Gedanke liegt sehr nahe, dieselben auf die Nahrung zurückzuführen, die ja immer schmeckende und riechende Stoffe enthält. Allein die Sache ist nicht so einfach. Es unterliegt keinem Zweifel, dass die jeweilige Nahrung einen entschiedenen Einfluss auf die Art des Ausdünstungsgeruches ausübt, z. B. riecht ein Hund, den wir mit Pferdefleisch füttern, entschieden nicht bloß penetranter, sondern auch anders als wenn wir ihn mit allerlei Küchenabfällen füttern, also als Omnivoren behandeln. Weiter erinnere ich an den interessanten Versuch HOLMGREN's, der bei Tauben, die er ausschliesslich mit Fleisch fütterte, eine raubvogelähnliche Abänderung des Ausdünstungsgeruchs erzielte. Endlich wissen wir, dass nach endermatischer Aufnahme von Terpentinöl der Harn des Menschen einen Veilchengeruch erhält, dass die Aas fressenden Thiere, die Fischfresser eine gewisse Aehnlichkeit im Ausdünstungsgeruch haben.

Auf der anderen Seite ist aber mit vollkommener Entschiedenheit eine ausschliessliche Entstehung des Ausdünstungsgeruches aus der jeweiligen momentanen Nahrung in Abrede zu ziehen. Wenn Jude und Christ, Weissler und Neger noch so lange die gleiche Kost geniessen, so verschwindet die Differenz des Ausdünstungsgeruches nicht, sie wird höchstens geringer. Der Mensch kann einen Hund oder ein Schwein noch so lange mit seinen Küchenabfällen, also mit dem füttern, was er selbst geniesst, und doch entsteht keine Harmonie zwischen seinem Ausdünstungsgeruch und dem dieser Hausthiere. Meine Affen im Wiener Thiergarten bekamen fast genau die gleiche Nahrung wie ein Mensch und behielten ihren Affengeruch unverändert. Meine Pelikane, Reiher, Möven, Fischottern, Cormorane, Seehunde erhielten zur Nahrung die gleichen Fischspecies (meist *Alburnus lucidus*) jahraus jahrein, trotzdem behielt der Kormoran seinen rabenartigen Geruch, die Fischotter ihren an Moschus erinnernden Mustelengeruch, und zwischen Seehund und Fischreiher war wenigstens für mein Geruchsorgan die Differenz stets so gross, wie sie zwischen einem Vogel- und Säugethiergeruch ist, endlich



vor zwei Jahren frappirte mich der mir ganz fremdartige Geruch der Leiche eines ja ebenfalls Fische fressenden Delphins. Die Viehzüchter wissen längst, wie ausserordentlich unabhängig Geruch und Geschmack der Milch von der Art der Nahrung der Kühe ist. Pferd und Rind, die jahraus jahrein das gleiche Heu und Stroh als Nahrung erhalten, verlieren nie die Differenz ihres Ausdünstungsgeruchs, und die Versuchsmäuse, die ich gegenwärtig lebendig halte und seit Monaten mit Brod füttere, haben ihren specifischen Mausgeruch noch wie am ersten Tage.

Für die Geschmacksstoffe gilt offenbar dasselbe: d. h. dass die chemische Zusammensetzung der momentanen Nahrung wohl nicht ganz ohne Einfluss auf den Geschmack des Fleisches ist, allein nur von einem sehr untergeordneten: Rindfleisch schmeckt eben wie Rindfleisch, mögen wir das Thier mit Wiesenheu ernähren oder ihm Schlempefütterung geben wie einem Schwein.

Daraus geht hervor, dass der Ausdünstungsgeruch und Geschmack eines Thieres eine Mischung verschiedenartiger Geruchs- und Geschmacksstoffe ist. Die eine Gruppe entstammt der jeweiligen Nahrung (Nahrungs-Geruch und -Geschmack), die andere weit überwiegende Gruppe entstammt der lebendigen Substanz des Thieres selbst, ist sein Protoplasmageruch und -Geschmack. Für unsere ferneren Zwecke können wir von dem ersteren, dem Nahrungsgeruch und -Geschmack, absehen, bei der Vererbung spielt offenbar nur der Protoplasmageruch und -Geschmack eine Rolle.

Wir haben bisher nur vom fertigen Thier gesprochen, bei der Vererbung handelt es sich dagegen um die chemische Zusammensetzung des Keimprotoplasma's. Hier wird die Sache schwieriger; die winzigen Eier der Säugethiere, Insecten etc. entziehen sich völlig näherer chemischen Prüfung durch unsere Sinne; günstiger steht die Sache bei den Sauropsiden und Fischen, hier können wir untersuchen. Dabei zeigt sich sofort ein gewisser Gegensatz gegen das erwachsene Thier; 1. sind die Differenzen entschieden geringer als bei den letzteren, 2. treten namentlich die Riechstoffe sehr in den Hintergrund. Deutlicher wahrnehmbar sind dagegen die Geschmacksdifferenzen. Um an das Bekannteste zu erinnern: Einigermassen feinschmeckende Leute unterscheiden Hühnereier, Enteneier und Gänseeier leicht voneinander, die Kibitzeier wird vollends Niemand mit einem Hühnerei verwechseln. Die Eier der neuholländischen Casuars haben, wie ich aus Erfahrung weiss, einen ganz entschieden specifischen an süssen Rahm erinnernden Geschmack. Im Wiener Thiergarten habe ich Gelegenheit gehabt den Geschmack von Truthuhneiern, Pfaueneiern, Perlhuhneiern, Fasaneneiern, Eiern californischer Wachteln etc. zu prüfen,

die Unterschiede sind zwar sehr fein, aber doch deutlich. Als Student habe ich eine kleine Vogeleiersammlung angelegt und nicht angebrütete Eier oft genug dadurch entleert, dass ich sie aussaugte; ich habe zwar der Sache damals nicht die Aufmerksamkeit geschenkt, die ich ihr jetzt zuwenden würde, allein noch jetzt, nach mehr als 20 Jahren, erinnere ich mich mit Bestimmtheit, mitunter sehr auffallende Geschmacksunterschiede wahrgenommen zu haben.

Deutlicher werden die Geschmacksdifferenzen, sobald wir weiter gehen. Von Reptilien habe ich nur Eidechseneier kennen gelernt, und hier ist der Unterschied gegenüber Vogeleiern frappant. Schildkröten-eier kenne ich nicht, aber aus den Schilderungen Reisender ist zu entnehmen, dass der Geschmack anders ist als der von Vogeleiern. Gehen wir zu den Fischen über: nicht nur wird Niemandem der grosse Unterschied zwischen dem Geschmack der Fischeier und dem der Vogeleier entgehen, sondern der auffallende Unterschied zwischen Heringsrogen und Caviar, der sicher nicht auf Rechnung des Unterschiedes in der Behandlung zu setzen ist, ist ein Beweis, dass die Specificirung nicht bei der Classe stehen bleibt. Ferner: während der Rogen des Karpfen ein sehr schmackhaftes Essen ist, ist der des Alet (*Squalius cephalus*), gleich zubereitet, eine fade Speise. Dass die Eier der Flusskrebse einen eigenartigen höchst pikanten Geschmack haben, ist leicht zu constatiren, und ich habe mich überzeugt, dass mit diesem nur der der Spinneneier verglichen werden kann.

Durch all das komme ich zu dem Resultat, dass die saporigenen und odorigen Substanzen nicht erst im Laufe der Ontogenese im Thier auftreten, also nicht eine ontogenetische Erwerbung sind, sondern dass sie bereits dem Keimprotoplasma zukommen, also Gegenstand der Vererbung sind. Weiter komme ich zu dem Resultat, dass die Vererbung des Characters, und zwar des morphologischen so gut wie des biologischen, grösstentheils darauf beruht, dass das Keimprotoplasma jeder Art, jeder Gattung, jeder Ordnung etc. ganz spezifische saporigene, odorigene und, wie ich nebenher bemerken will, chromogene Substanzen enthält, wenn wir auch zunächst noch nicht übersehen können, wie diese Stoffe eine morphogenetische Wirkung entfalten können. In dieser Beziehung muss aber jetzt schon folgende Thatsache, die ebenfalls jeder leicht constatiren kann, hervorgehoben werden.

Im Lauf der Ontogenese nimmt die Entwicklung der spezifischen Geschmacks- und Geruchsstoffe an Inten-



sität und Specification in gleichem Maasse zu wie die morphologische Detaillirung des Körpers.

Hierüber belehren folgende Thatsachen: Ein bebrütetes Vögelei hat einen viel ausgesprocheneren Geschmack als ein unbebrütetes, und um so mehr, je vorgeschrittener die Bebrütung ist. Dies ist so auffallend, dass ein Eiersammler, der ein frisches Ei mit Appetit aussaugt, den Inhalt eines angebrüteten sofort ausspuckt.

Die zweite Thatsache ist, dass das Fleisch neugeborener Thiere einen faden Geschmack hat im Vergleich zu dem der erwachsenen Thiere. Auch überzeugt man sich an Thieren mit starkem Ausdünstungsgeruch, z. B. Ziegen, leicht, dass derselbe bei jungen Thieren ganz entschieden schwächer ist als bei alten, und dass der Hebräergeruch bei Kindern ebenfalls viel schwächer ist als bei Erwachsenen, wird Niemand ein Geheimniss bleiben, der es untersuchen will.

Dieser doppelte Parallelismus zwischen Geruchs- und Geschmacksdifferenzen einerseits und ontogenetischen und systematischen morphologischen Differenzen andererseits begründet einen so dringenden Verdacht für einen Causalzusammenhang, dass ich sage: wer die Lehre von der Vererbung vom Fleck bringen will, darf nicht länger achtlos an diesen Thatsachen vorbeigehen.

Zunächst fragt es sich jetzt: wo stecken diese Saporigene, Odorigene (und Chromogene)? Sind sie selbstständige Protoplasmabestandtheile oder stecken sie im Molekül eines der bereits bekannten Protoplasma-stoffe und werden erst bei deren Zersetzung frei? Bei dieser Frage bewegt man sich lediglich auf dem Boden der Vermuthung, und doch möchte ich eine solche wagen. Die Thatsache, dass die Entwicklung des specifischen Ausdünstungsgeruchs durch körperliche Arbeit eine quantitative Steigerung erfährt, scheint mir eher dafür zu sprechen, dass die genannten Stoffe im Molekül derjenigen Protoplasma-bestandtheile enthalten sind, die bei Protoplasmaarbeit in grösseren Mengen zersetzt werden, und da richtet sich der Verdacht in erster Linie auf die Fette, von denen ohnedies bekannt ist, dass es deren eine ganze Reihe verschiedenartiger giebt. Auf die Fette weist auch die Thatsache hin, dass mehrere der Ausdünstungsgerüche notorisch flüchtige Fettsäuren oder Gemenge von solchen sind.

Ich glaube aber, dass wir dabei nicht stehen bleiben können, denn die hohe vererbungsgeschichtliche Bedeutung der Saporigene und Odorigene muss in uns den Gedanken erwecken, dass sie in dem Molekül noch wichtigerer Protoplasmabestandtheile stecken als es die neutralen Fette sind, denn diesen letzteren kann doch mehr nur die Rolle des



Nahrungsdotters, nicht die des Bildungsdotters zugeschrieben werden.

In erster Linie tritt uns hier das Lecithin, jene wichtige phosphorhaltige Substanz entgegen, die wir im erwachsenen Thier vorzugsweise in der Nervensubstanz finden, im Ei in Verbindung mit Eiweiss als Vitellin, Ichthidin, Ichthin, Emydin etc., und die, was nicht minder wichtig ist, auch im männlichen Samen enthalten ist. Nach DIACONOW betrachten die Chemiker diesen Stoff gegenwärtig als glycerinphosphorsaures Cholin, worin indess im Radikal der Glycerinphosphorsäure zwei Wasserstoffatome durch ein Fettsäureradikal ersetzt sind. Für die Specificirung des Keimprotoplasmas der verschiedenen Thiere ist nun von der grössten Wichtigkeit, dass es verschiedene Lecithinsorten zu geben scheint, und zwar dadurch, dass verschiedene Fettsäuren an die Stelle der zwei Wasserstoffatome treten können, so dass man von einem Distearinlecithin, Dioleinlecithin, Olein-Palmitinlecithin etc. spricht, je nachdem die Stearinsäure, Oleinsäure, Palmitinsäure etc. im Molekül desselben enthalten ist. Soweit also die riechenden Stoffe flüchtige Fettsäuren sind, könnte das Lecithin die odorigene Substanz des Keimprotoplasmas sein.

Die Fette leiten uns aber auch noch auf die Albuminate. Obwohl die Acten darüber noch nicht geschlossen sind, so dürfte doch jetzt ziemlich feststehen, dass aus der Zersetzung der Albuminate neutrales Fett entsteht. Dies führt zu dem Rückschluss, dass das Molekül der Albuminate entweder das Molekül der neutralen Fette oder das der Fettsäuren enthält, ganz ähnlich wie das Lecithin, und darin läge die Möglichkeit für die Existenz specifisch differenter Albuminate, z. B. Oleinalbuminat, Stearinalbuminat, Palmitinalbuminat etc.

Auf die Albuminate als odorigene Substanz weist auch noch das Tyrosin, ein bekanntes Zersetzungsproduct der Albuminate hin. Wenn es richtig ist, dass das Tyrosin zu den aromatischen Verbindungen mit dem Benzolkern ( $C_6 H_6$ ) gehört, so hätten wir hier eine ausgiebige Quelle für Geruchsstoffe in dem unbestreitbar wichtigsten der Protoplasmabestandtheile. Auf das Tyrosin, d. h. eben auf ein stickstoffhaltiges Odorigen weist auch der Umstand hin, dass der Harn der Thiere den specifischen Geruch in eminentem Maasse entwickelt.

Hierzu möchte ich noch bemerken, dass die eine Quelle die andere nicht ausschliesst, im Gegentheil: die ungeheure Specificirung der Geruchsstoffe und Geschmacksstoffe weist darauf hin, dass es sich auch bei den Protoplasmagerüchen um eine Mischung verschiedener Geruchsstoffe bei einem und demselben Thiere handelt, geradeso wie ja auch das Neutralfett einer Thierart stets eine Mischung mehrerer Neutralfette

ist und die Verschiedenheit oft nur darauf beruht, dass die Mischungsverhältnisse anders sind.

Mögen sich die Chemiker recht bald dieser Sache bemächtigen, denn der Fortschritt der Vererbungslehre ist aufs innigste mit den Fortschritten der organischen Chemie verknüpft.

Damit ist jedoch nur die eine Seite der specifischen Geschmacks- und Geruchsstoffe erörtert. Die andere Seite ist, dass sie die wichtigsten Regulatoren für die biologischen Beziehungen, und zwar nach zwei Richtungen hin sind.

1. Die Geschmacks- und Geruchsstoffe bestimmen die Wahl der Nahrung. Wir dürfen uns nicht verhehlen, dass die Nahrung nicht blos die Aufgabe der Lebenserhaltung überhaupt hat, sondern die der Erhaltung der ganz bestimmten Eigenartigkeit des Lebens jeder Thierart, d. h. sie hat den specifisch chemischen Mischungs-zustand des betreffenden Protoplasmas aufrecht zu erhalten, und ich glaube, dass es sich hierbei um eine ganz bestimmte, aber vorläufig noch ganz dunkle chemische Relation zwischen den Geschmacks- und Geruchsstoffen der Nahrung und den Geschmacks- und Geruchsstoffen des die Nahrung aufnehmenden Thieres handelt, die ich mit dem Ausdruck Adäquatheit bezeichnen will. Den von aussen auf die chemischen Sinne des Thieres wirkenden Stoffen gegenüber verhält sich das Thier in zweierlei Weise; es weist sie zurück, wenn sie ihm inadäquat sind, es nimmt sie auf, wenn sie ihm adäquat sind; letztere nennen wir angenehm, erstere unangenehm. Ob ein Geschmacks- oder Geruchsstoff angenehm ist, hängt nun von zwei Umständen ab: 1. von seiner eigenen chemischen Natur, 2. von der chemischen Natur des Sinnesträgers. Ich behaupte nun, die für die Adäquatheit in Betracht kommende chemische Natur des Sinnesträgers hängt von dessen eigenen saporigenen und odorigen Bestandtheilen ab, oder mit andern Worten: diese sind die Träger des Nahrungsinstinctes.

2. Die zweite Seite liegt in ihrer Bedeutung für die Beziehung der Geschlechter. Es kann zwar nicht in Abrede gezogen werden, dass bei den Sympathiebeziehungen zwischen den verschiedenen Geschlechtern innerhalb einer Art oder Classe, und bei den Antipathiebeziehungen zwischen den Geschlechtern verschiedener Arten auch die physikalischen Sinne in Betracht kommen, allein die biologische Beobachtung lässt darüber keinen Zweifel, dass bei ganzen Thiergruppen, z. B. bei den Säugethieren, den Nachtschmetterlingen, den Nachtkäfern etc. die Geruchsstoffe eine ganz allein ausschlaggebende Rolle spielen, und auch bei den Gesichts- und Gehörthieren kommt, wie die Verwitterung bei den Vögeln zeigt, doch auch der Ausdünstungsgeruch als gewich-



tiger Factor hinzu. Wir können uns wohl so ausdrücken: die Träger des Fortpflanzungsinstinctes sind in hervorragender Weise die odorigenen und chromogenen specifischen Protoplasmabestandtheile.

Hierdurch ist natürlich ein neuer doppelter Einfluss der Geschmacks- und Geruchsstoffe auf die Vererbung gegeben. Als Regulatoren für die Nahrungsauswahl erhalten sie während der Ontogenese die specifische Protoplasmazusammensetzung aufrecht, so dass eine Generation der andern gleicht; als Regulatoren des Fortpflanzungsinstinctes sorgen sie dafür, dass das Keimprotoplasma stets die gleiche Mischung aus Eiprotoplasma und Samenprotoplasma ist, sie sind also nicht bloß die Träger der Vererbung überhaupt, sondern auch die der Constanz der Vererbung.

Ich habe in meiner Schrift »In Sachen Darwins« p. 45 von constanten und variirenden Thierformen gesprochen, und wenn ich jetzt meine practischen Erfahrungen als Thiergartendirector mir vergegenwärtige, so komme ich zu dem Schluss: die constanten Formen sind die, welche am strengsten monophag sind, bei denen also die chemische Adäquatheit zwischen Thier und Nahrung den höchsten Grad erreicht hat.

Dem entsprechend, stelle ich auch eine neue Transmutationslehre auf, die ich die chemische nennen und so präcisiren will: Eine phylogenetische Abänderung ist nur zu erzielen, wenn es gelingt eine saporigene, odorigene (oder chromogene) Metamorphose des Keimprotoplasmas zu bewerkstelligen. Hiegegen verhält sich aber das Keimprotoplasma äusserst obstinat, und zwar aus Gründen, welche zum Theil im Schlussheft meiner Zoologischen Briefe entwickelt sind.

Die hohe Bedeutung, welche ich im Obigen den Geschmacks- und Geruchsstoffen für die continuirlichen Verrichtungen des Protoplasmas zuschreibe, zeigt sich auch in ihrem Einfluss auf die rhythmischen Functionen desselben: sie sind alle Protoplasmaeize. Als solche functioniren sie nicht bloß bei der Wahl der Nahrung und bei der Zuchtwahl, sondern auch bei der Verdauung der Nahrung, ein Umstand, dem man von Seite der Physiologie erst neuerdings die gebührende Aufmerksamkeit schenkt, und zum Schluss erinnere ich noch an die dominirende Rolle, welche die Geschmacks- und Geruchsstoffe in der Medicin spielen. Ich möchte sagen: was nicht schmeckt oder riecht, wirkt auch auf das Protoplasma nicht, kann also weder ein Nahrungsmittel noch ein Arzneimittel sein.

Das sind die Erwägungen, welche ich meinen Fachgenossen vor-



legen wollte. Ich weiss zwar wohl, dieser neue Weg empirischer Forschung, den ich vorschlage, hat seine sehr grossen Schwierigkeiten, und es mögen viele Decennien vergehen, ehe wir hier durchschlagende Erfolge für die Theorie der Organismenlehre erzielen. Allein schwer oder nicht: philosophirt ist jetzt genug geworden, die Detailforschung muss wieder in ihr Recht treten und muss neue Wege einschlagen, da die alten nicht zum Ziele führen. Der neue Weg ist meiner festen Ueberzeugung nach der physiologische, und wenn auch die zwischen Physiologie und Zoologie von mir hier geschlagene Brücke noch so »luftig« ist, wie die Geruchsstoffe selbst, so ist sie doch wohl kein Luftschloss.

Stuttgart, 11. Juni 1876.

---

# Anatomische Studien an Rhynchelmis Limosella Hoffm. (Euaxes filirostris Grube).

Von

Franz Vejdovsky,

Assistenten am Museum in Prag.

---

Mit Tafel XXI—XXIV.

---

Manche Oligochaetengattungen, welche bereits früher HOFFMEISTER angeführt und äusserlich beschrieben hat, sind bis zum heutigen Tage in ihren anatomischen Verhältnissen gänzlich unbekannt geblieben. Von dem genannten Forscher erfahren wir, dass es Gattungen wie Helodrilus und Criodrilus<sup>1)</sup> giebt, ohne dass es möglich wäre, uns über ihre Organisation und ihre sonstigen anatomischen und histologischen Details belehren zu können, so dass eine strenge Diagnose derselben nicht möglich ist.

Neben den genannten Gattungen erwähnt HOFFMEISTER in seiner Abhandlung über die deutschen Lumbricinen<sup>2)</sup> auch einen Oligochaeten, welchen er Rhynchelmis Limosella nennt und von dem er auch das vordere charakteristische Körperende recht kenntlich abbildet; er charakterisirt den Wurm folgendermassen:

## Rhynchelmis.

»Stacheln in vier Reihen, paarig, hakenförmig. Oberlippe rüssel-förmig, stark vortretend, gegliedert. Gürtel fehlt, zwischen 20.—30. Ringe die weibliche Geschlechtsöffnung. Zahl der Ringe 200. Kein Muskelmagen. Dunkelrothes Blut.

1) Die bis jetzt bekannten Arten aus der Familie der Regenwürmer, von W. HOFFMEISTER. Braunschweig 1845. Helodrilus p. 38, Fig. 8 a, b, Criodrilus p. 44, Fig. 9 a, b, c.

2) Beiträge zur Kenntniss deutscher Landanneliden von W. HOFFMEISTER, in: Archiv f. Naturgesch. Jahrg. 9. 1843. Bd. 4. p. 183—198. Taf. IX, Fig. VIII.

R. *Limosella* Hoffm.

Oberlippe in einen 8—10gliederigen Rüssel verlängert, der in eine cylindrische, sehr ausdehnbare Spitze endigt. Die Mundspalte halbmondförmig, klein, liegt wegen der Ausdehnung der Oberlippe ganz an der Bauchseite. Ringe wenig abgesetzt, eng. Körper nach vorn etwas verschmälert. Farbe schön hellviolettroth, bis ins Braune, Blutgefässe durch die glashelle Haut durchscheinend. Substanz gallertartig, weich, äusserst zerbrechlich und zart. Länge 3 Zoll, lässt sich aber ohne Schwierigkeit auf das Doppelte ausdehnen, Dicke 4—4 $\frac{1}{2}$  Linien«.

Diese Diagnose und noch mehr die erwähnte Abbildung genügt vollkommen, um die Identität der Species zwischen dem HOFFMEISTER'schen und dem in dieser Abhandlung besprochenen Wurm zu constatiren, wenn auch HOFFMEISTER den Fehler begangen zu haben scheint, dass er die weiblichen Geschlechtsöffnungen zwischen den 20.—30. Leibesring gelegt hatte.

Ein Jahr später nach HOFFMEISTER's Publication beschreibt Prof. ED. GRUBE denselben Wurm unter dem Namen *Euaxes filirostris*<sup>1)</sup>, unter welcher Bezeichnung man seit dieser Zeit unseren Oligochaeten in allen Hand- und Lehrbüchern der Zoologie anführte. In der Beschreibung, die GRUBE geliefert, finden wir nur wenig Neues beigegeben; es heisst hier:

Gen. *Euaxes*:

»Corpus vermiforme, trapezoideo — cylindricum, postice complanatum, hyalinum, paene fragile, acicularum geminarum seriebus 4 armatum. Os inferum: lobulus labrum referens a segmento sequente haud distinctum. Intestinum rectum, postice tenuissimum, in media parte sacculis simplicibus, vas dorsuale ramulis pinnatis, minus contractilibus munitum. Cingulum nullum. Vulvae insignes nullae. Vis sese redintegrandi maxima«.

In Hinsicht auf den gegenwärtigen Standpunct unserer Kenntnisse von den Oligochaeten kann diese Diagnose offenbar einerseits keine grosse Wichtigkeit haben, da die so nothwendige Beschreibung der Fortpflanzungsorgane weggeblieben ist, andererseits enthält sie noch einige Verstösse gegen die Richtigkeit. Prof. GRUBE spricht von den »sacculis simplicibus«, welche in der That, wie ich weiter unten zeigen werde, hier nicht existiren. GRUBE führt als Fundort das Fort Friedrichsburg bei Königsberg an, wo er den Wurm in mehreren Exemplaren im De-

1) Prof. ED. GRUBE, Ueber den *Lumbricus variegatus* MÜLLER's und ihm verwandte Anneliden, in: Arch. f. Naturgesch. Bd. 10. 1844. p. 204—207. Taf. VII, Fig. 1, 1a, 1b, 1c, 1d.



ember aufgefunden hat; in dieser Jahreszeit ist aber unser Wurm geschlechtsreif und mit einem grossen schon durch die weissliche Farbe auffallenden Gürtel gekennzeichnet, so ist die Angabe »cingulum nullum« unrichtig. Das Gleiche gilt für die Angabe, dass es keine »Vulvae« gebe. Das aber, was GRUBE nach HOFFMEISTER für die »Vulvae« hielt, sind die äusseren Oeffnungen der Samenleiter; diese sind aber zur Zeit der Geschlechtsreife sehr deutlich und bedürfen nur einer etwas mühsamen Präparirung.

Im Jahre 1845, also ein Jahr nach der Publication GRUBE's, erschien in WIEGMANN'S Archiv<sup>1)</sup> eine Abhandlung von MENGE, welcher unserem Wurm auch seine Aufmerksamkeit zuwendete. MENGE theilt hier ausser seinen schönen Beobachtungen über das Leben des Rhynchelmis auch manche anatomischen Untersuchungen mit, spricht sich aber an einigen Stellen nicht richtig aus, indem er sich hauptsächlich den Angaben GRUBE's anschliesst.

Eine Erwähnung der Receptacula seminis von Euaxes findet man auch in v. SIEBOLD'S »Vergleichender Anatomie«<sup>2)</sup>.

Ausser in Deutschland hat man Rhynchelmis auch in Belgien beobachtet; D'UDEKEM<sup>3)</sup> erwähnt die Arten *Euaxes filirostris* und *Euaxes obtusirostris* Menge<sup>4)</sup>. Dass der Wurm auch in Russland vorkommt, erfahren wir aus der ausgezeichneten Monographie des Prof. KOWALEWSKY<sup>5)</sup> in Kiew über die Embryologie des Rhynchelmis.

In Böhmen kenne ich bis jetzt nur einen einzigen Fundort dieses Wurmes; in den Tümpeln, welche als alte Arme die Ufer der Elbe bei Elbe-Kosteletz, ungefähr 5 Meilen von Prag, umgeben, fand ich zum ersten Male 1874 im Monat Juni einige Exemplare, die nicht geschlechtsreif waren. Seit der Zeit verfolgte ich den Wurm in seinen Lebensstadien so lange, bis es mir glückte ihn geschlechtlich entwickelt zu erhalten. Im Frühjahr 1875 waren hier Exemplare von 2—3 Cm. Länge, im August waren sie schon ausgewachsen, aber noch nicht geschlechtsreif. In diesem Zustande erschienen sie auch noch im October, wogegen im November sich schon als die ersten Anfänge der Genitalien die Hoden

1) A. MENGE, Zur Rothwürmer-Gattung *Euaxes*, in: WIEGM. Archiv f. Naturgesch. Bd. 11. 1845. p. 24—33. Taf. 3, Fig. 14—17.

2) C. TH. v. SIEBOLD, Lehrbuch der vergleichenden Anatomie, I. Thl. p. 228.

3) D'UDEKEM, Jul. Nouvelle classific. des Annél. sétig. abranches; in: Mém. de l'Acad. de Belgique. Tom. 31. 1858 (1859).

4) Nach meiner Ansicht ist dieser Wurm von CLAPARÈDE als *Stylodrilus* bezeichnet.

5) A. KOWALEWSKY, Embryologische Stud. an Würmern und Arthropoden, in: Mém. de l'Acad. Impér. des Scienc. de St. Pétersbourg, VII. Série. Tome XVI. Nr. 42. 1874. p. 42—20. Taf. III, IV, V.

zeigten. Hierdurch wurde ich darauf aufmerksam gemacht, dass der Wurm wahrscheinlich im Winter geschlechtsreif ist, was sich auch bestätigte. Am 28. December 1875, zur Zeit der grössten Kälte, wo das Wasser mit einer dicken Eiskruste bedeckt war, sammelte ich *Rhynchelmis* in ihrer vollkommenen Geschlechtsreife. Etwa 70 Exemplare versetzte ich sammt den Pflanzen, auf welchen sie sich aufhielten (*Lemna trisulca*, *Fontinalis antipyretica*) in ein Aquarium und machte an ihnen in Prag meine Beobachtungen. Schon im Laufe des ersten Tages, nachdem sie aus der Kälte ins warme Zimmer gebracht worden waren, legten sie Eier, welche in einer Kapsel eingeschlossen und mit derselben an den erwähnten Pflanzen befestigt waren; später jedoch wiederholte sich das Eierlegen nicht mehr und ebenso konnte ich auch nicht den Begattungsact beobachten.

Die nachfolgenden Bemerkungen enthalten die Resultate der Untersuchungen, welche vielleicht die Lücke unserer Kenntnisse über die Naturgeschichte dieser interessanten und theilweise vergessenen Thiere ausfüllen werden.

### Aeussere Gestalt und Leibesschlauch.

Nachdem schon GRUBE<sup>1)</sup> die äussere Gestalt zur Genüge beschrieben und MENGE<sup>2)</sup> ziemlich eingehend die Lebensweise dieses Wurmes geschildert hat, bleibt mir nur Weniges über einige Details in den äusseren Merkmalen nachzutragen.

Der Körper zeigt in allen seinen Theilen eine ausgesprochene Tendenz, eine vierkantige Gestalt des Querschnittes anzunehmen, nur die ersten sieben Ringe sind cylindrisch; vom neunten Ringe angefangen zeigt sich überall ein flacher Rücken und eine gewölbte Bauchfläche. In der Mitte des Körpers werden die Kanten des flachen Rückens schon ziemlich deutlich, im letzten Dritttheil des Körpers erheben sie sich bedeutend über das Niveau des Rückens (Taf. XXI, Fig. 4, 6), welcher dadurch concav wird; die Seitenflächen stehen dann schief gegen die Bauchfläche, wie es der Querschnitt Taf. XXI, Fig. 4 zeigt.

An den letzten Segmenten, wo sich der Körper allmählig verjüngt (Taf. XXI, Fig. 7), zeigt sich eine bedeutende Abplattung; dadurch werden die Kanten mehr divergent (Taf. XXI, Fig. 4, 5), indem sie an den Seiten eines ganz flachen Körpers stehen. Gerade an den Stellen, welche Kanten bilden, stehen die Borsten zu zweien und in der Form, wie sie schon GRUBE beschrieben. Im hinteren Dritttheil (Taf. XXI, Fig. 4) stehen die

1) l. c. p. 204.

2) l. c. p. 24.

Borsten auf den Bauchkanten noch je zwei, auf den Rückenkanten aber je eine; auf den letzten Segmenten erscheint aber nur immer je eine Borste (Taf. XXI, Fig. 5, 7).

Der Leibesschlauch zeigt Schichten, welche bei einem Querschnitt (Taf. XXI, Fig. 6) so aufeinander folgen:

1. Eine sehr feine und dünne Cuticula umgibt den Körper (Taf. XXI, Fig. 6 c); sie ist von sehr spärlichen, sich kreuzenden Streifen, welche ein leichtes Irisiren verursachen, durchzogen. In einem optischen Längsschnitt des Körpers sieht man sehr feine Canälchen, welche von Drüsen herkommen, die hauptsächlich auf der Hypodermis und namentlich in den Segmenten vorkommen, welche die Genitalien enthalten (Taf. XXII, Fig. 4). Die Cuticula bildet auch ringsherum um die Oeffnungen der Fortpflanzungsorgane (Taf. XXIII, Fig. 44 pa, Fig. 48 dp, Fig. 46; Taf. XXIV, Fig. 4), sowie um die Oeffnungen der Segmentalorgane (Taf. XXIII, Fig. 2) rundliche, längliche oder dichotomisch sich theilende Papillen (Taf. XXIII, Fig. 48 dp). Im Allgemeinen unterscheidet sich die Cuticula des Rhynehelmis gar nicht von der Cuticula, wie sie LEYDIG an *Phreoryctes*<sup>1)</sup> und CLAPARÈDE bei *Lumbricus*<sup>2)</sup> beschrieben haben, ausser dass sie bei Weitem feiner ist, indem ihre Dicke nur 2 Mmm. beträgt.

2. Bei auffallendem Licht bemerkt man an der Oberfläche, eigentlich unter der Cuticula des Wurmes ein aus polygonalen, mit einem kernigen Inhalte ausgefüllten Zellen zusammengesetztes Netz. In Querschnitten (Taf. XXI, Fig. 6 hd) findet man, dass hier die Zellen eine bis 0,03 Mm. dicke Schicht bilden; diese Zellen bilden die sogenannte Hypodermis oder Matrix der Cuticula, aus welcher sich zumal an den Genitalsegmenten die Hautdrüsen bilden, welche schon LEYDIG an *Phreoryctes* und anderen *Oligochaeten* beschrieben hat<sup>3)</sup>. Diese Hautdrüsen bilden namentlich an der Bauchseite zwei Reihen von glänzenden Körperchen auf einem jeden der vorderen Segmente. Vom 8. bis zum 50—54. Segment, also an den Genitalsegmenten, treten diese Drüsen als längliche oder rundliche Gruppen von Zellen hervor, die das Licht stark brechen und auf den Segmenten unregelmässig zerstreut stehen (Taf. XXIV, Fig. 4 dr). Rings um die Genitalöffnungen herum bilden sie mehrere Kreise, und hier erreichen die Drüsen eine bestimmte Grösse (Taf. XXIII, Fig. 44 dr, dr', Fig. 46 dr, Fig. 48 c; Taf. XXIV, Fig. 4 dr'). Oben wurde erwähnt, dass in einem optischen Längsschnitt feine Canäl-

1) FR. LEYDIG, Ueber *Phreoryctes Menkeanus* etc.; in: Archiv f. mikrosk. Anatomie, Bd. I. 1865. p. 255.

2) ED. CLAPARÈDE, Histolog. Untersuch. über den Regenwurm, in dieser Zeitschrift, Bd. XIX. 1869. p. 567.

3) l. c. p. 257—260.



chen in Sicht kommen (Taf. XXII, Fig. 4 *ca*), welche sich durch die Cuticula hindurchziehen; sie gehen durch einzelne Drüsensäckchen und dienen wahrscheinlich zum Leiten des Secrets, welches bei der Begattung ein engeres Anheften der beiden Würmer bewerkstelligt.

3. Mit der äusseren Körperdecke steht die Ringmuskelschicht in einem engen Zusammenhange. An frischen Querschnitten verräth sich diese Muskelschicht sehr leicht; während nämlich Cuticula und die Hypodermis hell erscheinen, ist sie immer mehr gelblich gefärbt (Taf. XXI, Fig. 6 *pm*) und zeigt wellenförmige Fäserchen, welche untereinander durchflochten sind; in die Zwischenräume zwischen den einzelnen Muskelfasern ist ein feinkörniger Inhalt eingestreut. Die Ringmuskelschicht ist nicht überall gleich mächtig; während sie auf dem hinteren Körperende kaum wahrzunehmen ist, erscheint sie schon in der Mitte des Körpers (Taf. XXI, Fig. 6) im Querschnitt als eine deutliche Lage und wird namentlich in den Segmenten, welche die Genitalorgane tragen, bis 0,02 Mm. dick. Hier enthält auch diese Muskelschicht an der Rückenseite reichlich einen körnigen Inhalt, welcher zwischen den Muskelfasern eingebettet ist; es ist dies jene Körperstelle, wo der Wurm, wenn er noch lebt, sehr intensiv violett oder bläulich gefärbt ist. CLAPARÈDE<sup>1)</sup> hat die Ringmuskelschicht des Regenwurms als den Träger der Pigmentkörnchen erklärt, und in der That muss man auch jenen erwähnten körnigen Inhalt als die Ursache der Färbung des Wurmes annehmen.

4. Unter dieser farbigen Ringmuskelschicht ist auf Querschnitten eine wasserhelle, schraffierte Schicht der Längsmuskel zu sehen (Taf. XXI, Fig. 6 *lm*); diese Schicht ist zwar viel dicker als die vorher genannte, aber auch sie ist nicht überall gleichmässig stark entwickelt; am rückwärtigen Körperende ist sie schwächer als an dem vorderen. Es besteht bei anderen Limicolen eine Regel, nach welcher die Längsmuskel sich längs des ganzen Körpers in bestimmten Bändern hinziehen; so haben wenigstens CLAPARÈDE<sup>2)</sup> bei *Limnodrilus* und LEYDIG<sup>3)</sup> bei *Phreoryctes* nachgewiesen. Diese Regel kann man aber bei *Rhynchelmis* nicht in Anwendung bringen: in den vorderen Segmenten ist zwar ein Rückenstreifen zwischen den oberen Borstenreihen, dann vier Seitenbänder und zwei Bauchbänder zwischen den Bauchborstenpaaren — und ebenso in der Mitte des Körpers —; diese Bänder werden aber im letzten Drittheil des Körpers zahlreicher, d. h., es entstehen mehrere Längsfurchen sowohl an den Seiten (Taf. XXI, Fig. 4 *ll*), als auch

1) l. c. p. 573.

2) ED. CLAPARÈDE, Recherch. s. l'Anat. d. Oligoch.; in: Mém. d. l. Soc. d. Phys. etc. de Genève, 1862. Tom. XVI. p. 223. Taf. I, Fig. 7.

3) l. c. p. 262. Taf. XVI, Fig. 4.

besonders in den 30 letzten Segmenten an der Rückenfläche (Taf. XXI, Fig. 5). Dadurch wird die Längsmuskelschicht zerfurcht und zerfällt in zahlreiche schmale Bänder.

Die Hauptlängsfurchen, zu denen ich jene stelle, welche die Borstensäckchen eingebettet enthalten, sind sehr breit und vollkommen durchscheinend; sie erscheinen als vier weisse Bänder, welche sich in der Richtung des Bauchstranges hinziehen (Taf. XXI, Fig. 3 *ll*).

Die besprochenen zerfurchten Längsmuskeln und die schwache Entwicklung der Ringmuskeln sind wahrscheinlich Ursache davon, dass der Wurm so spröde ist (*εὐαξής* Grube); eine sehr schwache Beschädigung genügt dazu, dass der ganze Körper zerstückelt wird; ja oft geschieht es, dass der Wurm selbst beim weiteren Fortschleichen irgendwo an einen Körper anstösst, sich dabei beschädigt und in Stücke zerfällt: eine Erscheinung, die ich bisher bei keinem mir zu Gesicht gelangten Anneliden beobachtet habe.

5. Die gesammten Innenwände dieser Muskeln sind mit einer eigenen, sehr dünnen membranartigen Zellenschicht ausgekleidet, welche von CLAPARÈDE<sup>1)</sup> als *Peritonaeu m*, von RAY LANKESTER<sup>2)</sup> als *Endothelium* gedeutet wird. Dieses Peritonaeu m kleidet also die Leibeshöhle aus und geht an die Dissepimente über; an Längsschnitten des Körpers (Taf. XXII, Fig. 2 *pt, dss*), welche mit Ammoniak behandelt wurden, bildet diese aufgequollene Schicht Fortsätze, die in das Innere des Körpers hineinragen (Taf. XXII, Fig. 2 *ds*).

Bei *Rhynchelmis* finden wir noch eine ganz besondere Eigenthümlichkeit; seine Körperhöhlung reicht bis in die Oberlippe, welche in einen langen Rüssel verlängert ist. Seine Länge ist verschieden; während sie bei manchen Exemplaren 4—4,5 Mm. bei einer Breite von 0,4 Mm. beträgt, bemerkte ich auch solche Thiere, deren Rüssel zwar dicker war, aber nur als ein unbedeutender Vorsprung des Kopfklappens hervorragte. Den Rüssel bewegt der Wurm recht schnell nach allen Richtungen, als ob er damit die Gegenstände betasten wollte. Ich konnte keine Nerven verfolgen, welche hineingingen; doch darf man vermuthen, dass die vordersten Aeste des Gehirnganglions feine Nervenfasern dahin entsenden. Bei Exemplaren, die auf eine kurze Zeit in starken Alkohol gelegt wurden, bemerkte ich unter sehr starker Vergrösserung Spuren jener Körperchen, die auf den ersten Körpersegmenten als Hautdrüsen hervortreten. Von den Integumenten des Rüssels kann man die Cuticula leicht sehen; auch die Hypodermis ist hier

1) Histolog. Untersuch. über den Regenwurm p. 577.

2) Outline of some Observ. on the Organism. of Oligoch. Annel. By E. RAY LANKESTER; in: Annals and Mag. of Nat. Hist. Ser. IV. Vol. 7. 1874. p. 95.

vorhanden, und sie wird je näher dem Ende des Rüssels desto schwächer; die beiden Muskelsysteme, die Ring- und Längsmuskeln verschwinden am äussersten Ende so, dass von ihnen keine Spur mehr vorhanden ist. Unter diesen Integumenten ist im centralen Theile ein Hohlraum, welchen eine Flüssigkeit ausfüllt, die mit sehr kleinen Kügelchen die inneren Wände des Rüssels bespült.

Eine nach Aussen ausmündende Oeffnung konnte ich niemals sehen; im Gegentheil bemerkte ich an den jungen Exemplaren, welche den Cocon kaum verlassen haben, einen gewöhnlichen stumpfen Kopfappen, welcher sich erst nach einigen Tagen allmählig in einen kleinen Rüssel verlängerte. Derselbe war immer von einer Cuticula, Hypodermis und einem doppelten Muskelsystem ringsum verschlossen.

HOFFMEISTER giebt eine Beschreibung und Abbildung des Rüssels, nach welcher derselbe aus zehn Segmenten bestehen soll. Diese Segmente existiren in der Wirklichkeit nicht, und an dem lebendigen Thiere kann man sie nicht nachweisen. Tode Individuen zeigen, wie schon GRUBE angegeben hat, wohl deutliche Einkerbungen in unbestimmten Entfernungen von einander, doch sind dieselben nur eine Folge des Zusammenschrumpfens der Muskellagen und haben mit der Segmentirung des Körpers nichts gemeinschaftlich. Den ganzen Rüssel muss man nur als eine Verlängerung des Kopfappens ansehen, wie es am besten die Entwicklungsgeschichte desselben bestätigt.

### Das Nervensystem.

Das Nervensystem lässt sich unter allen mir bekannten einheimischen Limicolen bei *Rhynchelmis* am leichtesten beobachten und zwar sowohl an lebenden als auch an toten Exemplaren. Lässt man das Thier in einer Mischung von Wasser mit einigen Tropfen Essigsäure ungefähr 6 Stunden hindurch liegen, so kann man mit Nadeln das Gehirnganglion sammt dem Schlundknoten und dem sich anschliessenden Bauchstrang im Zusammenhange ganz herauspräpariren; das Ganze hat dann eine Gestalt, welche in Fig. 12, Taf. XXI dargestellt ist. Die obere Partie des Schlundringes oder Gehirns liegt im ersten Segment, d. h. im Kopfappen und stimmt in der Form mit der der übrigen verwandten Anneliden überein. Die beiden Hälften dieses Gehirns sind von einander sehr deutlich geschieden und stellen zwei ovale, gelblich-graue Körper dar. In ihnen sieht man grosse Ganglienkugeln, hauptsächlich in den oberen Theilen; in der Commissur dagegen, welche die beiden Hälften verbindet, erkennt man nur äusserst feine Fäserchen, die auch in den Schlundcommissuren sehr leicht zu verfolgen sind. Von den Gehirnganglien laufen zuerst zwei starke Nerven nach vorn aus, die anfangs



divergiren, dann aber in einem zarten Bogen zu beiden Seiten des Kopfklappens zum Rüssel sich hinziehen, an dessen Basis sie in äusserst feinen und kaum bemerkbaren Fäserchen endigen (Taf. XXI, Fig. 12 a). Welche Function diesen Nerven zugetheilt ist, vermag ich nicht zu entscheiden; vielleicht verleihen sie dem Rüssel ein zartes Tastvermögen.

Das zweite Paar der von den oberen Gehirnganglien austretenden Nerven verläuft fast wagerecht an den Rändern des Körpers und die Nerven verlieren sich dann in zarten Fasern, in den Muskeln des Leibes-schlauches (Taf. XXI, Fig. 12 b). Die beiden Schlundcommissuren bestehen aus fibrillärer Substanz und verbinden sich unterhalb des Schlundkopfes zu einem Schlundganglion (Taf. XXI, Fig. 1 gs), welches wieder den Anfang des Bauchstranges bildet.

Dieselben Ganglien kugeln, welche beim Gehirn besprochen wurden, kommen in derselben Lage auch an dem Schlundganglion vor. Es sind stark lichtbrechende, glänzende Zellen, welche auf den ersten Blick den Fettkörperchen nicht unähnlich sind.

Der Bauchstrang zieht sich, vom zweiten Segment angefangen, unter dem Darmrohr bis zum hinteren Körperende (Taf. XXI, Fig. 1 n); nur in den vordersten Segmenten sieht man schwache Ganglienschwellungen, an denen seitwärts ausgehende Zweige zu finden mir nicht gelang. Längs der äusseren Partien dieses Bauchstranges, von der Stelle an, wo die Gabelung des Schlundganglions stattfindet, bis gegen das Körperende erscheinen beiderseits gruppenweise Anhäufungen von Ganglienzellen, welche dieselben Eigenschaften haben wie die bereits erwähnten Gehirnzellen. Die übrige Zusammensetzung des Bauchstranges stimmt in ihren Merkmalen vollständig mit den schon bekannten Angaben von CLAPARÈDE<sup>1)</sup> und LEYDIG<sup>2)</sup> überein. Nur will ich noch die mittlere Partie des Stranges erwähnen, welche als ein breites weisses Band erscheint, das mit zwei Contouren versehen ist und dessen Bedeutung bisher unerklärt blieb. Nach dem Bilde, welches Querschnitte dieser mit Carmin immer stark sich färbenden »Centralachse des Bauchstranges« geben, kann man schliessen, dass in ihr eine Höhlung ist, welche die beiden Hälften des Bauchstranges von einander scheidet, und je weiter nach rückwärts, desto enger wird, bis in den letzten zwei oder drei Segmenten das Ganze in eine Art Ganglion übergeht, welches an seiner Oberfläche sehr zahlreiche Ganglienzellen und bei Anwendung eines Compressoriums auch schwache Spuren von Seitenverzweigungen der Nerven zeigt (Taf. XXI, Fig. 14).

1) Recherches etc. p. 224.

2) Ueber Phreoryctes etc. p. 268; Vom Bau des thier. Körpers.

### Verdauungsapparat und Leibeshöhle.

An dem Darmcanal des *Rhynchelmis* lassen sich drei Abschnitte gut unterscheiden, nämlich die Mundhöhle, der Schlundkopf und der Darm.

Die leicht erkennbare Mundhöhle bildet eine breite Excavation, deren Wände aus einer starken Muskelschicht bestehen und nach Innen von langen cylindrischen Flimmerzellen mit einem hellen Cuticularsaum und einem körnigen Inhalt (Taf. XXI, Fig. 40) ausgekleidet sind. Beim Präpariren der Mundhöhle trennen sich diese Zellen ab und verwirren sich in einen Knäuel, der dann noch eine ziemlich geraume Zeit sich flimmernd bewegt. Eine mit Flimmerepithel ausgekleidete Mundhöhle beobachtete ich bei vielen kleinen Limicolen, z. B. bei *Tubifex*, *Trichodrillus*, *Enchytraeus* etc., und es scheint, dass diese Erscheinung sehr verbreitet ist.

Im zweiten Segment des Körpers wird diese Mundhöhle eingeschnürt (Taf. XXI, Fig. 4), d. h. sie hört auf und es beginnt hier in der Gegend, wo sich die Nervencommissuren zu einem Schlundganglion vereinigen und so diese Einschnürung bewirken, der zweite Abschnitt des Nahrungscanals, der Schlundkopf, der bis in das sechste Segment sich hinzieht. Dieser Schlundkopf ist schon äusserlich kenntlich, indem sich an ihm der Länge nach die Muskelfasern hinziehen; an Querschnitten sieht man hier aber kein Flimmerepithel, sondern nur eine sehr zarte Cuticula, Epithel und muskulöse Wand des Schlundkopfes.

Mitten im sechsten Segment beginnt der Darm, welcher durch seine braune Färbung leicht zu erkennen ist. Die ersten drei Viertel desselben haben eine gleichmässige Weite, nach hinten zu wird der Darm aber stets enger, dabei nimmt seine braune Farbe ab, so dass er am Ende des Körpers kaum bemerkbar ist. Mit dieser Verengung des Darmrohres steht auch das Schwinden der übrigen Körpertheile im Zusammenhang: die Muskelwände des Körpers werden dünner, die Längsmuskeln werden immer mehr zerfurcht, der Nervenstrang wird äusserst dünn, die Borsten stehen nur einzeln; die Gefässe allein sind hier zahlreich vertreten (Taf. XXI, Fig. 7).

Von dem Bau der Darmwand bekommt man ein gutes Bild sowohl an Querschnitten (Taf. XXI, Fig. 2, 3, 4, 5, 6), als noch besser an Längsschnitten (Taf. XXII, Fig. 2). Das Innere ist mit einem einschichtigen Darmepithel ausgelegt (Taf. XXII, Fig. 2 *vb*); dieses besteht aus langen cylindrischen Zellen mit rundlichen Kernen, einem breiten, lichten Cuticularsaum und kurzen Flimmerhaaren (Taf. XXII, Fig. 4). Diese Epithelschicht ist im Verhältniss zu den folgenden Muskelablagerungen sehr dick; sie misst in der Mitte des Körpers 0,04 Mm.



Bei Anwendung von schwachen Vergrösserungen scheint es, dass auf diese Epithelialschicht unmittelbar die gefässführende Schicht folgt; eine genauere Untersuchung bei starker Vergrösserung führt uns aber zur Erkenntniss, dass zwischen beiden eine feine Lage sich befindet, welche mit dem Epithel zusammenhängt und so einen Uebergang in die Gefässschicht bildet (Taf. XXII, Fig. 2 b). An Längsschnitten bemerkt man nämlich zu beiden Seiten der Darmhöhlung je ein starkes Gefäss, welches parallel zur Wand des Darmes verläuft (Taf. XXII, Fig. 2 c) und dem Ganzen ein recht zierliches Aussehen verleiht. Solche Gefässe findet man in der ganzen Wand des Darmes in einer grossen Zahl, und es scheint, dass sie es sind, welche die äusserst zarten Seitenzweige in die Darmwand hinein senden und so jenes schöne Gefässnetz bilden, welches unter auffallendem Licht bei den kleinen Limicolen (*Tubifex cocineus*, *Psammoryctes umbellifer*), bei denen das Darmrohr nicht so dicht mit braunen Zellen bedeckt ist, vorkommt.

An der dünnen Quermuskelschicht (Taf. XXII, Fig. 2 d), welche die Darmwand umgiebt, erstreckt sich eine dicke, dunkle Lage von braunen Zellen (Taf. XXII, Fig. 2 e). Es sind dies lange, an dem freien Ende keulenförmig verdickte Zellen mit einem braunen, feinkörnigen Inhalt und einem grossen Kern (Taf. XXII, Fig. 3). Dieser Kern ist leicht zu finden, besonders an mit Carmin imbibirten Querschnitten. Allein diese braunen Zellen der Darmwand — Chloragogen nach CLAPARÈDE — befinden sich nicht zugleich auch an den Gefässen, wie es bei so vielen Anneliden angegeben wird; der äussere Beleg der Gefässe besteht aus ganz anderen Elementen; es sind dies durchschimmernde Bläschen mit spärlichen Körnchen (Taf. XXI, Fig. 44 a, Fig. 2 u. 6 p; Taf. XXII, Fig. 2, 5 p), welche etwas schärfer lichtbrechend sind. Einen Kern konnte ich in ihnen nicht finden. Diese kugelförmigen Bläschen bedecken zahlreich nicht nur, wie schon gesagt, das Rückengefäss mit seinen Perivisceralschlingen, sondern auch das Chloragogen der Darmwand im ganzen Körper. Diese Elemente fand ich bei allen Limicolen ausschliesslich nur an den Gefässen und der Darmwand; nur dann, wenn das oder jenes abgerissen worden, konnte ich es flottirend in der Perivisceralhöhle verfolgen (Taf. XXII, Fig. 2 p).

In der genannten Perivisceralhöhle befindet sich bei geschlechtsreifen Individuen, besonders in der hinteren Partie, eine dichtflüssige, farblose Flüssigkeit, welche die Eingeweide bspült. Darin flottiren ausser den schon erwähnten Kügelchen noch viele anderen Gebilde. Man findet hier schildförmige, elliptische oder ovale, flache, gestreifte Körperchen (Taf. XXI, Fig. 44 b), welche mit einem deutlichen Nucleus und Nucleolus versehen, vollkommen durchsichtig und mit einigen Furchen



an der Oberfläche geziert sind. Ob es parasitische Organismen sind, ist schwer zu ergründen; einerseits scheinen sie den Parasiten zu entsprechen, welche CLAPARÈDE<sup>1)</sup> in der Rücken- und Bauchfurche bei *Limnodrilus* gefunden, andererseits sind sie den Körperchen ähnlich, welche sich in der Leibeshöhle des *Pachydrius*<sup>2)</sup> und *Enchytraeus* herumtreiben.

Ausser diesen zwei Elementen findet man noch in der Leibeshöhle Oeltropfen, braune Körnchen, verdorbene Spermatozoen (Taf. XXI, Fig. 11 c) und Inhalt von Eiern, schliesslich auch encystirte Gregarinen (Taf. XXI, Fig. 11 d), welche aus den Hoden herausgefallen sind.

Wenn wir diese losen Körperchen untereinander vergleichen, so finden wir, dass einige von ihnen stets, die andern dagegen nur zu gewissen Lebensperioden vorhanden sind. Zu den letzteren müssen vor Allem die abgestorbenen Geschlechtsproducte und die Parasiten aus den Fortpflanzungsorganen gezählt werden, also Spermatozoen, Eier, Gregarinen, welche sämmtlich im Zustande der Zersetzung begriffen sind, so dass man sogar die einzelnen Stadien des Zerfallens derselben verfolgen kann und schliesslich zu der Schlussfolgerung gelangt, der feinkörnige, trübe und unregelmässig gestaltete Inhalt der Körperhöhle sei nur ein Product dieser Zersetzung.

Zu den stets vorkommenden Elementen stelle ich die Bläschen mit den braunen Körnchen, ferner die gestreiften Organismen mit Nucleus. Ob auch diese dem Zerfallen unterliegen, kann ich nicht entscheiden; für gewiss muss man aber halten, dass auch sie einen bedeutenden Einfluss haben müssen auf die Menge der Körperflüssigkeit, welche die inneren Organe umspült und wahrscheinlich eine wichtige Aufgabe in der Befeuchtung der Oberfläche des Körpers durch die Segmentalorgane besitzt.

### Blutgefässsystem.

Die zwei in der Länge des Körpers verlaufenden Hauptgefässe der Limicolen finden wir bei *Rhynchelmis* auch, desgleichen zahlreiche seitwärts ausgehende Gefässschlingen, welche die beiden Längsgefässe verbinden. Ausserdem sind die Fortpflanzungsorgane und die Darmwand von einem Gefässnetz durchzogen.

Das Rückengefäss, welches sich auf ganze Strecken weit herauspräpariren lässt und dann noch ziemlich lange pulsirt, hat eine aus zwei Schichten bestehende Wandung (Taf. XXII, Fig. 5); die äussere

1) Recherches sur l'Anat. etc. Pl. I, Fig. 7 d.

2) ED. CLAPARÈDE, Études Anat. sur les Annél., Turbel., Opalin etc. Pl. II, Fig. 7. Pl. III, Fig. 16; in: Mém. d. l. Soc. de Phys. etc. de Genève. T. XVI. 1862.

Schicht — *Tunica adventitia* — ist stellenweise mit grösseren Körperchen bedeckt, welche der Gefässwand ein zierliches Aussehen verleihen. Diese Körperchen sind mit einer starken durchscheinenden Membran umgeben und mit einem granulirten Inhalt angefüllt (Taf. XXII, Fig. 5 c); ähnliche Gebilde hat RATZEL an dem Gefässe von *Lumbriculus* abgebildet. Unter dieser äusseren Hülle bemerkt man an entleerten Stücken des Gefässes ein ringförmiges Fasernetz, — die innere muskulöse Wandschicht des Rückengefässes, welche das Pulsiren bewirkt. Das Bauchgefäss hat keine solche muskulöse Schicht und pulsirt daher nicht.

Die beiden Hauptgefässe stehen durch Seitenschlingen miteinander in Verbindung; in den ersten acht Segmenten bemerkt man überall in jedem einzelnen Segment nur je ein Paar Gefässschlingen (Taf. XXI, Fig. 4); dafür sind diese Seitengefässe sehr lang, vielfach gewunden und nicht contractil. In den folgenden Segmenten kommen immer je zwei Paar Gefässschlingen vor; eins von ihnen liegt in dem ersten Drittheil des Segments (Taf. XXI, Fig. 8 *vc*), gelangt in die Körperhöhlung, wendet sich gegen die Bauchseite und verbindet sich hier mit dem Bauchgefäss (Taf. XXI, Fig. 9 *vc*); dieses Gefässpaar ist nicht contractil. Dagegen äussert das zweite, folgende Paar schwache Contractilität. Es befindet sich an der hinteren Partie der Segmente an dem Rückengefäss (Taf. XXI, Fig. 8 *vi*), verläuft wagerecht gegen die Seiten des Körpers und ist an der Körperwand befestigt, ohne sich mit dem Bauchgefässe zu verbinden. Eine jede solche Seitenschlinge ist im wahren Sinne des Wortes gefiedert; es laufen hier 6—8 Paar Seitenzweige nach vorn und hinten aus, welche ebenfalls an der Rückenwand des Körpers befestigt sind und schwach pulsiren. Je näher dem Körperende, desto dichter ist das Netz, welches durch diese gefiederten Gefässe gebildet wird, und in den letzten Segmenten, wo die vorderen Gefässschlingen so dick, selbst oft noch dicker sind als das Bauchgefäss, werden die gefiederten Gefässschlingen so dicht untereinander verworren, dass es dann nicht möglich ist den Verlauf derselben zu verfolgen. Dazu trägt auch jener Umstand viel bei, dass diese Partie des Körpers abgeplattet ist und sich daher wegen des engeren Lumens der Körperhöhlung alle Gefässe untereinander berühren, wodurch dann der Körper lebhaft roth wird. Nun ist es auch gerade dieses platte Hinterende, mit welchem der Wurm, das Vorderende im Schlamm vergraben, im Strome des Wassers hin und her wedelt und wellenförmig bewegt. Eine solche Ansammlung von Gefässen scheint andeuten zu wollen, dass die Ansicht, welche CLAPARÈDE ausgesprochen hat <sup>1)</sup> und nach welcher man dieses hintere

1) *Recherches sur l'Anat. etc.* p. 246.

Körperende als Vermittler des Athmungsprocesses auffassen könnte, nicht gerade unrichtig ist; auch das stetige Bewegen spricht hierfür.

Im October, wo ich die Gelegenheit hatte ausgewachsene zwar, aber noch nicht geschlechtsreife Exemplare beobachten zu können, fand ich im neunten, zehnten und elften Segment ein Gefässknäuel, welches auch bei andern Anneliden, wie *Tubifex*, *Psammoryctes*, *Limnodrilus* etc. oftmals gesehen wurde, doch immer nur zur Zeit, wo die Thiere noch nicht geschlechtsreif waren. Jedenfalls war diese Erscheinung sehr sonderbar, und da ich selbst die Sache nicht entziffern konnte, mussten mir die Arbeiten anderer Forscher darüber Auskunft geben, wenn diese Bildung überhaupt schon erklärt war. In der ausgezeichneten Abhandlung LEYDIG's<sup>1)</sup> über die Anatomie des *Phreoryctes* fand ich ein solches verschlungenes Gefäss abgebildet und beschrieben, die Erklärung desselben jedoch den späteren Forschungen vorbehalten. Als ich später geschlechtsreife Individuen untersuchte, war mir der Umstand auffallend, dass die genannten mehrmals verschlungenen Gefässe hier nicht vorhanden waren; in den betreffenden Segmenten breiteten sich jetzt die Genitalorgane aus, und zwar die Samentaschen, die Eiweissdrüse und hinter derselben die beiden Paare Samenleiter mit den drüsigen Atrien; in den folgenden Segmenten, zu beiden Seiten des Nervenstranges zwei Hoden und endlich die Eierstöcke, sowie die aus ihnen herausgetretenen Eier, welche bis ins sechzigste Segment gelangten. An den Seiten der genannten Organe konnte man leicht schon mit blossem Auge drei dickere Gefässe sehen (Taf. XXI, Fig. 2, 3, 9 1, 2, 3), welche, von vorn nach rückwärts verlaufend, sich untereinander verschiedenartig hin und her wanden und ein feines Adernetz in die Geschlechtsorgane aussendeten (Taf. XXI, Fig. 9). An den oben genannten Anneliden hatte ich die Gelegenheit, die Entwicklung der Geschlechtsorgane aus der Plasmamasse zu verfolgen. Der Anfang der Genitalien war immer in der Gegend des Gefässknäuels; zur Zeit der Reife breiteten sich die Geschlechtsorgane zwischen denselben Gefässen in der bereits angegebenen Art aus, wie es auch schon D'UDEKEM<sup>2)</sup> bei *Tubifex rivulorum* abbildet. Meine Ansicht ist die, dass diese von LEYDIG beschriebenen Blutgefässklumpen den Zweck haben, die sich später bildenden Genitalorgane zu ernähren. Zur Zeit des Schwindens der Genitalien schrumpfen die Gefässe (Taf. XXI, Fig. 9 1, 2, 3) wieder in die früheren Klumpen zusammen, und wir haben hier ein Beispiel der Vor- und Rückbildungen der Gefässorgane.

1) l. c. p. 277. Taf. XVIII, Fig. 20.

2) Hist. nat. du *Tubifex* des Ruisseaux; in: Mém. cour. et Mém. de Sav. etc. d. l'Acad. Belg. T. XXVI. 1854—55. Pl. II, Fig. 1 i.



An Querschnitten des Körperschlauches (Taf. XXI, Fig. 6) erscheinen sehr zahlreiche Durchschnitte von Gefässen, welche in der Darmwand verborgen sind und wegen der braunen den Darm bedeckenden Zellen in der Flächenansicht nicht sichtbar werden. Woher dieses Darmgefässnetz seinen Ursprung nimmt, ist schon früher angegeben.

GRUBE<sup>1)</sup> beschreibt nur die gefiederten Gefässschlingen; wie man aber aus seiner Abbildung schliessen darf, hat auch er schon die vorderen mit Pigmentkügelchen bedeckten Gefässschlingen gesehen; er hat dieselben als »seitliche, schwarze Organe, vermuthlich Darmblindsäcke« benannt<sup>2)</sup>, und an einer andern Stelle bezeichnet er offenbar diese Gebilde mit den Worten »sacculis simplicibus«.

### Segmentalorgane.

Betrachtet man den Wurm von der Bauchseite aus, so findet man, dass an den noch nicht geschlechtlich entwickelten Individuen vom siebenten, bei geschlechtsreifen vom zwölften Segment angefangen, zwischen je zwei Segmenten unter der Haut zu beiden Seiten des Nervenstranges abgerundete oder längliche braune Körperchen hindurchschimmern, welche in der Mitte des Körpers ihre grösste Entwicklung zeigen, am Schwanzende dagegen schwer zu verfolgen sind (Taf. XXI, Fig. 9; Taf. XXIII, Fig. 1, 2 *dr*). Wenn man diese Körperchen überhaupt an jungen Exemplaren (der Durchsichtigkeit wegen) beobachtet, so wird man gewahr, dass es die drüsige Partie der Segmentalorgane ist.

Diese Segmentalorgane (Taf. XXIII, Fig. 2) beginnen, wie es bei allen Limicolen der Fall ist, mit einem wimpernden Trichter (*wt*), gehen dann in ein drüsiges, braunpigmentirtes Organ über (*dr*) und ziehen sich dann in die Leibeshöhle, wo sie sich in vielen Knäueln ineinander wirren, um endlich an den Bauchfurchen vor den Borstenpaaren nach Aussen zu münden (Taf. XXIII, Fig. 1, 2 *fe*). Die Segmentalorgane sind der ganzen Länge nach mit einer Menge gestielter, blasenförmiger Drüsen verschiedener Grösse bedeckt, welche mit einem kernhaltigen Inhalt und wohl auch mit Oeltropfen ausgefüllt sind und dem Ganzen ein traubenförmiges Aussehen verleihen. Nur an wenigen solchen Segmentalorganen habe ich diese drüsige Umbüllung nicht beobachtet; dann war aber der innere, mit Flimmerepithel ausgestattete Canal ganz licht und in seinem Verlaufe sehr leicht zu verfolgen. Solche lichte Organe werden vornehmlich in dem vorderen Körpertheile angetroffen. Nach Aussen mündet der Canal (Taf. XXIII, Fig. 2 *fe*) durch eine quer-

1) l. c. p. 204. Taf. VII, Fig. 1 *d*.

2) l. c. p. 240.

liegende Spalte, welche mit einer Papille und einem Kränzchen von sehr kleinen braunen Drüsen umgeben ist.

GRUBE hat zwar die »hochgelben runden Flecke (Bläschen)« beobachtet, er vermuthet aber, dass »sich in ihnen die Eier bilden«<sup>1)</sup>.

MENGE hat diese Organe schon richtig beurtheilt<sup>2)</sup>; er beobachtete »an der Bauchseite zu beiden Seiten des Bauchgefässes an jedem Gliede zwei Oeffnungen, die zu drüsenartigen Organen führen. Die Drüsen sind beim Rüsselwurm birnförmig, von gelber Farbe, und sondern beim Druck einen ebenso gefärbten Stoff aus«. MENGE betrachtet diese Organe als wirkliche Absonderungsorgane.

### Der Generationsapparat.

Die Grundlagen unserer Kenntnisse von den Genitalien der Limicolen verdanken wir D'UDEKEM'S, CLAPARÈDE'S, LEYDIG'S und RAY LANKESTER'S Arbeiten auf diesem Gebiete. Trotzdem aber ist die Sache noch nicht erledigt; denn es giebt noch eine ganze Reihe der Limicolengattungen, die in dieser Hinsicht unbekannt und unerforscht sind. Dahin gehört auch *Rhynchelmis Limosella*.

Die Nichtberücksichtigung der Genitalien dieses Wurmes kann man sich aus dem Umstande erklären, weil ihre Entwicklung, wie bei andern Oligochaeten, erst in die postembryonale Periode fällt, und weil ferner sie sich erst im Winter entwickeln, bisweilen zur Zeit, wo das Wasser mit Eis bedeckt ist, wie in dem von mir beobachteten Falle. *Rhynchelmis Limosella* bietet in der Anatomie der Geschlechtsorgane bemerkenswerthe und von den übrigen Limicolen abweichende Verhältnisse dar. Die allgemeine Lage der Organe ist diese (Taf. XXII, Fig. 6): Zwei Hoden (*t*) erstrecken sich vom 13.—50. (54.) Segment, zwei Paar Samenleiter (*vd*) verbinden sich zu zwei gemeinschaftlichen drüsigen Atrien (*at*), welche auf dem 10. Segment ausmünden. Die Samentaschen liegen im 8. (*rs*), die Eierstöcke im 54. (*ss*), die Eileiter zwischen dem 11. und 12. Segment (*ovd*). Die Eiweisdrüse (*g. alb*) hat ihre Mündung mitten im 10. Segment unter dem Nervenstrang.

#### 4. Die Hoden (Taf. XXII, Fig. 6 *t*).

Zu beiden Seiten des Nervenstranges, vom 13.—50., manchmal bis 54. Segment liegen zwei weisslich gelbe, durch Dissepimente eingeschnürte Organe, welche sich bei Untersuchung ihres Inhalts als Hoden verrathen. In vielen Exemplaren erscheint der eine Hoden länger

1) l. c. p. 204.

2) l. c. p. 27.

als der andere, so dass der kürzere in das 50., der längere in das 54. Segment reicht. Die äusserst zarte Membran, welche sie umhüllt, liegt ihrem Inhalt so fest an, dass es den Anschein hat als wäre sie überhaupt nicht da. Zu beiden Seiten eines jeden Hodens sind die drei schon mit blossen Auge sichtbaren und oben bereits beschriebenen Gefässe (Taf. XXI, Fig. 9 1, 2, 5), welche am Rückengefäss im 8., 9. und 10. Segment ihren Ursprung haben, und zur Zeit, wo die Fortpflanzungsorgane nicht entwickelt sind, frei in der Körperhöhlung wie ein viellappiger Klumpen flottiren. Diese Gefässe verlaufen zuerst an den Samentaschen, gelangen dann zu beiden Seiten der Atriendrüsen und schliesslich zu den Hoden, mit deren Wand sie eng zusammenhängen und ein dichtes Netz feiner Gefässchen an ihre Oberfläche aussenden. Tödtet man den Wurm in starkem Alkohol (in verdünntem Spiritus wird der Inhalt der Hoden zu beiden Seiten des Körpers durch die erwähnten Längsfurchen entleert), so erscheinen die Hoden als zwei perlschnurförmig eingeschnürte Körper, deren Oberfläche mit den sie umspinnenden Gefässen geschmückt ist.

Die beiden Hoden berühren sich an der Bauchseite und lassen nur das Bauchgefäss mit dem Nervenstrang durchschimmern. An ihrer Rückenseite verdrängen sie das Rückengefäss und das Darmrohr durch ihre enorme Entwicklung bis zur Rückenwand des Körpers.

Die Hoden zeigen in sich alle Stadien der Entwicklung der Spermatozoen und ausserdem noch viele fremde Gebilde. Maulbeerförmige Zellenhaufen erschienen hier schon im November; im December beobachtete ich folgende Stadien der sich bildenden Spermatozoen:

Die Mutterzelle, meist kuglig (Taf. XXIII, Fig. 4, 5, 6) oder ellipsoidisch, war bald ganz (Taf. XXIII, Fig. 6), bald nur theilweise (Taf. XXIII, Fig. 4, 5) mit sprossenden Samenzellen bedeckt. Diese jugendlichen Zellen berührten sich nicht, vielmehr liessen sie freie Zwischenräume zwischen einander; bei sehr starken Vergrösserungen erschienen sie als sechseckige Zellen mit deutlichen Kernen (Taf. XXIII, Fig. 7). Als weitere Entwicklungsstadien kamen Zellen zum Vorschein, welche durch das Auswachsen der Körner die verlängerten Fäden zeigten, und das in einer zweifachen Art. Die grösste Anzahl der Zellen bildeten jene mit dunkel contourirten zickzackförmigen Fäden (Taf. XXIII, Fig. 8), wogegen die mit sehr dünnen Fäden ausgestatteten maulbeerartig angeordneten Zellen (Taf. XXIII, Fig. 9) in der minderen Anzahl vorhanden waren. Es zeigten sich auch solche Mutterzellen, welche, nur mit spärlichen Samenzellen bedeckt (Taf. XXIII, Fig. 10), dafür sprachen, dass nur wenige der Zellen zu Samenfäden sich ausdehnten, während andere noch ohne Fäden an der Mutterzelle sassen.



Die in der fortdauernden Entwicklung begriffenen Spermatozoen zeigten an der vorderen Partie eine bräunliche, schraubenförmig eingerollte Verdickung, wogegen rückwärts ein dünnerer in einen Faden gestalteter Fortsatz hervortrat. In diesem Stadium waren schon die Zellen verschwunden, aber die so gebildeten Spermatozoen hingen noch an der Mutterzelle (Taf. XXII, Fig. 41). Man sah oft nur solche Mutterzellen, an welchen blos spärliche in sich verschlungene Samenfäden (Taf. XXIII, Fig. 42) mit schraubenförmig eingerollten Köpfchen hafteten. Schliesslich erwähne ich noch, dass mir häufig solche Configurationen zu Gesicht gekommen sind, wie es Fig. 43, Taf. XXIII darstellt. Alle Spermatozoen trennten sich von der Mutterzelle los, doch bewegten sie sich merkwürdiger Weise hinauf über dieselbe, umschlangen sie mit ihren Fäden und ihre Köpfchen flossen zusammen, so dass das Ganze eine Pyramide vorstellte.

In allen diesen Stadien muss man die Spermatozoen als noch nicht reif betrachten, da sie noch keine Bewegung ausübten; aber auch die Samenfäden, welche frei in der Körperhöhlung sich befanden, waren gleichfalls bewegungslos, und erst die, welche die Höhlung der Samentaschen ausfüllten, bewegten sich äusserst lebhaft. Der Kopf isolirter Spermatozoen war 0,05—0,08 Mm. lang.

Spermatozoen mit schraubenförmig eingerollten Köpfchen kommen bekanntlich in der Classe der Anneliden auch bei *Branchiobdella*<sup>1)</sup>, ferner bei *Lumbriculus*<sup>2)</sup> vor, wie es CLAPARÈDE abbildet.

Ausser den Spermatozoen erscheinen in den Hoden auch zahlreiche andere fremde Gebilde, so gelbliche Oeltropfen, Fettkörperchen und vor Allem Gregarinen in allen Entwicklungsstadien von encystirten bis zu vollendeten Thieren.

Es steht über allen Zweifel fest, dass die ausgebildeten Spermatozoen in die Körperhöhlung hineinbrechen und so die Hoden nur durch eine blosse Dehiscenz verlassen. Ich fand wenigstens den Anfang der Hoden im 13. Segment immer offen und die Spermatozoen ragten mit ihren Köpfchen in die Körperhöhle hinein. Anfangs Februar, wo ich annehmen konnte, dass der grösste Theil der Spermatozoen die Hoden schon verlassen hatte, fand ich den rückwärtigen Theil der Hoden frei von denselben, und nur Oeltröpfchen mit Fettkörperchen waren hier in Klumpen angehäuft.

1) Anat. Bemerk. üb. *Branchiobdella parasita*, von W. KEFERSTEIN, in: Archiv f. Anatomie. 1863. p. 518, Taf. XIII, Fig. 9, 10. — Ueber die Gatt. *Branchiobdella* von Dr. HERM. DORNER, in dieser Zeitschr. 1865. p. 485. Taf. XXXVII, Fig. 47, 48.

2) Recherches sur l'Anat. etc. Pl. III. Fig. 4.

## 2. Die Samenleiter und Atrien.

(Taf. XXI, Fig. 2 *vd, at*; Taf. XXII, Fig. 6 *vd, at*; Taf. XXIII, Fig. 3, 14 *vd*;  
Taf. XXIV, Fig. 1).

Es giebt eigentlich vier Samenleiter, welche zu zweien sich in zwei drüsigen Atrien vereinigen (Taf. XXII, Fig. 6). Ein jeder Samenleiter stellt einen langgestreckten Canal vor, der in seinem Bau von den Samenleitern der anderen Limicolen wesentlich abweicht. Ein Samentrichter fehlt hier; das freie Ende, womit er in dem Dissepimente zwischen dem 9. und 10. Segmente befestigt ist, trägt nur sehr kurze Flimmerhaare (Taf. XXIV, Fig. 1 *c*); häufig findet man hier lange Büschel von Spermatozoen (*sp*). Die Wände der Samenleiter zeigen drei Schichten; die äusserste von ihnen ist eine zarte, leicht zerreissbare Epithelmembran (*ep*); dann folgt eine drüsige Lage, welche aus polygonalen, mit feinkörnigem Inhalt ausgefüllten Zellen zusammengesetzt ist; die Zellen sind bei auffallendem Licht weiss, bei durchfallendem braun. Diese Drüsenlage wird wohl den Zweck haben, ein Secret auszuschcheiden, welches in den Canal gelangt und die Weiterbewegung der Spermatozoen erleichtert. Die innerste Schicht des Samenleiters ist mit Flimmerepithel ausgelegt, mit dessen Hülfe die Samenfäden weiter geschoben werden. Diese letzteren gelangen in Organe, welche von CLAPARÈDE bei anderen Limicolen das Atrium benannt worden ist. Dieses Atrium (Taf. XXIV, Fig. 1 *at*; Fig. 2) ist durch Verwachsung der Ausführungsenden je zweier Samenleiter entstanden; dasselbe Epithel (Taf. XXIV, Fig. 2 *ep*), welches ihre Oberfläche bildete, geht auch an die Oberfläche des Atriums über. Die Schichten der braunen Zellen (Taf. XXIV, Fig. 2 *bd*) setzen sich aus den Samenleitern in das Atrium fort und bilden an dessen rückwärtigem Abschnitt eine dickere, an dem vorderen eine dünnere, ja oft kaum wahrnehmbare Lage (Taf. XXIV, Fig. 1), besonders von der Stelle an, wo sich die Samenleiter zum Atrium vereinigt haben, und reicht bis zur Mündung. Unter dieser braunen Schicht liegt endlich eine Lage von grossen weissen Zellen mit einem körnigen Inhalt (Taf. XXIV, Fig. 2 *d*); die innerste Schicht ist von Flimmerepithel gebildet und umschliesst das Lumen des Atriums.

Die äussere Wand des Atriums (Taf. XXIV, Fig. 3 *ep*) ist auf ihrer ganzen Strecke von dicht gedrängten Drüsenschläuchen bekleidet (Taf. XXI, Fig. 2; Taf. XXIV, Fig. 1, 3 *pr*), welche aus grossen, mit dicken Körnern gefüllten kernhaltigen Absonderungszellen bestehen; diese erscheinen ganz mit einer eiweissartigen Substanz angefüllt, und zwar so dicht, dass der Kern immer ganz verdeckt ist (Taf. XXIV, Fig. 1 *pr*); die Secretkörner sind in der Essigsäure nicht löslich, sie gerinnen darin zu einer trüben Masse. Was für eine Bedeutung das Secret eigentlich hat,

vermag ich nicht zu sagen; am wahrscheinlichsten ist wohl, dass das Secret theils zur Erleichterung der Samenausfuhr dient, theils zur Verpfropfung der Oeffnungen der Samentaschen gegen den Wiederausfluss des in diese ejaculirten Samens verwendet wird. Dadurch ist diese Drüsenmasse mit den Drüsen von ähnlicher Bedeutung bei den Säugthieren und den Pulmonaten vergleichbar, und ich nenne sie also die Vorstehedrüse oder Prostata. Sie erstreckt sich fast unmittelbar bis zur Mündung des Atriums.

Der Penis fehlt; nur bei einer starken Vergrößerung sieht man, dass das Ende des Atriums mit einer aus Ringmuskelfasern bestehenden Membran versehen ist (Taf. XXIV, Fig. 4 *m*); jedenfalls aber kann sich dieser Theil nicht ausstülpen.

Der Ort, wo das Atrium nach Aussen mündet, ist innerhalb des Körpers ringsum mit einer Anzahl grosser, rundlicher oder keulenförmiger Drüsen umgeben, welche in einem grobkörnigen braunen Inhalt weissliche Kerne enthalten. Diese Drüsen (Taf. XXII, Fig. 6; Taf. XXIV, Fig. 4 *gm*) münden nach Aussen rings um die Oeffnung der Atrien und scheiden ein Secret aus, welches vielleicht bei der Begattung ausfliesst. Man kann sie mit den Schleimdrüsen der Pulmonaten vergleichen. Die beiden Atrien verschwinden am elften Segment in der Muskelschicht; ihnen entsprechend befinden sich Aussen zu jeder Seite des Nervenstranges hinter den beiden Paaren der Bauchborsten kleine querliegende Oeffnungen (Taf. XXIII, Fig. 14 *vd*), welche mit einer lichten Papille umgeben sind. Rings um diese Papille liegen die Oeffnungen der erwähnten Schleimdrüsen (*a.g*), leicht kenntlich an der dunkelbraunen Farbe. Es giebt hier auch zahlreiche strahlenförmige Papillen, welche von einem Kreise grösserer und kleinerer Drüschchen umschlossen sind (Taf. XXVIII, Fig. 14 *pa, dr, dr'*). Die Schleimdrüsen schimmern durch den Muskelschlauch hindurch.

### 3. Die Samentaschen.

Im Innern des Körpers sitzen im 8. Segment (Taf. XXII, Fig. 6 *rs*) zu beiden Seiten des Nervenstranges zwei Bläschen, welche im auffallenden Licht weiss, bei durchfallendem dagegen braun gefärbt sind. Es sind dies die Samentaschen (*Receptacula seminis*); ihre Gestalt ist die eines constant ovalen Bläschens mit einer schwanzartigen Aus-sackung (Taf. XXIV, Fig. 4), welche letztere meistens S-förmig ist und am hinteren Ende verbreitert ausläuft. Die Samentasche ist durch einen ziemlich langen und dicken Stiel an den Längslinien der Bauchseite in dem genannten Segment befestigt; dem entsprechend befinden sich an der Aussenseite des Segmentes hinter den Borstenpaaren zwei kleine,



querliegende, papillenartige Erhebungen (Taf. XXIII, Fig. 3 *rs*) mit einer länglichen Oeffnung, um welche ringsherum wieder strahlig auslaufende Papillen und ein Kränzchen von kleinen Drüsen (Taf. XXIV, Fig. 4 *dr'*); welche offenbar eine wichtige Bedeutung im Begattungsacte haben, gelagert sind.

Die Wand der Samentaschen besteht aus einem hellen Epithel und aus einer dicken drüsigen Schicht, die aus grossen, mit feinkörnigem Inhalt ausgefüllten und mit grossen Kernen versehenen Zellen zusammengesetzt ist. Der Inhalt der Samentaschen ist eine gelblich weisse, körnige, zähe Flüssigkeit, in welcher die Spermatozoen herumschwimmen; die Spermatozoen erscheinen je nach ihrer Menge dunkelbraun bis schwarz und bedingen so die äussere Färbung der Samentaschen. Meist sieht man die Spermatozoen mit ihren schraubenförmigen Enden an den Wänden wie eingebohrt angehäuft (Taf. XXIV, Fig. 4 *sp*), wo sie Bündelklumpen bilden (Taf. XXIV, Fig. 5) und eine herrliche wellenartige Bewegung ausüben. Die Aussackung und die untere Partie der Samentaschen ist fast immer von den angehäuften Spermatozoen ganz schwarz. Niemals fand ich Spermatozoen im Stiel der Samentaschen.

An der unteren Seite der Receptacula sieht man bei einer aufmerksamen Beobachtung einen Schlitz (Taf. XXIV, Fig. 4 *f*), welcher den Eindruck einer Oeffnung macht, und in der That bemerkt man, dass unter dem Druck des Deckgläschens auf das Organ nur auf dieser Stelle die Spermatozoenbündel herausgehen. Der Umstand, dass gerade hier die Spermatozoen am zahlreichsten angehäuft sind und im Stiele der Samentaschen niemals vorkommen, spricht wohl dafür, dass die Spermatozoenbündel, die hier also als ein Analogon der Spermatophore der Tubificiden zu betrachten sind, durch diesen Schlitz in die Körperhöhle eintreten, um die Befruchtung der zu den Eileitern steigenden Eier zu vollziehen.

Nun wäre es nothwendig zu erklären, woher die Flüssigkeit in den Samentaschen stammt, welche in Gemeinschaft mit den Spermatozoen aufquellen und den prallen Zustand der Samentaschen bedingt, die sonst, wenn sie leer sind, schlaff erscheinen. Diese Flüssigkeit scheint aus einer dreifachen Quelle zu kommen. Erstens ist sie das Product der drüsigen Schicht in den Samenleitern, wodurch den Spermatozoen der Durchgang erleichtert wird. Gewiss sind aber die Prostatadrüsen dabei betheiligt, welche bei der Begattung ein reichliches Secret ausscheiden und damit den Spermatozoen den Weg bis in die Samentaschen des anderen Wurmes glatt machen. Das Secret dringt zugleich in die Samentaschen ein und bildet dann hier den Spermatozoen das Medium, in welchem sie sich bewegen können. Drittens muss hier auch die

drüsige Schicht der Samentaschen selber angeführt werden, welche durch Ausscheidung eines Secretes die Flüssigkeit im Innern der Samentaschen vermehrt.

#### 4. Eierstöcke und Eileiter.

Ich hatte mit vielen Schwierigkeiten zu kämpfen, bevor es mir gelungen war die Eierstöcke zu finden. Analog der Lage dieser Organe bei *Lumbriculus*, welche mir in seinen anatomischen Merkmalen mit dem *Rhynchelmis* am nächsten verwandt schien, suchte ich die Ovarien in denselben Segmenten, in welchen sie von CLAPARÈDE bei dem genannten Wurm angegeben werden; doch immer vergebens: die Ovarien waren nicht da. Das grösste Hinderniss beim Suchen bildeten die Hoden, welche bei der leichtesten Berührung schon beschädigt wurden und dann ihren Inhalt ausströmen liessen, wodurch alle auspräparirten Organe mit Spermatozoen bedeckt waren. Erst als ich die Segmente einzeln eins nach dem andern aufs sorgfältigste untersuchte, gelangte ich bis ans Ende der Hoden und fand hier die Ovarien, also im 51. resp. im 55. Segment, je nachdem die Hoden bis zum 50. oder 54. Segment (*vide oben*) reichten. Am leichtesten findet man die Eierstöcke, wenn man den Wurm auf einen Augenblick in starken Alkohol wirft und dann am Rücken öffnet. Bei Untersuchungen mit der Loupe fand ich die Eierstöcke in den betreffenden Segmenten eng an das Dissepiment und theilweise an die Wand der Hoden befestigt; sie erschienen als graubraune längliche Flecke zu beiden Seiten des Nervenstranges. Bei der geringsten Berührung zerflossen sie sogleich, und so blieb mir nur das Einzige übrig, sie in starkem Alkohol härten zu lassen, um sie sodann bequemer beobachten zu können. So behandelt, werden sie fest und bilden dann flache Scheibchen an der Bauchseite. Sofern es mir gelungen war, ein Stückchen frischen Eierstockes frei auspräparirt unter das Mikroskop zu bekommen, sah ich eine graue, mit einer zarten Membran umgebene Masse, welche in dem vorderen Theile aus kleinen Zellen zusammengesetzt war (Taf. XXII, Fig. 7); die Zellen sind unentwickelte Eier, welche im Durchmesser 0,004 Mm. massen. Sie hatten einen nur durch Behandlung mit Essigsäure deutlich werdenden hellen Kern, sonst einen homogenen, feinkörnigen Inhalt. Weiter gegen die Mitte der Ovarien waren grössere Eier, die im Durchmesser 0,008 Mm. hatten und an welchen ich schon eine dünne Dotterzone und einen hellen Kern mit Keimbläschen sehen konnte. In stetiger Reihenfolge erschienen im hinteren Theile immer grössere Eier von braungrauer Farbe. Das Messen ergab hier folgende Längen der Durchmesser: Das grosse Ei 0,09, 0,13, 0,44; Keimbläschen 0,019, 0,029, 0,03; Keim-



fleck 0,005, 0,008, 0,012 Mm. Sämmtliche Eier waren aber trübe und undurchsichtig; erst durch Einwirkung der Essigsäure erschienen die Keimbläschen und Keimflecke. Während sich nun die Grösse der genannten Theile des Eies mit dem Wachsthum in der angegebenen Weise veränderte, zeigte sich auch eine Aenderung in der Farbe des Dotters, welche, je nach dem zunehmenden Alter des Eies, mehr braungraue Elemente an sich zog, während der feinkörnige Inhalt sich in einen grobkörnigen umwandelte. Die sich so entwickelnden Eier gruppirteten sich in der Art, dass die grössten und folglich auch reifsten sich im hinteren Theile befanden, während die unreifen sich in einer Reihenfolge nach vorn hinzogen. Die ausgewachsenen Eier sind oval, mit einer äusserst feinen Dottermembran überzogen und mit sehr vielen Dotterkörnern versehen; ihr Durchmesser beträgt dann 0,6—0,8 Mm.

Durch Platzen der Hülle des Eierstockes gelangen die Eier in die Leibeshöhle und gruppieren sich da hintereinander bis in das 60. Segment; dann bewegen sie sich gegen das vordere Körperende, wo sie sich zwischen die Körperwand und die Hoden, oder auch zwischen die letzteren und das Darmrohr hineinzwängen (Taf. XXI, Fig. 3 o; Taf. XXII, Fig. 6 o); genug, es giebt für sie kein Organ so hinderlich, dass sie dadurch in ihren Vorwärtsbewegungen gehindert wären, wobei natürlich, da sie plastisch sind, durch den Druck der genannten Organe, mit denen sie zusammentreffen, ihre Gestalt auf das Verschiedenartigste verändert und umgestaltet wird. So findet man die Eier in den Segmenten, welche die Hoden tragen, und weiter bis zu den Eileitern zerstreut, also bis zum 44. Segment.

In dieser Gegend, in der Intersegmentalfurche des 44. und 42. Segmentes, befinden sich in der Richtung der Längsfurchen an der Bauchseite zwei mit flimmernden Wimpern versehene, trichterförmige, enge Organe (Taf. XXII, Fig. 6 *ovd*; Taf. XXIII, Fig. 45), welche ziemlich schwer zu beobachten sind und die nach der Analogie mit den ähnlich construirten Gebilden, welche CLAPARÈDE bei den Gattungen *Stylodrilus* und *Lumbriculus* als Oviducte beschreibt, auch als solche angesehen werden müssen. Freilich kann man hier einwenden, dass so grosse Eier durch diese leicht übersehbaren kleinen Oeffnungen nicht durchgehen können (an der Taf. XXII, Fig. 6 *ovd* sind sie noch zu gross, der Deutlichkeit wegen, gezeichnet): doch der Umstand, dass die Eier plastisch sind, und sich bei ihrer Bewegung von den Ovarien bis zu den Eileitern erst den Weg durch die mit Hoden, Darmcanal und Gefässen angefüllten Segmente bahnen müssen, wobei sie sich ganz platt zusammendrücken und verlängern können, erklärt uns, dass sie um so eher durch die schmalen Oeffnungen der Eileiter sich nach Aussen durch-



arbeiten können. An der Stelle, wo sich die Oviducte in den Muskelschichten verlieren, befinden sich Aussen zwei kleine, leicht übersehbare längliche Oeffnungen (Taf. XXIII, Fig. 46 *ovd*) die Mündungen der Eileiter. Man findet sie am leichtesten, wenn man den Wurm an der Rückenseite des 11. und 12. Segments öffnet und dann auf dem Objectträger unter dem Mikroskop sucht. Dann erscheinen die Mündungen zu beiden Seiten der Bauchfläche in der Intersegmentalfurche, welche das 11. Segment von dem 12. trennt; sie stellen dann papillenartige Erhebungen mit länglichen Oeffnungen dar. Nur durch ihre längliche Richtung und zugleich durch etwas grössere Dimensionen und einen breiteren papillenartigen Saum unterscheiden sich dieselben von den vor und hinter ihnen liegenden Aussenöffnungen der Segmentalorgane. Ein elliptischer Kranz sehr kleiner Drüsen (Taf. XXIII, Fig. 46 *dr*), derselben Form wie bei den Mündungen der Segmentalorgane, verleiht ihrer Umgebung ein zierliches Aussehen.

Durch diese Oeffnung gerathen die Eier in der Zahl von 3—10 nach Aussen und werden in eine eiweissartige Masse abgelegt, welche wieder von einer chitinösen Membran umschlossen ist. Diese Eikapseln oder Coccons erinnern in ihrer Form sehr an die des *Tubifex*, messen fast 3 Mm. im Quer- und 3—5 Mm. im Längsdurchmesser (Taf. XXII, Fig. 8, 9, 11). Die Membran, welche diese Coccons umschliesst, zeigt eine zierliche Structur auf ihrer Oberfläche; es erscheinen hier kleine, fast regelmässig trapezförmige Feldchen mit erhabenen, glänzenden Grenzen (Taf. XXII, Fig. 10). Die Substanz, welche diese feste Hülle bildet, zeichnet sich durch ihre Beständigkeit gegen die Einwirkung der Essig-, Salz- und kalten Salpetersäure, sowie der kalten und kochenden Kalilauge und kaustischem Ammoniak aus; in siedend heisser Salpeter- und Schwefelsäure wird sie nur allmählig aufgelöst, und so besitzt sie also alle Eigenschaften des wahren Chitins.

Diese Eikapseln fand ich an den Wasserpflanzen in einer ziemlich grossen Anzahl befestigt; da mir über die Entwicklungsgeschichte des *Rhynchelmis* (*Euaxes*) bereits eine ausgezeichnete Arbeit des Prof. KOWALEWSKY vorliegt, so habe ich keine Veranlassung, darauf weiter einzugehen.

### 5. Die Eiweissdrüse.

Für das Organ, welches die Eikapsel, sowie das darin enthaltene Eiweiss erzeugt, halte ich jenes drüsige Gebilde, welches im 9. Segment liegt (Taf. XXII, Fig. 6 *g.alb*; Taf. XXIII, Fig. 3 *g.alb*) und welches bisher von keinem Limicolen erwähnt worden ist.

Dieses Organ (Taf. XXIII, Fig. 17) erreicht eine bedeutende Grösse,

so dass es, sich um das Darmrohr herum biegend, das ganze Segment ausfüllt. Im optischen Längsdurchschnitt erscheint hier ein Central-schlauch (*ca*), gebildet von einer drüsigen Wand (*dr*); weiter nach Aussen ist eine aus polygonalen Zellen gebildete Epithelschicht (*ep*), welche auf ihrer Oberfläche zweierlei Drüsen trägt. Die einen sind kugelförmig, klein und licht (*kd*); ihren Inhalt konnte ich mir auf keine Art verdeutlichen. Ueber denselben liegen grössere Drüsen, welche aus mehreren Zellen bestehen, die ihren feinkörnigen Inhalt vermittelt sehr feiner Canäle (*ca*) in den Centralschlauch führen. Uebrigens sind diese Drüsen (*gd*) vollkommen ähnlich denen, welche ich oben als Prostata-drüsen beschrieben habe. Diese Drüsen ziehen sich aber nicht längs des ganzen Verlaufes des Organs; ein ziemlich langes Stück davon bleibt von ihnen frei, und dann ist die Wand dieses Endstückes durch viel schärfere Contouren kenntlich, welche sich bei der Mündung selbst ausbreiten (*a*) und allem Anschein nach von einer Chitinsubstanz gebildet sind. Zur Zeit des Eierlegens sah ich den Centralcanal mit einer grösseren Menge Drüsensecret angefüllt.

Die Eiweissdrüse verschwindet unterhalb des Nervenstranges (Taf. XXII, Fig. 6) in der Muskelschicht und mündet im 40. Segmente nach Aussen. Ihre äussere Oeffnung ist halbmondförmig (Taf. XXIII, Fig. 18 *gal*) und von einem System Papillen (*dp*) und Drüsen (*c*) umgeben. Die glänzenden Papillen laufen excentrisch aus und theilen sich in dichotomische Strahlen. Um sie herum liegen zwei Ringe Drüsen, welche gleichfalls glänzend sind und dieselben Eigenschaften haben, wie die schon erwähnten Hautdrüsen.

Jetzt bleibt noch übrig etwas über die physiologische Bedeutung des in Rede stehenden Organs zu sagen. Die Eier werden, wie schon erwähnt, in eine Kapsel mit eiweissartiger Flüssigkeit eingehüllt. Diese Flüssigkeit dient den jungen Embryonen, so lange sie in der Kapsel sind, zur Nahrung. Obwohl ich keine Versuche anstellte und auch keine eierlegenden Würmer sah, so darf ich doch die Vermuthung aussprechen, dass die grossen äusseren Drüsen (*gd*) des beschriebenen Organs den Nährstoff, die kleineren lichten Säckchen (*kd*) die chitinöse Hülle der Eikapseln erzeugen. Man kann es um so eher für wahr halten, da ein Analogon solcher Drüsen (*glandula albuminifera*) bei der grössten Anzahl der Pulmonaten vorkommt, wo diese Drüse einen ähnlichen Bau aufweist. Meine Auffassung wird auch durch den Umstand unterstützt, dass diese Eiweissdrüse nicht weit von den Eileitern liegt und dass ihr Ende, welches von den Drüsen frei bleibt, zum Aufrichten beim Bilden der Eikapseln geeignet ist.

Uebrigens kann diese meine Ansicht nur durch eine directe Beob-

achtung im Momente des Eierlegens bestätigt werden, was mir bisher leider nicht gelungen ist.

Auf Grundlage der voranstehenden Ergebnisse kann man die Diagnose der Gattung Rhynchelmis folgendermassen feststellen:

### Genus Rhynchelmis Hoffm.

Limicole mit einem Paar Samentaschen im 8. Segment, vier drüsigen Samenleitern, die sich zu zwei im 10. Segment ausmündenden Atrien vereinigen. Zwei Hoden, vom 13.—50 (54.), zwei Eierstöcke im 51. (55.) Segment. Zwei, zwischen 11. und 12. Segment ausmündende Oviducte, eine mitten im 9. Segment sich öffnende Eiweissdrüse. — Die Prostatadrüse zieht sich längs der ganzen Atrien, der Penis fehlt. — Ausser den normalen, das Rückengefäss mit dem Bauchgefäss verbindenden Gefässschlingen in jedem Segment noch ein Paar freie gefiederte Schlingen. An den Fortpflanzungsorganen erstrecken sich drei dickere Gefässe, die sich zu einem dichten Gefässnetz verzweigen. — Borsten einfach in zwei paarigen Reihen zu jeder Seite des Körpers.

### Rh. Limosella Hoffm.

Rhynchelmis mit rosenrothem Körper, an dem die Tendenz nach einer Vierkantigkeit sehr deutlich ist. Vorderes Körperende mit einem Rüssel versehen. Die Segmente sehr schmal. Das Darmrohr vom 6. Segment angefangen mit braunen Körperchen bedeckt. Anzahl der Segmente circa 150, Länge 10—12 Cm. im ausgewachsenen Zustande.

Die Gattung Rhynchelmis hat offenbar die grösste Verwandtschaft mit den Gattungen: Lumbriculus, Stylodrilus und Trichodrilus, welche schon CLAPARÈDE in seiner Monographie so trefflich characterisirt hat. Wenn wir diese Gattungen miteinander vergleichen, so finden wir folgende gemeinschaftliche Merkmale:

1. Die Borsten in vier Doppelreihen, ungetheilt oder nur selten undeutlich gespalten.

2. Gefässe in einem jeden Segment zahlreich, theils einfach, theils verästelt; ein contractiles Herz fehlt überall.



3. Zwei Paar Samenleiter, die sich in zwei drüsigen Atrien vereinigen (diese Drüsen entsprechen den Kittdrüsen der Tubificiden) und am 10. Segment ausmünden.

4. Die Eileiter trichterförmig.

Gattungen mit diesen gemeinschaftlichen Merkmalen habe ich schon an einer anderen Stelle<sup>1)</sup> als Familie der Lumbriculiden aufgestellt.

## Erklärung der Abbildungen.

### Tafel XXI.

- Fig. 1. Vorderes Körperende von *Rhynchelmis Limosella* Hoffm.  
*a*, Mund,  
*cb*, Bauchgefäß,  
*vc*, Gefäßschlinge,  
*gs*, Ganglion suboesophageale,  
*n*, Bauchstrang.
- Fig. 2—6. Eine Reihe von Querschnitten durch verschiedene Theile des Körpers.  
*vd*, Rückengefäß,  
*vv*, Bauchgefäß,  
*r*, Speiseröhre,  
*1. 2. 3.*, drei Hauptgefäße der Geschlechtsorgane,  
*n*, Bauchstrang,  
*bc*, braune Zellen der Speiseröhre,  
*ll*, Längsfurchen.
- Fig. 2. Querschnitt durch das 12. Körpersegment.  
*Vd*, Samenleiter,  
*at*, Atrium,  
*pr*, Prostata,  
*p*, Pigmentzellen.
- Fig. 3. Querschnitt des Körpers in der vorderen Partie des 30. Segments.  
*t*, Hoden,  
*o*, Eier,
- Fig. 4. Querschnitt des Körpers am 100. Segment.
- Fig. 5. Querschnitt unweit vom hinteren Ende des Körpers.
- Fig. 6. Querschnitt in der Mitte des Körpers.  
*c*, äussere Cuticula,  
*hd*, Hypodermis,  
*pm*, Ringmuskelschicht,  
*lm*, Längsmuskelschicht,  
*sg*, Durchschnitte der Seitengefäße,  
*pt*, Peritonaem.

1) Beiträge zur Oligochaeten-Fauna Böhmens; in Sitzungsber. der kön. böhm. Gesellsch. d. Wissensch., 29. October 1875.

Fig. 7. Hinteres Ende des Körpers.

*vd*, *vv* wie in vorstehenden Figuren,  
*vc*, Darmschlinge,

Fig. 8. Zwei Segmente der mittleren Partie des Körpers.

*vi*, Perivisceralschlinge.

Fig. 9. Drei Segmente des Körpers mit den entwickelten Hoden.

*1*, *2*, *3*, drei Genitaliengefäße,  
*dr*, drüsiger Anfangstheil der Segmentalorgane.

Fig. 10. Epithelzellen der Innenfläche des Oesophagus.

Fig. 11. Körperchen der Körperflüssigkeit.

*a*, Pigmentzellen,  
*b*, gestreifte Zellen,  
*c*, Spermatozoen,  
*d*, encystirte Körperchen der Perivisceralhöhle.

Fig. 12. Gehirn- und Bauchstrang.

*oe*, Oesophagus.

Fig. 13. Ein Stück Bauchstrang, stark vergrössert.

Fig. 14. Schwanzende des Bauchstranges.

#### Tafel XXII.

Fig. 1. Querschnitt eines Hautstückes in der Gegend des Drüsengürtels.

*ct*, Cuticula,  
*ca*, Canälchen der Hautdrüsen *dr*,  
*hd*, Hypodermis.

Fig. 2. Längsschnitt durch die Körperwand und den Darm.

*c*, Cuticula,  
*hd*, Hypodermis,  
*pm*, Quermuskelschicht mit dem Pigment,  
*lm*, Längsmuskulatur der Körperwand,  
*ds*, Dissepimente mit epithelartigen Zellenanhängen,  
*pt*, Peritoneum,  
*p*, Pigmentkörperchen,  
*r*, Darmhöhle,  
*vb*, Flimmerhaare der *a* inneren Epithellage,  
*b*, Haut zwischen dem Epithel und dem  
*c*, Längsgefäße,  
*d*, längliche Muskulatur,  
*e*, braune Zellen des Darmes.

Fig. 3. Braune Zellen, stärker vergrössert.

Fig. 4. Epithelzellen des Darmes.

Fig. 5. Ein Stück des Rückengefäßes mit einem Seitengefäße.

*ta*, Tunica adventitia mit granulösen Körperchen *c* und Pigment *p* bedeckt,  
*tm*, Muskelschicht des Rückengefäßes.

Fig. 6. Innere Lage der Geschlechtsorgane. Der Körper ist an der Rückenseite aufgeschnitten und die Körperwand zu beiden Seiten zurückgelegt. Der Darm und die Gefäße sind weggelassen. Die Zahlen deuten das betreffende Segment an.

*n*, Bauchstrang,  
*t*, Hoden,  
*vd*, Samenleiter mit *gm*, Schleimdrüsen,

*at*, Atrium,

*rs*, Samentasche,

*o*, Ei,

*ovd*, Eileiter,

*g.alb*, Eiweissdrüse,

Fig. 7. Stück eines Ovariums.

Fig. 8. Eine Eikapsel in der natürl. Grösse an einer Pflanze befestigt.

Fig. 9. Dieselbe vergrössert.

Fig. 10. Aeussere Structur der Eikapsel.

Fig. 11. Eine Eikapsel mit Embryonen.

### Tafel XXIII.

Fig. 1. Vier Segmente der mittleren Partie des Körpers.

*Bb*, Bauchborsten,

*dr*, drüsige Anfangstheile der Segmentalorgane,

*fe*, äussere Oeffnungen der Segmentalorgane.

Fig. 2. Isolirtes Segmentalorgan.

*wt*, wimpernder Trichter desselben,

*dr*, drüsige Partie,

*ds*, Septum,

*dm*, Haut,

*ll*, Längsfurche der Bauchseite,

*fe*, äussere Oeffnung des Segmentalorganes.

Fig. 3. Segmente des Körpers, in welchen sich die Geschlechtsorgane befinden, mit äusseren Oeffnungen derselben.

*rs*, Samentasche,

*g.alb*, Eiweissdrüse,

*v.d*, Samenleiter,

*ovd*, Eileiter,

*n*, Bauchstrang.

Fig. 4—13. Entwicklungsstadien der Spermatozoen.

Fig. 14. Umgebung der äusseren Oeffnung eines Samenleiters.

*g.m*, durch die Haut durchschimmernde Schleimdrüsen,

*a.g*, deren Oeffnungen nach Aussen,

*pa*, Papillen,

*dr* u. *dr'*, zwei Kreise der Drüsen,

*vd*, äussere Oeffnung eines Samenleiters.

Fig. 15. Ein Eileiter.

Fig. 16. Umgebung der äusseren Oeffnung desselben.

*11*, *12*, Intersegmentalfurche des 12. und 13. Segments.

*dr*, Drüsen,

*ovd*, äussere Oeffnung eines Eileiters.

Fig. 17. Eiweissdrüse,

*gd*, grosse Drüsen,

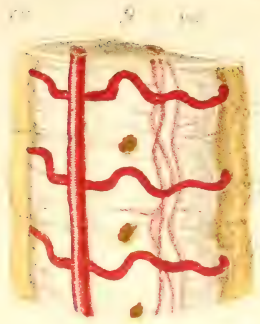
*kd*, kleine Drüsen,

*ep*, Epithel,

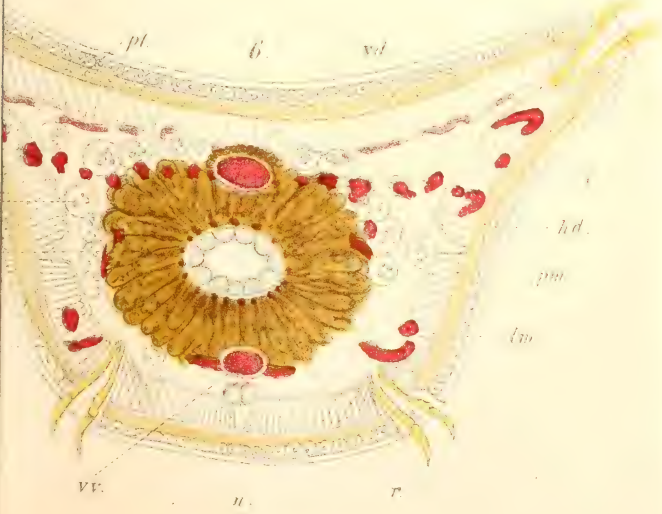
*ca*, Canälchen der Drüsen,

*ka*, Canal der Eiweissdrüse,





14

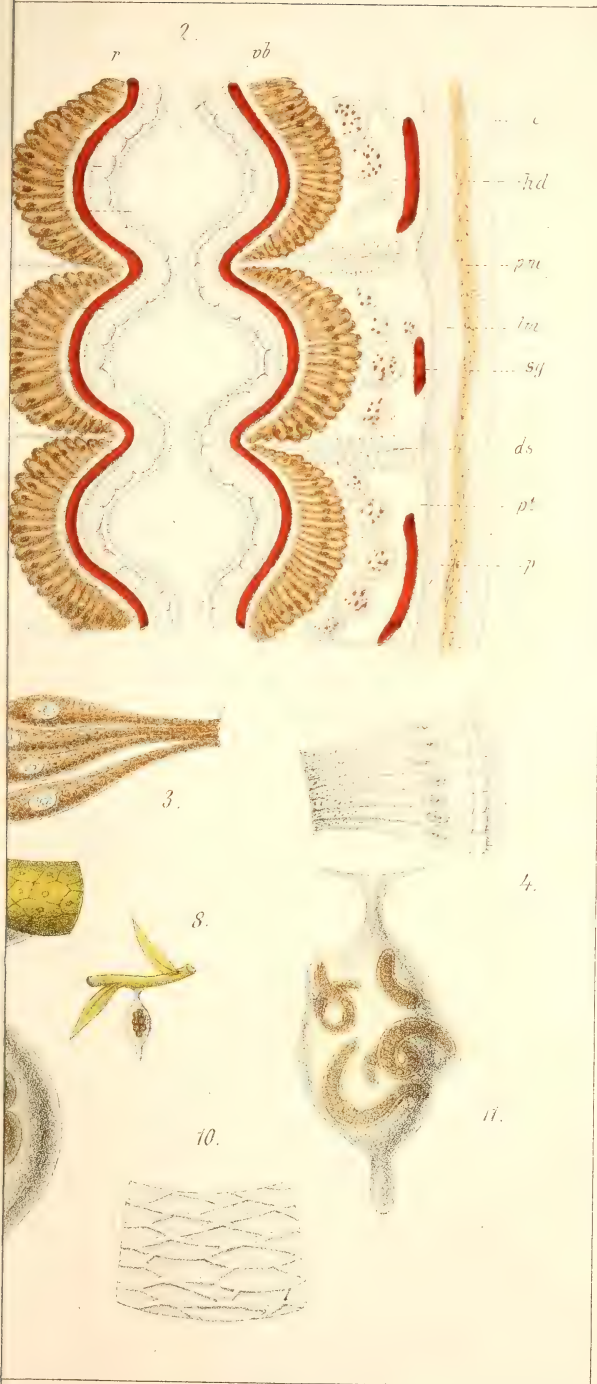








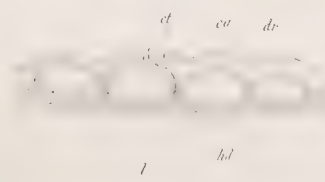




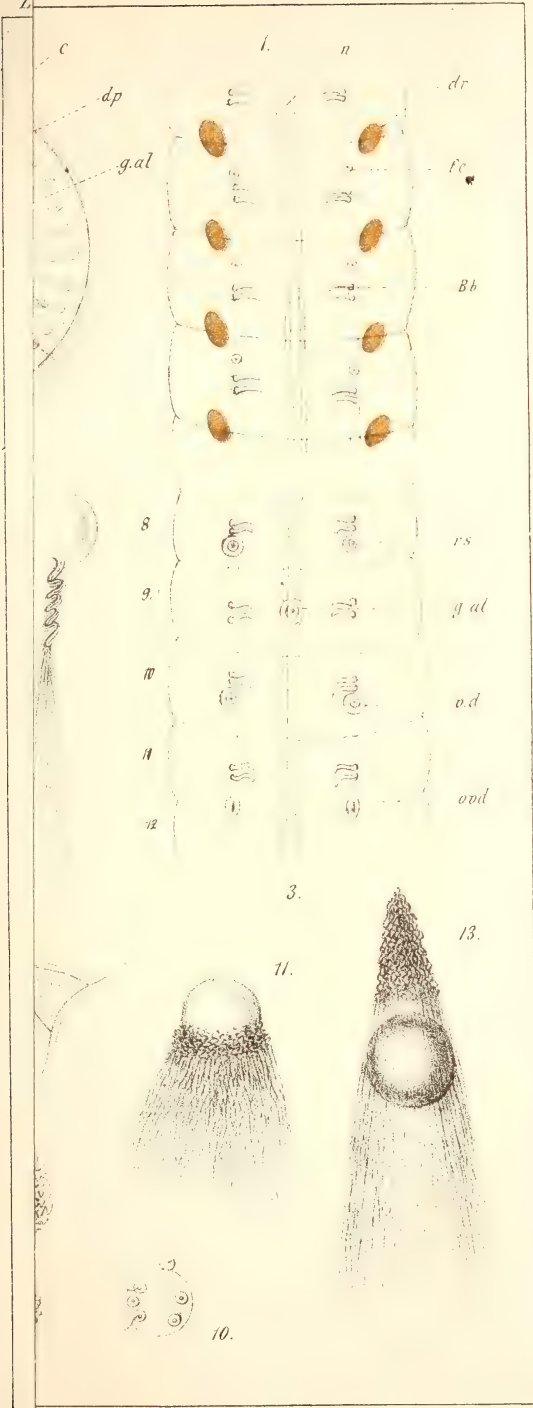




7

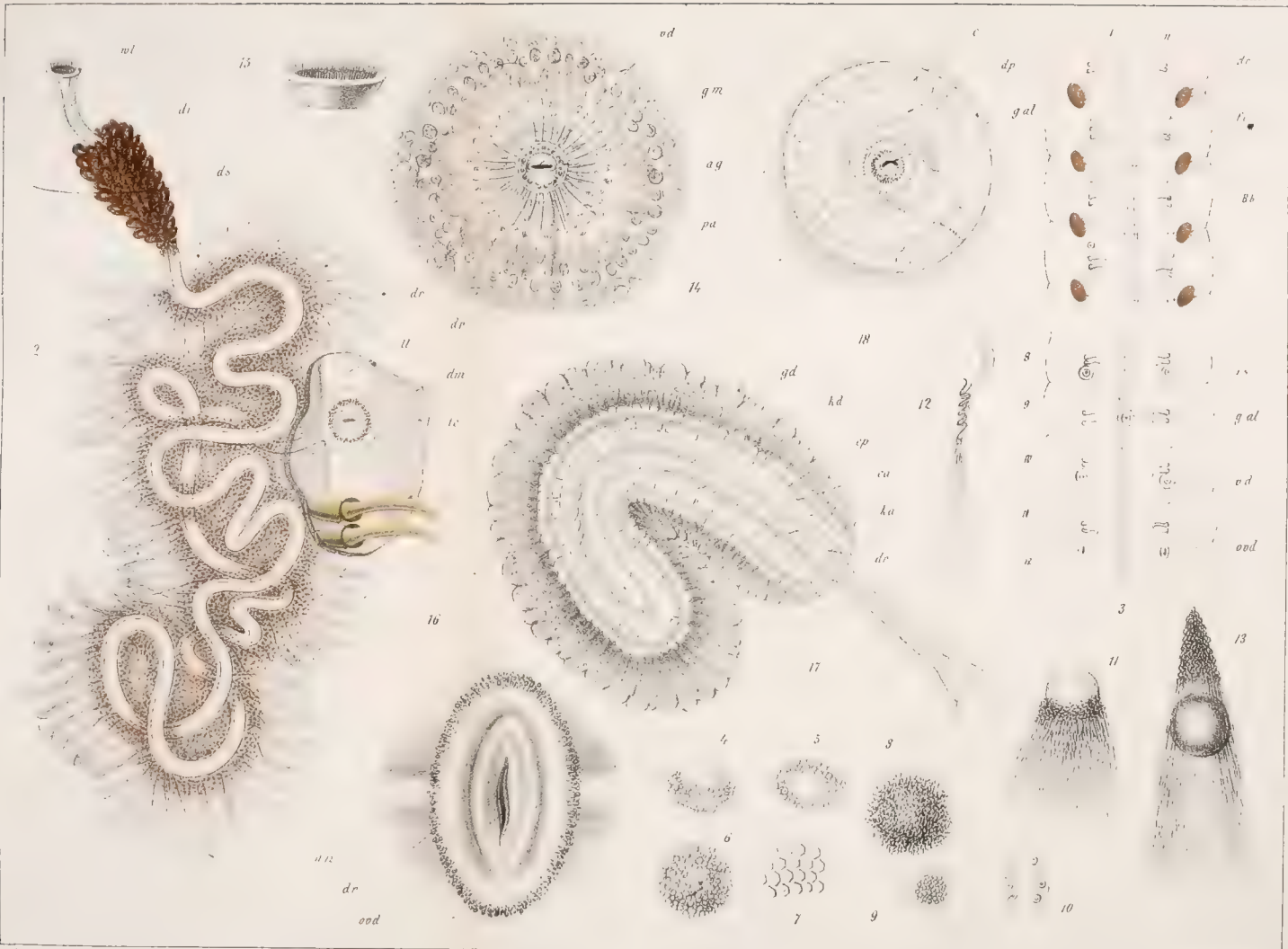










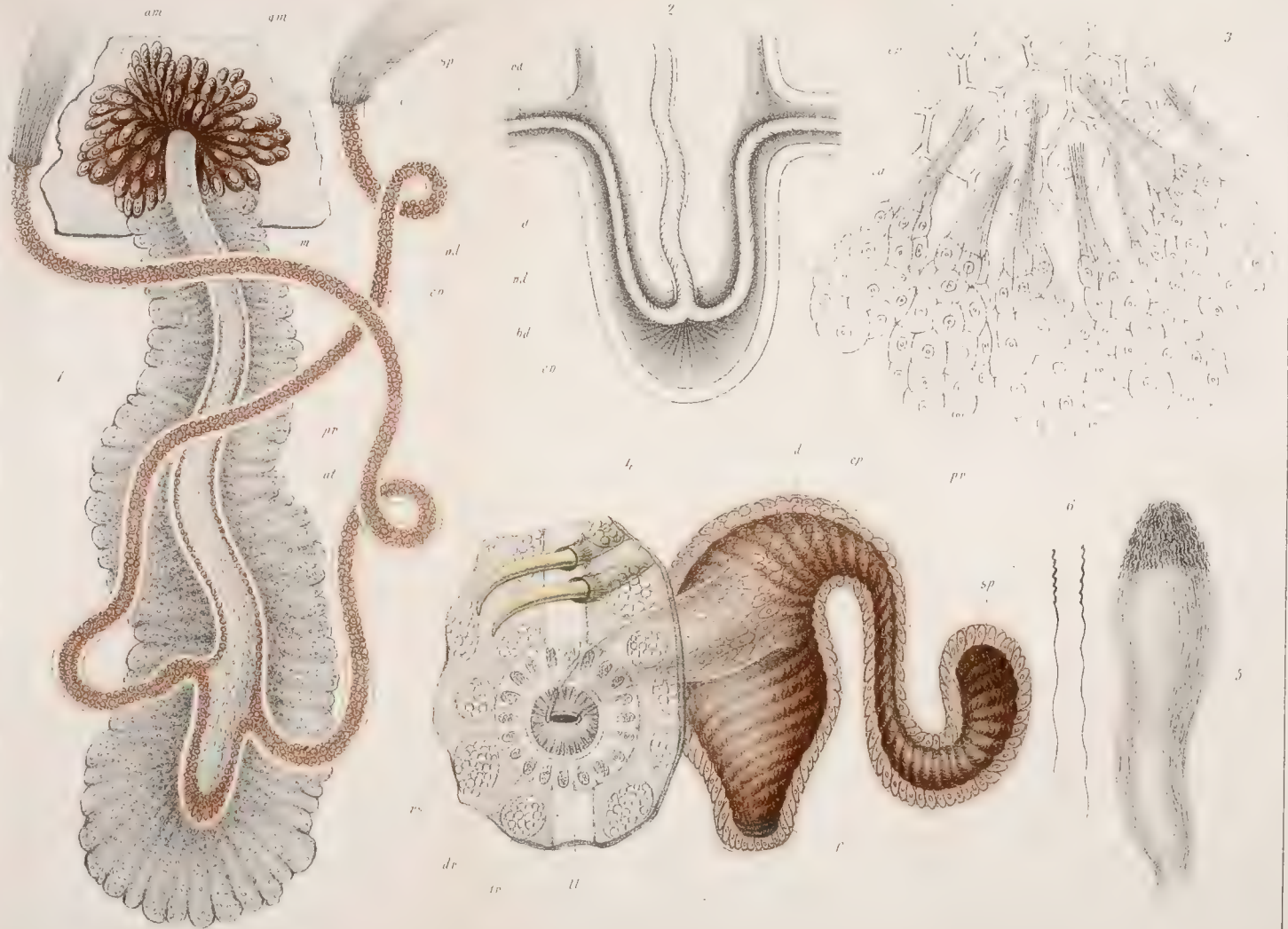
















*dr*, drüsige Wand derselben,  
*a*, äussere Oeffnung derselben.

Fig. 48. Umgebung der äusseren Oeffnung der Eiweissdrüse.

*c*, Kreis der Drüschchen,  
*dp*, dichotomische Papillen,  
*g.alb*, äussere Oeffnung der Eiweissdrüse.

**Taf. XXIV.**

Fig. 1. Eine Hälfte des männlichen Geschlechtsapparates von *Rhynchelmis Limosella Hoffm.*, in der natürlichen Lage, stark vergrössert.

*sp*, Spermatozoen,  
*c*, wimpernde Härchen,  
*vd*, Samenleiter,  
*ep*, Epithel desselben,  
*pr*, Prostata,  
*at*, Atrium,  
*gm*, Schleimdrüsen,  
*dm*, Stück der Haut.

Fig. 2. Hinteres Ende des Atriums, 180mal vergrössert, um zu zeigen, wie die Samenleiter in das Atrium einmünden.

*ep*, Epithel des Atriums,  
*bd*, drüsige Zellenschicht,  
*vd*, Samengänge mit Flimmerepithel ausgekleidet,  
*d*, drüsige Schicht der weissen Zellen im Atrium.

Fig. 3. Oberfläche des Atriums mit den Prostatadrüsen nach Behandlung mit Pikrinsäure. Sehr stark vergrössert.

Fig. 4. Eine Samentasche.

*ep*, Epithel derselben,  
*d*, drüsige Schicht,  
*sp*, Spermatozoenbündel,  
*f*, vermuthliche Oeffnung der Samentasche in die Leibeshöhle,  
*rs*, Oeffnung der Samentasche nach Aussen,  
*dr*, glänzende Drüschchen rings um dieselbe,  
*dr'*, Drüsen der Haut,  
*ll*, Längsfurche der Bauchseite.

Fig. 5. Spermatozoenbündel aus den Samentaschen.

Fig. 6. Isolirte reife Spermatozoen.

---

# Zur Kenntniss der Organisation und des feinern Baues der Daphniden und verwandter Cladoceren.

Von

Prof. Dr. C. Claus in Wien.

---

Mit Tafel XXV — XXVIII.

---

Bekanntlich hat der Organismus der Cladoceren, deren pellucide Beschaffenheit die Untersuchung der lebendigen Organe und Gewebe so überaus begünstigt, in LEYDIG's<sup>1)</sup> umfassender Monographie eine eingehende und vortreffliche Bearbeitung erfahren. Indessen auch nach so gründlichen, mit reichen Ergebnissen verbundenen Studien bleibt eine Nachlese zu halten und der Nachfolger, der es unternimmt, diese für mikroskopische Forschung so ausgezeichneten Objecte von Neuem einer sorgfältigen Prüfung zu unterwerfen, wird nicht nur manche Lücke auszufüllen und hier und da irrthümliche Angaben zu beseitigen haben, sondern auch noch zu neuen und fruchtbaren Gesichtspuncten Anregung finden. Schon WEISMANN's<sup>2)</sup> Schrift über *Leptodora* hat die Wahrheit dieser Behauptung bewiesen, die wie ich hoffe auch durch die nachfolgenden, vornehmlich auf die Gattung *Daphnia* bezüglichen Mittheilungen bestätigt wird.

Bei dem Bestreben, durch möglichst eingehende Beobachtungen über die Organisation und Entwicklung von Repräsentanten aller Crustaceenordnungen für die Beurtheilung der natürlichen Verwandtschaft eine Basis zu gewinnen, hatte ich schon seit einigen Jahren Veranlassung, auch den Daphniden einige Aufmerksamkeit zuzuwenden. Ausser selteneren Formen, die mir nur gelegentlich zu Gesichte kamen, habe ich die einheimischen Arten der Gattung *Daphnia*,

1) FR. LEYDIG, Naturgeschichte der Daphniden. Tübingen 1860.

2) A. WEISMANN, Ueber Bau und Lebenserscheinungen von *Leptodora hyalina*. Leipzig 1874.



insbesondere aber die schöne und durchsichtige, bereits von KLUNZINGER<sup>1)</sup> mit grossem Erfolge untersuchte Daphnide näher studirt. Die letzt-erwähnte Form stammt allerdings nicht aus Lachen der Nilufer, sondern wurde aus eingetrocknetem Schlamm der Umgebung Jerusalems gezogen. Dem Fundorte nach würde dieselbe also eher auf BAIRD's<sup>2)</sup> höchst unzureichend beschriebene *D. Atkinsoni* zu beziehen sein, indessen stimmen die Angaben KLUNZINGER's über die ägyptische Daphnide so vortrefflich zu der Jerusalemer Form, dass ich über die Identität beider nicht im Zweifel bleiben konnte.

Allerdings handelt es sich nicht, wie der letztere Autor vermuthet, um die in Europa verbreitete *D. longispina*, die schon so oft zu Verwechslungen Anlass gegeben hat, sondern um eine von jener erst gesonderte Art, deren Erscheinung am nächsten an die einheimische *D. magna* erinnert.

Eine sofort in das Auge fallende Eigenthümlichkeit unterscheidet unsere Art jedoch sogleich von den verwandten Arten, insbesondere von *D. pulex* und *longispina*, es ist das Vorhandensein einer scharf ausgeprägten seitlichen Leiste<sup>3)</sup>, welche von dem zackig vorspringenden

1) KLUNZINGER, Einiges zur Anatomie der Daphnien nebst kurzen Bemerkungen über die Süswasserfauna der Umgegend Cairos. Diese Zeitschr. Bd. XIV.

2) BAIRD, On new species of Entomostracous Crustacea. Annals of nat. hist. III. Ser. Tom. IV. pag. 284. Taf. V, Fig. 2. Die oberflächliche Beschreibung dieser nur im weiblichen Geschlecht beobachteten Daphnide reicht zum sicheren Wiedererkennen schlechterdings nicht aus. Dasselbe gilt von der plumpen Abbildung, die man auf eine Reihe von Arten beziehen könnte.

3) Zur Unterscheidung von *Daphnia magna*, mit der die Daphnie des Orients am nächsten verwandt ist, mögen folgende Anhaltspunkte dienen: Zunächst die Gestalt des Postabdomens, welchem der charakteristische anale Ausschnitt fehlt. Die beiden Endstacheln (Furcalstücke) sind dicker und kürzer als bei *D. magna*, indessen sehr ähnlich wenngleich etwas kräftiger gekämmt. Nun folgen 8 bis 11 Paare schwacher Haken, von denen bei grossen Exemplaren die letzten unregelmässig gestellt sind. Die Bedornung der hintern Seitenflächen des Postabdomens ist wiederum viel stärker als bei jener Art. Von den vier Fortsätzen am Rücken des Abdomens sind die beiden obern zipfelförmig, der erste sehr lang und vorwärts gewendet, der zweite viel dicker und kürzer sowie stark behaart; der dritte und vierte bleiben langgestreckte flache Erhebungen, während sie bei *D. magna* als kurze dicke Höcker vorspringen und eine sehr dicke kurze Behaarung tragen. Eine andere Abweichung spricht sich in Zahl und Lage der grossen Ganglienzellen des Nackenorgans aus, die bei *D. magna* zahlreicher sind und mehr den Rand des Kopfdaches einhalten. Sehr bestimmt ausgesprochen ist endlich der Unterschied in der Form der Schalendrüse, deren hintere Schleife bei *D. magna* gerade gestreckt, bei unserer Form winklig nach hinten umgebogen und stark verlängert ist. KLUNZINGER hat bereits diese charakteristische Form der Schalendrüse ausreichend kenntlich dargestellt. Die kleinen Männchen (Fig. 2) gleichen am meisten denen

Ende des Kopfdachs an der Einlenkungsstelle der Mandibel beginnt und längs der Schale bis weit nach hinten herabläuft (Fig. 1 und 5 *Cr*); auch bleibt die flache Umrandung, welche vom Ende des Kopfdachs nach dem Rücken zieht und die kapuzenförmige Figur an der Schale erzeugt, dem Kopfe sehr genähert. Doch ist dies ein auch für *D. magna* zu treffendes Merkmal, deren Schale in früher Jugend auch ein Rudiment der Seitenleiste in Form einer Stachelreihe aufweist, welche von den spitzen Enden einer Reihe rautenförmiger Felder erzeugt wird. Neuerdings habe ich sogar eine Varietät von *D. magna* in der Umgebung Wiens aufgefunden, welche diese seitliche Leiste im ausgebildeten Zustand bewahrt und somit unserer Daphnide auch in der äussern Erscheinung sehr nahe steht.

Die äussere Körperbedeckung von *Daphnia similis*, wie ich die näher untersuchte Art benennen werde, bietet eine ganz ähnliche aus Rauten und unregelmässigen Vielecken gebildete Sculptur, wie wir sie bei der einheimischen *D. pulex*, *longispina* und *magna* beobachten. Die Vielecke finden sich vornehmlich am Kopf und dem angrenzenden Schalentheil, während die regelmässigen Rauten in schrägen Linien über die Seitenflächen der Schalenflügel hinziehen (Fig. 3). Sehr ähnlich gestaltet sich auch die Bedornung längs des Rückenkammes und des Schalenrandes, der nach innen lippenartig umgeschlagen erscheint und noch einen innern Saum von schwächern Dornen und Haaren trägt, welche besonders reich und dicht befiedert an der vordern Ausbuchtung der Schale des Männchens auftreten (Fig 2). Wenn LEYDIG glaubt, dass die felderartigen Zeichnungen, welche wir so regelmässig an der Cuticula der Daphniden beobachten, von Ausnahmen wie der Bildung des *Ephippium*s abgesehen, mit der unterliegenden Zellenlage nichts zu schaffen haben, so möchte ich doch nach zahlreichen an verschiedenen Daphnidenarten gemachten Beobachtungen nicht gleicher Ansicht sein, diese Sculptur vielmehr auch noch an andern Stellen als Ausdruck der Zellenumgrenzungen der unterliegenden subcuticularen Matrix betrachten. Allerdings gelingt es nicht immer die Beziehung derselben direct nachzuweisen, am wenigsten an den Theilen der Schale, an welchen die strahlenförmig befestigten Stützbalkchen in dichter Häufung auftreten. Dagegen beobachtet man besonders deutlich am Kopf und am obern Schalentheil unter jedem polygonalen Felde einen, hier und da auch zwei Kerne von einem Protoplasmahof umgeben,

von *D. pulex*. Ueberall finde ich und auch bei den grössten circa 4 Mm. langen Weibchen den Schalenstachel mit seinen 4 Dornreihen sehr mächtig entwickelt, während derselbe bei *D. magna* mit zunehmender Grösse schwächer wird und ganz verkümmern kann.



während den scharf markirten schwach leistenförmig vorspringenden Umrissen der Felder noch ein innerer Hof verdickter Cuticularsubstanz anliegt (Fig. 4). Das Bild erinnert bei Betrachtung der Oberfläche auffallend an das Verhältniss der Knorpelkapseln zu den Knorpelzellen, mit dem Unterschied freilich, dass es sich hier um eine einseitige Ausscheidung des Protoplasmas nach der freien Fläche hin handelt. Die Grenzen der aneinanderliegenden vielgestaltigen und theilweise durch Kerntheilung in Vermehrung begriffenen Zellen betrachte ich als massgebend für die Gestaltung der cuticularen Sculptur, deren Leisten und Vorsprünge überall da entstehen müssen, wo die Ausscheidung in besonders verstärktem Maasse stattgefunden hat, also wohl in erster Linie in der Umgebung der Berührungsstellen aneinanderstossender Elemente. Die Unregelmässigkeit der polygonalen Sculptur und die verschiedene Grösse der Felder würde sich aus der Ungleichheit und der gelegentlichen Propagation benachbarter Zellen, das Auftreten von Stacheln meist durch Verlängerung einer vorspringenden Rautenecke erklären.

Die zur Bildung des Ehippiums auftretende Wucherung des subcuticularen Gewebes ist in gleicher Weise auf eine lebhafte Vermehrung der Matricalzellen zurückzuführen, welche zu dichtgedrängten kleinen Cylinderzellen werden. So erklärt sich unmittelbar die relativ regelmässige engmaschige Felderung, welche die cuticulare Schalenverdickung des Ehippiums characterisirt. Während bei *Daphnia* die peripherischen Felder eine fein poröse Sculptur erhalten, zeichnet sich die viel stärker verdickte centrale Partie des Sattels an jeder Schalenfläche durch die tiefen Gruben ihrer Facetten aus. An der zarteren Innenlamelle der Ehippialschale, welche das Ei unmittelbar umlagert, gewinnt die Sculptur einen andern Character, indem grosse unregelmässig rhombische Felder mit grossen Poren an Stelle der kleinen Facetten der Aussenfläche auftreten. Ganz anders verhält sich der Sattel bei *Moina brachiata*, indem hier gerade der peripherische Theil stark verdickt und durch pallisadenförmig verlängerte Cylinderzellen seine polygonale Sculptur empfängt, während die dünnere centrale Partie, welche den Raum zur Aufnahme des Eies umgrenzt, vielfach gerunzelt und gefaltet erscheint.

Aehnliche Cylinderzellen, wie sie die Matrix des in der Bildung begriffenen Sattels enthält, bekleiden den rechten und linken Rand des untern trigonalen Schnabelfeldes von der Insertion der Oberlippe an bis fast zur Spitze (Fig. 9 Dz). Allerdings sind die Zellen grösser und machen fast den Eindruck von einzelligen Hautdrüsen; da sie jedoch nicht mittelst Poren ausmünden, vielmehr unter stark verdickten Cuticularfeldern liegen, möchten sie kaum in anderm Sinne als in dem



von Matricalzellen gedeutet werden können. Dieselben Reihen von Säulenzellen kehren auch bei den mehrfach genannten einheimischen Daphniaarten wieder.

Die morphologische Deutung des Daphnidenleibes ergibt sich, wie mir scheint, ohne grosse Schwierigkeit, da sich auch im ausgewachsenen Zustand Reste der ursprünglichen Gliederung erhalten haben. Der auf den frei vorstehenden Kopf folgende Abschnitt, von welchem die Schalenduplicatur ihren Ursprung nimmt, war von LEYDIG als Thorax bezeichnet worden. Derselbe entspricht der Region der Kiefer- (Maxillar-) segmente (secundäre Kopftheil) nebst dem mit derselben verschmolzenen Segmente des vordern Fusspaares, dessen Rückentheil die hintere beziehungsweise untere Umgebung des Herzens bezeichnet. In wie weit auch das nachfolgende Segment des Thorax auf diesen Abschnitt mit eingezogen werden muss, könnte zweifelhaft sein, indessen glaube ich aus der Gliederung, welche Integument und Rückenmuskulatur des frei in der Schale beweglichen Rumpfes bietet, schliessen zu dürfen, dass auch das zweite Segment zur Bildung der untern Umgrenzung der Herzgegend verwendet worden ist. Dies geht auch aus der weit vorgerückten Lage der beiden vordern Beinpaare und deren Muskulatur hervor. Freilich entspringen auch die langen Muskelbündel des dritten und vierten Beinpaares unmittelbar unter der Schalendrüse vor dem Herzen, indessen sind unterhalb desselben die dorsalen Grenzen der bezüglichen Segmente sowohl durch Faltungen der Haut als durch transversale Muskelzüge und durch Unterbrechungen der Längsmuskulatur des Rückens über allen Zweifel nachweisbar (Fig. 1 und 2). Am schärfsten erkennt man stets die Grenzen des langgestreckten fünften Thoracalsegmentes (*Th. S<sup>5</sup>*) mit dem kleinen reducirten Bein des fünften Paares (*F<sup>V</sup>*) an seinem untern Rande, und auch ventralwärts vermag man den Saum dieses langen Segments wohl zu finden. Beträchtlich kürzer ist der Rückenrand des vorausgehenden vierten und ebenso des dritten Segments besonders im weiblichen Geschlecht. Eine ganz ähnliche Gliederung wiederholt sich in der Gruppe der Lynceiden (Fig. 21).

Das Abdomen entspricht dem gekrümmten, ventralwärts umgeschlagenen Leibesabschnitt, an dessen Rückenwand sich die Zipfel und Höcker zum Abschluss des Brutraums erheben. Im jugendlichen Alter, bevor die letztern hervorgewachsen sind, erscheint dasselbe minder gekrümmt, und gleiches gilt für das ausgewachsene Männchen, welches jener Erhebungen entbehrt. Man sieht nun sofort, dass es sich hier um drei Segmente handelt, von denen die beiden vordern, welche die zwei langen Zipfel erzeugen, an ganz jungen Thieren in geradliniger Ver-

längerung des Thorax liegen, während sich das langgestreckte dritte mit zwei frühzeitig auftretenden Aufwulstungen schräg nach vorn wendet. Die Einbuchtungen des Integumentes sowie der Verlauf der Rückenmuskulatur lässt keinen Zweifel, dass wir es mit drei bestimmt ausgeprägten Segmenten zu thun haben, auf welche der mit 2 Tastborsten beginnende Endabschnitt des Abdomens, wenn wir wollen das Postabdomen mit seinen beiden terminalen Furcalhaken folgt. Bei *Sida* und verwandten Cladoceren mit 6 Beinpaaren wird ebenso wie bei *Eurycercus lamellatus* unter den Lynceiden das letzte sehr langgestreckte Segment des Thorax auch das sechste Beinpaar tragen und wahrscheinlich zwei Segmente haben zur Sonderung gelangen lassen. Die drei Segmente des Abdomens, an denen die Bildung der Zipfel des Brutraums unterblieb, haben eine gestrecktere Form bewahrt. Offenbar aber ist das Abdomen der Daphniden und Lynceiden den Estheriden gegenüber ein vereinfachter und seiner ursprünglichen Gliedmassenanlagen verlustig gegangener Körpertheil. Bei den Estheriden folgt auf den die zahlreichen Beinpaare tragenden Mittel Leib unmittelbar die dem sog. Postabdomen der Daphniden entsprechende Region, welche mit den charakteristischen beiden Tastborsten beginnt und mit den zwei mehr oder minder gekrümmten Haken endet. Dass die letztern die Furcalfortsätze sind, ergibt sich aus jungen Estheridenlarven mit aller Sicherheit, wie überhaupt die letztern eine Reihe von Aufklärungen<sup>1)</sup> zum Verständniss des Daphnidenbaues geben.

Von Interesse scheint mir die Analogie, welche das Postabdomen der Daphniden und überhaupt der schalentragenden Phyllopoden in Gestalt und Function mit dem Hinterleibsende der marinen Ostracoden (*Cypridina*, *Halocypris* etc.) bietet. Morphologisch handelt es sich in beiden Fällen um ganz verschiedene Bildungen, die auf dem Wege analoger Anpassungen zu ähnlichen Formverhältnissen führten. Bei den Cytheriden ergibt sich der umgeschlagene gespaltene Endabschnitt des Hinterleibes unmittelbar als Aequivalent der Furcalstücke, und gleiches gilt für das sog. Postabdomen von *Cypris*, deren Larven über die Richtigkeit jener Deutung keinen Zweifel lassen. Die beiden extremitätenähnlichen Stäbe von *Cypris* mit ihren Dornen und Borsten entsprechen den Endhaken am Postabdomen der Cladoceren,

1) Ich habe diese Verhältnisse an einem andern Orte ausführlicher erörtert und erlaube mir hier nur auf den dort gegebenen Versuch hinzuweisen, die Cladoceren von Jugendformen der Estheriden aus zu erklären und abzuleiten. Vergl. C. Claus. Untersuchungen zur Erforschung der genealogischen Grundlage des Crustaceensystems. Ein Beitrag zur Descendenzlehre. C. Gerold etc. Wien 1876.



welcher in manchen Fällen (*Sida*, *Daphnella*) sehr starke secundäre Dornen und Haken erzeugen kann. Denken wir uns beide medianwärts verschmolzen so erhalten wir die terminale Endplatte der Cypridinen und Verwandten mit ihren Doppelreihen von Hakenborsten am Hinterrande. So ähnlich dieselbe auch dem sog. Postabdomen der Daphniden und Estheriden sein kann, so verschieden ist die morphologische Zurückführung beider Körpertheile. Im letztern Falle handelt es sich um den ganzen Endabschnitt des Leibes mit Enddarm und After, der bei den Cypridiniden natürlich oberhalb der aus der Furca hervorgegangenen Endplatte liegen muss.

Von den Gliedmassen bedürfen die Antennen und Mundwerkzeuge kaum einer erneuerten Besprechung. Auffallend war es mir seither am zweiten Antennenpaare bei keiner Cladocere einen Ueberrest des schleifenförmigen Drüsenpaares zu beobachten, den wir bei den Estheriden lange Zeit im Larvenleben erhalten finden. Von den Maxillen will ich nur bemerken, dass sie fast genau wie bei *D. magna* gestaltet und an ihrem Endstück unterhalb einer schwachen Terminalborste mit 3 starken Hakenborsten bewaffnet sind (Fig. 29).

Etwas länger glaube ich bei den nicht so leicht und unmittelbar verständlichen Fusspaaren verweilen zu müssen, zumal die seitherigen Darstellungen derselben noch einige Lücken enthalten. Am genauesten und sorgfältigsten haben LILLJENBORG und KLUNZINGER die Daphnidenbeine untersucht, und ich vermag insbesondere die Beschreibung und Deutung des letztern Autors der Hauptsache nach zu bestätigen. Will man die in den einzelnen Gattungen so sehr abweichenden Fusspaare der Cladoceren auf die der Branchiopoden zurückführen, so hat man ohne alle Frage die Gattung *Sida*<sup>1)</sup> als Ausgangspunct zu nehmen, deren Extremitäten mit denen der Estheriden bis auf den daphnidenähnlichen Aussenast nahe übereinstimmen und auch untereinander überaus gleichartig bleiben. Am weitesten aber entfernen sich die Extremitäten der Polyphemiden und Leptodoriden, bei denen sämtliche Beine mehr oder minder gestreckte Greiffüsse werden. Offenbar führt diese einseitige im äussersten Extrem bei *Leptodora* durchgeführte Umgestaltung von der primären Extremitätenform der Phyllopoden am weitesten ab. Schon aus diesem Umstand ergibt sich die völlige Unhaltbarkeit der von WEISMANN verfochtenen Auffassung, nach welcher *Leptodora* als eine Art Urdaphnide zu betrachten sei und als Ausgangspunct zur Ableitung des Cladocerenorganismus dienen könne. Auf Grund der an einem andern Orte ver-

1) Dieselbe besitzt wie ich finde auch zeitlebens ein zweites Maxillenpaar.



suchten Ableitung glaube ich in der *Leptodora* vielmehr ein extrem-aberrantes Glied der Cladoceren zu erkennen. Die bedeutende Streckung des langsegmentirten Abdomens ist sicher in gleicher Weise als secundärer Character aufzufassen, wengleich die gerade Haltung dieses Körpertheils sowie die einfache Form der Furca an primitive Zustände erinnert. (Vergleiche die Estherialarven.)

Nicht ohne Bedeutung für das Verständniss der Polyphemidengliedmassen scheint mir die Thatsache, dass bei zahlreichen Cladocerengattungen das vordere Fusspaar sich der gestreckten mehr cylindrischen Form eines Greiffusses nähert. Solches trifft auch für *Daphnia* zu (Fig. 24), deren conisch gestreckter Vorderfuss zwar das Branchialsäckchen bewahrt, den blattförmigen Aussenast jedoch verloren zu haben scheint, falls nicht das Endglied als solcher zu deuten ist. An den 5 Gliedern, welche dem Stamm und Innenast zugehören, treten die Lappenfortsätze vollständig zurück, die Einschnitte des mit Greifborsten besetzten Innenrandes grenzen die niedrigen Vorsprünge der Glieder ab, von denen das Endglied vollkommen cylindrisch ist, das Basalglied mit seinen fächerständigen Borsten offenbar dem Coxallappen entspricht. Im männlichen Geschlecht (Fig. 24') gestaltet sich das Ende dieses vordern Beinpaares ganz ähnlich wie bei den Estheriden zu einem Greifapparat um; das Endglied läuft in die lange säbelförmige Tastborste aus, während das vorletzte Glied einen fingerförmig gebogenen Haken trägt, zu dem noch eine sichelähnlich gekrümmte Hakenborste hinzukommt. Das zweite Fusspaar, dessen Bau die nöthigen Anhaltspunkte zum Verständniss der nachfolgenden Paare liefert, zeichnet sich durch die Grösse seiner fächerförmigen Coxalplatte aus. Stamm und Innenast besitzen noch eine gestreckte Form und lassen mit Einschluss des Coxallappens 5 Glieder unterscheiden (Fig. 25). Der Aussenast entspringt dorsalwärts oberhalb des Branchialsäckchens und erscheint als ein cylindrischer mit Härchen besetzter Anhang, dessen Ende in zwei lange Borsten ausläuft. Denken wir uns den Maxillar- oder Coxallappen mächtig vergrössert, über den Stamm ausgedehnt, ferner den Innenast reducirt und den äussern Ast (sog. Branchialanhang) zu einer quadratischen mit starken Borsten besetzten Platte verbreitert, so erhalten wir die eigenthümliche Gestalt des dritten und vierten Daphnidenbeines (Fig. 26 und 27). Der grosse langgestreckte Innenlappen (*CL*), dessen borstenumsäumter Rand meist einwärts umgeschlagen liegt, dient weniger zur Athmung als zur Nahrungszufuhr, indem derselbe, wie KLUNZINGER bereits vollkommen richtig hervorhebt, den am Bauche zwischen den Füßen von hinten nach vorn laufenden Wasserstrom regulirt. Am dritten Fuss-

paar erreicht dieser innere Strudellappen die bedeutendste Länge, und an seinem obern Ende folgt etwas verdeckt der verkümmerte und umgebogene Innenast mit drei deutlich gesonderten Gliedern (Fig. 26'). An dem vierten Beinpaare bleibt der Innenast ganz verkümmert und reducirt sich auf einen kleinen mit mehreren Borsten besetzten Stummel, an dem ich mich vergebens bemühte, Reste einer Gliederung nachzuweisen. Auch der äussere oder dorsale Theil des Stammes erscheint in Form eines schmalen am Rande fein behaarten Lappens erhoben und erstreckt sich besonders am vierten Beinpaare weit abwärts bis zum Ende des Kiemensäckchens. Für das ganz abweichend gestaltete fünfte Beinpaar endlich (Fig. 28) giebt die Lage des Kiemensäckchens Anhaltspuncte zur Deutung der Lappen und Fortsätze, in der ich mich KLUNZINGER vollkommen anschliesse. Das an allen Beinen vorhandene Kiemensäckchen dürfte, wie ich jetzt nach genaueren Beobachtungen glaube behaupten zu können, auch seiner Function nach mit Recht diesen Namen führen, da dasselbe nicht nur mit Blut strotzend erfüllt ist und eine lebhafte Strömung des Blutes in seinem Lumen aufweist, sondern auch durch eine bestimmte von der Umgebung wohl unterschiedene Structur seiner Wandung zeigt. An den vordern Beinpaaren von conisch herzförmiger Gestalt wird es an dem fünften Paare quer walzenförmig (Fig. 14) und zwar in Folge der Entfernung der beiden basalen Ostien, zwischen welche die Substanz des Stamm-lappens mit den Muskelinserktionen wie eingekeilt vorspringt. Von dieser hebt sich die Cuticularbegrenzung des Kiemensäckchens in scharfer Begrenzung ab. Denken wir uns die beiden Oeffnungen, die distale zur Einströmung des Blutes und die proximale (der Insertion des Beines am Körper zugewendete) zum Abfluss des Blutes dienende Oeffnung einander genähert, die Walze um den einspringenden Keil stärker gekrümmt, zugleich den untern Rand mehr conisch zugespitzt, so erhalten wir die herzförmigen Kiemenbeutelchen der vorausgehenden Gliedmassenpaare. Die Hypodermis der Kiemensäckchen zeigt stets eine ganz charakteristische und eigenthümliche Structur, welche an den gebogenen Grenzlinien desselben in scharfer Abgrenzung aufhört. Es sind sehr grosse Zellen mit verhältnissmässig kleinen rundlichen Kernbläschen, um die sich eine Unzahl kleiner gestreckter Körperchen meist in unregelmässig dendritischen Figuren gruppieren. Jene Gebilde erinnern an die von WEISMANN in den Zellen der Schalendrüse beobachteten Cylinderchen (mit deren Structur die Function der Schalendrüse als Harnorgan in Verbindung gebracht wurde). Die Grenzlinien der grossen Zellen, welche eine gleichmässig dicke gestreifte Schicht unter der Cuticula veranlassen, werden erst beim Absterben des Thieres oder bei Zu-



satz verschiedener Reagentien z. B. Ueberosmiumsäure deutlich und markiren sich als unregelmässig gewellte Bogenlinien.

Ziemlich regelmässig liegen an der Kiemenbasis zwischen beiden weiten Ostien mehrere grosse Zellen, die mit grösseren und kleineren Fettkugeln gefüllt, denen auch in dem Stamme der Fusspaare längs der Muskulatur sich hinziehende Fettkörper zugehören. Bei schlecht genährten Thieren schwinden die Fettkügelchen und man findet überaus zarte Zellen mit hellem Protoplasma, welche wohl an einzellige Drüsen erinnern, deren Vorhandensein LEYDIG<sup>1)</sup> in der That für die Basis der Kiemensäckchen hervorhebt.

Unter allen Organsystemen der Daphniden möchte das Nervensystem am unvollständigsten gekannt sein und genaue Untersuchungen desselben noch manche Detailbereicherung unserer Kenntniss in Aussicht stellen. Aber freilich sind manche Abschnitte desselben, insbesondere die unterhalb des Schlundes liegenden Centren der Beobachtung so schwer zugänglich, dass nicht einmal LEYDIG die Bauchganglienreihe zu beobachten im Stande war, ihr Vorhandensein vielmehr nur vermuthete. Erst KLUNZINGER gelang es, nachdem übrigens schon vorher das Bauchmark von Evadne<sup>2)</sup> bekannt geworden war, die Ganglienreihe von Daphnia wenn auch nicht vollständig und im Zusammenhang mit dem Gehirn zu isoliren und abzubilden. Indessen ist der die Mundwerkzeuge versorgende Abschnitt bislang überhaupt noch nicht verfolgt und selbst an den leichter zu präparirenden Gattungen Sida<sup>3)</sup> und Leptodora<sup>4)</sup> noch unbekannt.

LEYDIG beschreibt das Gehirn als aus einem rechten und linken Lappen gebildet, die so nahe gerückt seien, dass nur eine seichte mittlere Vertiefung ihre Grenze ausdrückt. Ich finde dem gegenüber am isolirten Gehirn grosser Daphnien (*D. magna, similis, pulex*) einen ganz ansehnlichen Zwischenabschnitt, welcher der Breite jedes Seitenlappens etwa gleichkommt und keineswegs ausschliesslich die Bedeutung einer Querbrücke hat, sondern selbstständige Centren in sich einschliesst. Von diesem unpaaren Abschnitt entspringen auch die Nerven des unpaaren Auges und des frontalen Sinnesorganes, sowie die starken Nervenpaare, welche nach der Nackengegend ziehen und hier mit den grossen Ganglienzellen unter der Haut enden (Fig. 9 HG, Fig. 10 N'). Die Seitenlappen gehen mit ihren obern Schenkeln dorsal-

1) Vergl. FR. LEYDIG, l. c. pag. 462 Taf. I., Fig. 426.

2) CLAUS, Würzb. nat. Zeitsch. Bd. III. 1862.

3) G. O. SARS, Norges Ferskvandskrebssdyr I. Cladocera Ctenopoda. Christiania 1865.

4) Vergl. P. E. MÜLLER, N. WAGNER, WEISMANN.



wärts in die kurzen breiten Stämme des Ganglion opticum über, während der zarte Antennennerv weit abwärts auf einer kleinen ventralen Erhebung entspringt (NA').

Die Sehnerven, wenn auch als wahre Fortsätze des Gehirns entstanden, sind doch keineswegs wie LEYDIG hervorhebt, durchweg ganglionär, enthalten vielmehr unterhalb des Sehganglions grossentheils Nervenfasern, deren Ursprung man aus der peripherischen Ganglienzellenlage des Gehirns direct beobachtet. Auch bei *Leptodora*, deren Sehganglion dem Gehirn noch dichter anliegt, findet man an gelungenen Isolationspräparaten sofort die ansehnlichen Faserstränge, welche das Gehirn mit dem Ganglion opticum verbinden. Ohne Zweifel sind diese letztern die Augennerven, nicht aber, wie WEISMANN<sup>1)</sup> will, die aus dem Ganglion opticum zum Pigmentkörper verlaufenden Faserbündel. Letztere gehören vielmehr in das Bereich der Retina, welche hier nicht in einen Bulbus oder Stielauge tritt. Da die Zahl der austretenden Nerven mit der Zahl der Krystallkegel wenigstens nahezu übereinstimmt, so wird es wahrscheinlich, dass jeder Nerv zu einem Sehstab gehört. Bei gut erhärteten Daphnien und besonders schön bei *Sida* löst sich bei leichtem Druck der gesammte Pigmentkörper in Kegel auf, welche mit dem hintern Ende der Krystallkegel verbunden, die Nervenstäbe umschliessen. Wie aber jeder Krystallkegel aus 4 Längsgliedern besteht, so wird auch in der Länge des Nervenstabes eine viertheilige Sonderung deutlich, welche es in hohem Grade wahrscheinlich macht, dass auch der Nervenstab auf 4 Elemente zurückzuführen ist und somit der Endtheil von mehr als einer (4) Nervenfasern auch einen bereits zusammengesetzten Lichteindruck zum Nervencentrum leitet. Uebrigens erweisen sich auch die aus dem Sehganglion austretenden Elemente des Nervenbündels aus mehreren Fasern zusammengesetzt.

Das Sehganglion (der ganglionäre Theil) der Retina besteht aus einem aus den Hirnschenkeln entspringenden untern (bei *Daphnia* paarigen) und aus einem obern (unpaaren) Abschnitt. Dieselben wiederholen die Abschnitte des Augenganglions von *Branchipus* und sind auch noch an dem sehr gedrunghenen unpaaren Ganglion von *Leptodora* an einer ringförmigen Einschnürung des granulären Kernes nachweisbar. Dieser, von peripherischen Ganglienzellen umlagert, enthält keineswegs ausschliesslich »Punctmasse«, sondern dicht gedrängte Ganglienzellen sowie durchstrahlende Faserzüge (Fig. 40). Ausser den zarten zu den langgezogenen einzelligen Augenmuskeln verlaufenden Nervenfädchen, die in der Nähe der

1) WEISMANN, Ueber Bau und Lebenserscheinungen von *Leptodora hyalina*. Leipzig 1874.

Sehnervenwurzeln austreten, entspringen aus dem Gehirn und zwar aus dem medianen Abschnitt die Nerven des »Nebenauges« und der frontalen Sinnesorgane. So verschieden sich das erstere auch gestalten mag, so scheinen doch überall drei Nerven demselben zuzugehören, ein zarter unpaarer und zwei seitliche nach dem Pigmentkörper zu convergirende Ausläufer des Gehirns (Fig. 10). Nach LEYDIG soll der schwarze Fleck einem Fortsatz des Gehirns aufliegen, »welcher unpaar ist und von der die beiden Hirnlappen trennenden Furche abgeht«. Freilich äussert sich derselbe Autor an einer spätern Stelle dahin, dass sich der Hirnvorsprung des Augenflecks bei *Daphnia pulex* nur dann einfach darstelle, wenn das Thier in reiner Seitenlage verharret, während bei einer leichten Verschiebung die Gestalt eines Kleeblattes hervortrete, dessen herzförmige Lappen sich in der Profillage decken. Indessen ist auch diese Angabe nicht vollkommen zutreffend.

Jedenfalls ist LEYDIG die wahre Gestaltung dieses Organs nicht klar geworden. Auch für das Nebenauge wiederholen sich bei den Cladoceren die bei den Phyllopoden bekannt gewordenen Verhältnisse fast bis in's Detail. Man vergleiche die Darstellung, die ich von dem Stirnauge der Branchipuslarve gegeben habe. Wie hier so sind es auch bei *Argulus* die gleichen drei Nerven, welche zu dem dreiblättrigen Gehirn- anhang treten. Bei *Daphnia similis* (und in gleicher Weise bei *D. pulex* und *magna* nicht aber bei *D. longispina*) erscheint das Nebenauge gerade in der Profillage dreiblättrig (Fig. 5, 8 u. 9)<sup>1)</sup>. An der hintern Seite beobachten wir ein oberes und unteres Blatt, von denen sich das erstere jedoch bei scharfer Einstellung als paarig herausstellt und mittelst zweier nach dem Gehirn zu divergirender Stiele aufsitzt. Der Stiel des untern Blattes, der Mediannerv, ist winklig abgesetzt. Die Lappen sind nichts anderes als gangliöse Anschwellungen der Nerven und enthalten mehrere Kerne (Fig. 8). Aus dem Pigmentfleck ragen Linsen in die Substanz hinein, was man am bestimmtesten bei jungen Thieren constatirt. Wir werden demnach am Medianauge zwei seitliche und eine ventrale Abtheilung zu unterscheiden haben, im Wesentlichen dieselben Abschnitte, welche an dem nur scheinbar  $\alpha$ förmigen, in Wahrheit noch mit einer untern vordern Pigmentkugel versehenen *Cyclops*-<sup>2)</sup> und *Cypris*auge nachweisbar sind. Nun kommt aber noch ein vierter vorderer

1) C. CLAUS, l. c. Taf. IV, Fig. 44 und 43".

2) Bei vielen Copepoden z. B. *Tisbe*, *Lamproglene* etc. fallen die drei Pigmentkugeln mit ihren Linsen sofort auf, weniger bei den *Cyclops*- und *Cyclopsine*arten, bei denen der ventrale Abschnitt verdeckt wird, indessen bei einiger Aufmerksamkeit zu erkennen ist.



Lappen hinzu, in welchem symmetrisch zwei grosse ovale Kerne eingelagert sind. Das vordere verschmälerte Ende desselben entsendet die zwei zarten aber langen Stirnnerven, von denen jeder in einer Ganglienzelle unter der Haut und zwar bei *D. magna* unter einem kleinen apicalen Knöpfchen endet. Diese beiden Nerven, die ich bei vielen andern Daphniden meist dicht nebeneinander gelagert wiederfinde, können nichts anders als die bekannten frontalen Sinnesorgane sein, von deren weiter Verbreitung bei fast allen Entomostraken- und bei vielen Malakostrakenlarven ich mich überzeugt habe. Möglicherweise werden sich bei einzelnen Cladoceren ähnlich wie bei den Cirripedenlarven und am Stirnschnabel vieler Copepoden cuticulare Fäden oder Borsten über den beiden Endganglien finden. LEYDIG hat übrigens bereits diese Hautnerven bei einzelnen Daphniden vom Nebenauge zur Stirngegend verfolgt und auch die terminalen Ganglienzellen gekannt. Dass die fraglichen Nerven mit dem nervösen Abschnitt des Nebenauges verbunden sind, scheint mir keineswegs eine directe Beziehung für die Function beider Theile zu involviren, auch nicht wie LEYDIG<sup>1)</sup> meint die Auffassung des lappigen Organes als Hirnportion zu beweisen. Wahrscheinlich handelt es sich nur um Aneinanderlagerung der Bahnen beider Sinnesorgane, die bei andern Cladoceren z. B. *Simocephalus* und auch bei *Branchipus* gesondert verlaufen. Auch bei *Apus* und den *Estheriden* kehren die frontalen Sinnesorgane wieder und schon äusserlich erkennt man dieselben besonders bestimmt im jugendlichen Alter als zwei längere Fäden oder kürzere Zäpfchen in der Stirngegend. Der lange jederseits zur Nackengegend aufsteigende Nerv, dessen Zweige zu Gruppen birnförmiger Zellen führen, entspringt mehr ventralwärts am Mittelabschnitt des Gehirns. Bei *D. similis* sind es nur drei Zweige, in die sich der Nerv auflöst und nur zwei, beziehungsweise vier Zellen, mit welchen jeder Zweig endet (Fig. 9). Ganz ähnlich verhalten sich die Verzweigungen bei *D. magna*, wengleich die Zahl der peripherischen Zellen eine bedeutendere ist. Ueberhaupt giebt die besondere Gestaltung dieses Nackenorgans treffliche Anhaltspuncte zur Unterscheidung nahe verwandter Arten.

Die Bedeutung dieses merkwürdigen bei den Cladoceren weit verbreiteten Sinnesorganes, ist bislang keineswegs aufgeklärt. LEYDIG<sup>2)</sup> findet die Vorstellung erwähnenswerth, nach der es sich um ein Gehörorgan handeln könne und macht die richtige Bemerkung, dass in der Masse der Ganglienkugeln bei *Sida crystallina* und *Lynceus*

1) FR. LEYDIG, l. c. pag. 40.

2) FR. LEYDIG, l. c. pag. 42.



(*Eurycercus*) *lamellatus* noch eigenthümliche spezifische Bildungen als »scharfcontourirte einfache oder geschlängelte Ringe« vorkommen, die er jedoch bei *D. longispina*, *pulex* etc. vermisst. Auch vermag ich die Beobachtung desselben Autors zu bestätigen, nach welcher bei *Sida* stets zwei keulenförmige Ganglienzellen mit einander enger verbunden liegen, und dass immer da, wo zwei Endkolben zu einem Gebilde verwachsen sind ein solcher spezifischer dunkelrandiger Körper liegt (Fig. 44' GZ). Ich vermag weiter hinzuzufügen, dass diese Gebilde überall und auch bei jenen Arten, für welche LEYDIG ihre Abwesenheit ausdrücklich hervorhebt, in ähnlicher Weise meist freilich erst nach längerer Behandlung oder nach Zufügen von Reagentien nachweisbar sind. Besonders schön beobachtet man dieselben bei *D. longispina*, deren Nackenorgan (Fig. 23) doch etwas anders gestaltet ist als von LEYDIG dargestellt wurde. Insbesondere zweigt sich von dem Hauptnerven ein kleiner Ast ab, welcher vier Paare von Kolben an der Grenze des Kopfdachs zur Seite der Leberschläuche versorgt, und erst dann folgt der Hauptstamm mit dem dicht gedrängten Büschel von Ganglienzellen. Dieselben erscheinen ebenfalls durchweg paarig gruppirt, legen sich mit verbreiterter Fläche der Haut an und zeigen wiederum die unregelmässig zackigen, fettig glänzenden Gebilde, die man geneigt ist als Gerinnungsproducte, vergleichbar der sog. Marksubstanz des doppeltcontourirten Nerven, zu deuten. Auch ändert sich ihre Form; anfangs beim ersten Auftreten von rundlichen etwas gezackten Contouren umgeben, gewinnen sie allmähig einen stärkern Glanz und gleichzeitig wie durch Schrumpfung zu scheibenförmigen Platten unregelmässige Umrisse. Ueberaus scharf treten die Contouren der Ganglienkerne mit ihren grossen Kernkörpern hervor.

Bei *D. pulex* werden auch bei anhaltender Beobachtung des Nackenorgans spezifische Gebilde an den Ganglienzellen erkannt und zwar als ovale mitunter wie sförmig gekrümmte an die Umrisse von Nesselkapseln erinnernde Körper. Das Gleiche gilt für die homologen Organe von *Moina brachiata*, an welchem jede der drei Zellengruppen je aus einem Zellenpaare besteht.

Ueber die Structur des Gehirns hat LEYDIG hervorgehoben, dass die Mitte, gewissermassen der Kern des Gehirns (ähnlich bei Insecten und Spinnen) aus einer feinen Punctmasse bestehe und erst um diese herum, einer Rindenschicht gleich, die verhältnissmässig kleinen Kerne lagern. WEISMANN findet auch bei *Leptodora* diese ventrale Punctmasse wieder, in ihr eingebettet aber ein bläschenförmiges bald mehr kugliges, bald mehr glockenförmiges Gebilde, das zuweilen in eine gerade runde Scheibe mit einem vordern halbkugligen Aufsatz gesondert sei, und

denkt an die Möglichkeit, dass dasselbe ein Gehörbläschen darstelle. An Ueberosmiumsäurepräparaten überzeugt man sich jedoch bald, dass es sich um ganz andere und viel complicirtere Structurverhältnisse handelt. Nicht Punctsubstanz, sondern ganz bestimmt geformte paarige und unpaare Ganglienkerne sind es, welche von der (minder intensiv gefärbten) Rindensubstanz umlagert, vornehmlich aus dicht zusammengedrängten Ganglienzellen bestehen und durch Faserbrücken miteinander verbunden, Nervenfasern in die peripherische Rinde entsenden. Ohne Schwierigkeit gelingt es auch auf dem Wege der Zerzupfung die Ganglienkerne freizulegen und sich so von ihrer Zusammensetzung als Zellen zu überzeugen. Am umfangreichsten und untereinander durch eine breite Quercommissur verbunden erweisen sich die grossen Kerne der Seitenlappen. Weit kleiner sind zwei birnförmige jenen anliegende hintere Kerne, von welchen Fasern in die Schlundcommissuren einstrahlen. Ziemlich rund erscheint ein drittes Paar von Kernen, welches ventralwärts unterhalb des Ursprungs der Antennennerven gelegen ist. Am lebenden Thiere schimmert durch den grossen Hirnlappen jederseits ein Gebilde durch, welches den Eindruck eines der Hirnsubstanz eingelagerten Bläschens macht, in Wahrheit aber wohl aus einer geringen Zahl dicht aneinanderliegender Ganglienzellen bestehen und einem der erwähnten Kerne entsprechen möchte.

Auch dem medianen Abschnitt des Gehirns lagern Kerne ein, unter denen ein überaus scharf markirter oblonger Kern (*OK*) quer hinter der erwähnten Fasercommissur und vor einer zweiten hintern Faserbrücke das Gehirn durchsetzt. Vor demselben und zwar ventralwärts liegen zwei minder scharf und regelmässig begrenzte, in der Medianlinie zusammengedrängte Gangliengruppen (Fig. 10). Auch bei *Leptodora* glaube ich diese Theile in dem von WEISMANN beobachteten für ein Bläschen gehaltenen Gebilde wiederzufinden, dessen hinterer quergerichteter Abschnitt<sup>1)</sup> dem oblongen Kern entspricht.

Die zu den sog. Tastantennen verlaufenden Nerven (*NA'*) durchsetzen bekanntlich innerhalb der Antennen ein kleines Ganglion und treten dann zu den blassen LEYDIG'schen Cuticularfäden, deren jeder eine Faser empfängt. Die terminale Gruppe von kleinern rundlichen Kernen aber, welche an der Antennenspitze unterhalb der Haut bemerkbar wird, dürfte nicht etwa auf ein zweites Ganglion mit rundlichen Zellen zu beziehen sein, wie dies WEISMANN für *Leptodora* darstellt,

1) Vergl. WEISMANN, l. c. pag. 42, Fig. 4. Auch die dunkeln ganglienzellenähnlichen Körper am Vordertheil des Gehirns habe ich wiedergefunden, halte dieselben aber nicht für der Hirnmasse eingelagerte, sondern aufgelagerte Bildungen: Sollten dieselben vielleicht den Zellen des Nackenorgans entsprechen?



sondern der Matrix des Fadenbündels zugehören. Auch für *Branchiopus* ist es mir, seitdem ich bei den Sinnesborsten auf das Verhältniss der subcuticularen Matrix zu den Ganglienzellen der hinzutretenden Nerven aufmerksam wurde, mehr als zweifelhaft geworden, ob die terminale Gruppe rundlicher Kerne einem zweiten Ganglion entspricht, und nicht auch der Matrix zugehört. Die Tastantenne des Männchens (Fig. 2') wiederholt genau die Form der langgestreckten mit säbel-förmiger Borste endigenden Antenne von *D. magna*. Die Zahl und Gestaltung der zarten (8—9) Riechfäden weicht von dem weiblichen Thiere in keiner Hinsicht ab und spricht keineswegs für ein besseres Spürvermögen der stets mit grösserm Auge und besserm Lichtsinn ausgestatteten Männchen. Dagegen weist nicht nur die bedeutende Streckung der Antenne als die Grösse und Länge der einen ansehnlichen Matrikalfortsatz enthaltenden Terminalborste auf eine Bevorzugung des Tastvermögens der Antenne hin. Dass übrigens die blassen Antennenanhänge eine zarte nervöse Substanz, gewissermassen das Ende des eintretenden Nerven umschliessen, habe ich für die Copepoden <sup>1)</sup> bereits vor langer Zeit dargethan.

Die Nerven der grossen Ruderantennen (*NA''*) treten weit abwärts und erst unterhalb des Schlundes aus der »untern Hirnportion«, wie wir mit LEYDIG die untere gangliöse Anschwellung der Schlundcommissur nennen könnten, aus. Letzterer Autor hat bereits die Austrittsstelle dieses Nerven in der Profillage für mehrere Daphnien vollkommen richtig dargestellt, für *Sida crystallina* auch einen zweiten kleinern Nerven als wahrscheinlich den Ruderantennen zugehörig abgebildet. Dieser zweite Nerv (Fig. 9 und 10 *N''*) findet sich überall wieder und versorgt in der That, wie man sehr bestimmt bei *Moina brachiata* sieht, eine Muskelgruppe der grossen Ruderantenne. Die auffallende den höhern Crustaceen gegenüber bedeutend abweichende Lage des Nervenursprungs wurde erst neuerdings wieder von WEISMANN für *Leptodora* besonders betont, bei der allerdings sowohl in Folge der ganz ausserordentlichen Länge der Schlundcommissur als der Stärke des offenbar auch zugleich die Kieferganglien umfassenden untern Schlundknotens dieses Verhältniss ungleich stärker in die Augen fällt. Indessen auch für die Daphniden und andere Cladocerenfamilien trifft im Wesentlichen dasselbe zu und es handelt sich keineswegs um den von WEISMANN den Daphniden gegenüber hervorgehobenen Gegensatz. Dem genannten Forscher erscheint die Thatsache so überraschend, dass er eine Erklärung gar nicht versucht, seinen Befund vielmehr als eine

1) C. CLAUß, die frei lebenden Copepoden etc. Leipzig 1863, pag. 53.



Thatsache hinstellt, »mit der man sich eben abzufinden habe«. Sehen wir uns nun aber etwas weiter auf dem Felde der Entomotraken und ihrer Larven um, so finden wir zunächst bei den Branchiopoden eine ganz ähnliche Ursprungsstelle der zweiten Antennennerven. Bei *Branchipus*<sup>1)</sup> liegt dieselbe zwar an dem untern Theile der Commissur, indessen hat diese nicht nur einen Ganglienzellenbelag, sondern entsendet hier die schmale Querbrücke zum Faserstrang der andern Seite ab. Noch weit grösser ist die Uebereinstimmung bei den Estheriden, und KLUNZINGER's<sup>2)</sup> treffliche Abbildung vom Nervensystem der ägyptischen Estherie führt uns am Ende der Schlundcommissur ein vollständiges unteres Schlundganglion für die Antennennerven vor. Auch bei den Copepoden liegt der Ursprung derselben, wie ich zeigte, nicht am Gehirn, sondern an der Commissur, und im Naupliusalter, in welchem die Gliedmassen des zweiten Paares die Hauptorgane der Bewegung und Nahrungszufuhr (Mundhaken) sind und ihrem Ursprung nach an den Seiten des Mundes vom Gehirn zuweilen (langgestreckte Larve der *Calanella*) weit abseits liegen, glaube ich mich ebenfalls überzeugt zu haben, dass sie der subösophagealen Ganglienspartie angehören.

Die Möglichkeit, nach welcher die Fasern des zweiten Antennennerven trotz der so weit herabgerückten Austrittsstelle im Gehirn wurzeln, wird zwar durch die Thatsache unterstützt, dass man absteigende Längsfasern der Commissur in die Antennennerven eintreten sieht, indessen nicht bewiesen, und es scheint mir mit Rücksicht auf Lage und Function des zweiten Gliedmassenpaares an dem einfachen, primitiven Zuständen offenbar am wenigsten entrückten Larventypus, sowie bei den den Stammkrebsen am nächsten gebliebenen Phyllopoden die Auffassung berechtigter, nach welcher das Nervencentrum für die Antennen des zweiten Paares ursprünglich an der untern Grenze der Schlundcommissur gelegen, dann aber im Anschluss an die allmähig vorrückende Insertion des zweiten Gliedmassenpaares durch Verkürzung der verbindenden Fasergruppen secundär<sup>3)</sup> mit dem Gehirn vereint

1) Vergl. C. CLAUS, l. c. Taf. IV, Fig. 44.

2) KLUNZINGER, Beiträge zur Kenntniss der Limnadiden. Diese Zeitschrift Bd. XIV, Taf. XIX, Fig. 26.

3) Im Hinblick auf die bedeutenden Lagenveränderungen, welche die äussere Ursprungsstelle der Nerven homologer Gliedmassen zeigen kann, wird es unzulässig, aus der gleichen Ursprungsstelle des Nerven die Homologie von Gliedmassen beweisen zu wollen. Herr SEMPER (Ueber *Pygnogoniden* und ihre in Hydroiden schmarozenden Larvenformen) hätte also wohlgethan seine souveraine Kritik über die Deutung des sog. Kieferfühlers der Arachnoideen als Mandibel auf bessere und sicherere Beweisgründe zu stützen, zumal die von ihm vorgebrachten Argumente nicht ein-

worden sei (Ostracoden, Malacostraken). Vermögen wir doch ähnliche Verschmelzungen aufeinander folgender Ganglienpaare der Bauchkette und zunächst der Kieferganglien zu gemeinsamen Knoten direct nachzuweisen. Warum sollte nicht auch das Gehirn, primär das Centrum des vordern Kopfsegments und der an demselben zur Entwicklung gelangenden Sinne, eine solche Verstärkung erhalten haben? Es würde das Centrum des zweiten Antennenpaares ursprünglich vielleicht das vom Schlund durchbrochene Ganglion des Mundsegmentes gewesen sein, wenn wir daran denken dürfen, genetisch zwischen Anneliden- und Crustaceenlarven eine Brücke zu schlagen.

Die so schwierig zu beobachtende Bauchganglien-kette, in welche sich die beiden Faserstämme nach Abgabe der Nerven des zweiten Antennenpaares fortsetzen, untersucht man am besten an Objecten, die mit Ueberosmiumsäure und starkem Alkohol behandelt, zum Zerschneiden und Zergliedern tauglich geworden sind. Bei sorgfältiger Präparation der Bauchhälfte gelingt es leicht, die überaus schwachen Anschwellungen der weit auseinander gerückten Seitenstränge sowie ihre zarten Quercommissuren nachzuweisen. Aber ausser den bereits durch KLUNZINGER bekannt gewordenen gangliösen Anschwellungen der Beinpaare, habe ich noch ein Ganglion dicht unter den Mandibeln (*Moina*) erkannt, von welchem die Muskeln der Mandibeln und Maxillen innervirt werden, so dass die Uebereinstimmung mit den *Estheriden* eine überraschend vollständige ist. Aus dem kleinen Ganglion des letzten Beinpaars schienen mir jederseits die langen Nerven der (schon von GRUTHUISEN als solche betrachteten) Tastborsten des Abdomens zu entspringen (Fig. 4), die schräg über den Darmcanal herablaufen und vor ihrem Eintritt in den Matrikalkörper der Cuticularanhänge je zwei spindelförmige Ganglienzellen durchsetzen (Fig. 6). Das Verhalten dieser letztern zu der Matrix wiederholt das bereits für die Tastborsten der Antennen beschriebene<sup>1)</sup> Verhalten, indem es an günstigen Objecten ebenso gelingt, den nervösen Achsenfaden durch die Matrix hindurch in die Borste zu verfolgen. Auffallenderweise sind die beiden Nerven LEYDIG entgangen, der ausdrücklich hervorhebt, nie einen Nerven beobachtet zu haben und deshalb auch die Deutung GRUTHUISEN's bestreitet.

mal neu, sondern eine Wiederholung der alten LATREILLE'schen Auffassung und der Begründung ZENKER's sind. Zudem hätte SEMPER wissen sollen, dass diese »unstatthafte« Auffassung der Kieferfühler als Mandibeln nicht von mir, sondern von ERICSON stammt.

1) Vergl. C. CLAUS, Ueber die Entwicklung, Organisation und systematische Stellung der Arguliden. Leipzig 1875, pag. 25. Fig. 51 u. 52. Die von WEISMANN für die Tastborsten von *Leptodora* als Ganglienzellen gedeuteten Gebilde scheinen mir grossentheils auf Zellen des Matrikalkörpers bezogen werden zu müssen.



Bezüglich des Nahrungschanals und der Excretionsorgane vermag ich zu dem bereits Bekannten nur wenig Neues hinzuzufügen. Die grossen Zellen der Oberlippe, die bereits LEYDIG als allgemeinen Character der Cladoceren hervorhebt und in paariger Anordnung vertheilt findet, betrachte ich als Lippendrüsen und finde, dass dieselben in eine tiefere dicht unter dem Gehirn über dem Anfang des Oesophagus gelegene Gruppe und mehrere sehr grosse Zellen in dem der Mundöffnung vorausgehenden Theil der Oberlippe gesondert werden können. Die erstere entsendet einen langen dünnen Ausführungsgang nach vorn, welcher an grossen Exemplaren mehrfache Biegungen macht und jedenfalls das Sekret vor dem Munde ausfliessen lässt (Fig. 9). Der grosse als Levator fungirende Doppelmuskel entspringt jederseits in der Gegend der Leberhörnchen am Kopftintegument und läuft oberhalb des Oesophagus dicht unter dem Gehirn zwischen der oberen Basis der Hirncommissuren zum Grunde der Oberlippe. Der scharf abgesetzte eichelartig aufgetriebene Endlappen der Oberlippe trägt einen feinen Härchenbesatz und ist durch Blutaufnahme zu einer merklichen Anschwellung befähigt. An der Mundöffnung liegen rechts und links, ähnlich wie bei *Sida*, zwei mit Haaren besetzte Höcker, welche wahrscheinlich auf eine Unterlippenbildung zu beziehen sind (*UL*).

Der bogenförmig aufsteigende mit kräftiger Ringmuskelnbekleidung versehene Schlund ist an seiner obern Wand mittelst zahlreicher, paarig vertheilter Muskelbündel theils im Kopf, theils in der Basis der Oberlippe (Fig. 9 *M*) suspendirt. Auch an der untern Wand heften sich den ersteren gegenüber Muskelbündel an.

WEISMANN hat bereits diese Muskeln für *Leptodora* als Dilatores pharyngis beschrieben. In ganz ähnlicher Weise, zu einem spitzen Kegel zusammenlaufend, kehren sie jederseits bei *Daphnia* an der Unterseite des Gehirns wieder (Fig. 8 *M*), haben jedoch zugleich die Bedeutung den Schlund nach oben und vorn zu ziehen. In den Anfang des Magendarms ragt die Speiseröhre mit wulstförmigen Zapfen vor, welche LEYDIG treffend mit dem Vorsprung des Uterus in die Scheide der Säugethiere vergleicht. Ueber der starken in Längsfalten zusammengelegten Intima findet sich am Schlunde aller mir bekannten Cladoceren — und Crustaceen überhaupt — eine mächtige, aus dicken breiten Ringfasern gebildete Muskelhaut, die bei der Function dieses Abschnitts in keinem Falle fehlen kann. Es war mir daher in hohem Grade auffallend in WEISMANN'S Abhandlung über *Leptodora* zu erfahren, dass die Ringmuskeln hier vollständig fehlen, dagegen sehr regelmässige und parallel angeordnete Längsmuskeln vorhanden seien, zu denen am verdickten als Pharynx unterschiedenen Eingangsabschnitt noch aufgelagerte kupelförmige erhobene Speichelzellen hinzukommen sollten. Diese Angabe



war mir so merkwürdig und erregte von vorn herein in dem Grade mein Bedenken, dass ich die Structur der *Leptodora*-Oesophagus aus eigener Anschauung kennen zu lernen suchte. Die Untersuchung — an gut erhaltenen, in Ueberosmiumsäure behandelten Weingeistexemplaren — ergab jedoch das vollkommen normale Verhalten. Offenbar hat WEISMANN die im ersten Moment seiner Deutung günstigen Bilder keiner eingehenden Prüfung unterworfen, denn auch hier sind und zwar ausschliesslich wulstförmig erhobene mächtige Ringmuskeln vorhanden, zwischen denen sich die Fasern der Dilatatoren ansetzen, während die Längsfalten der chitinigen Intima die Täuschung von Längsmuskelfasern veranlassen haben müssen (Fig. 13). Allerdings scheinen die Ringe durch eine mediane Naht unterbrochen und dies vielleicht auch bei *Daphnia* beobachtete Bild mag es vielleicht gewesen sein, durch welches ein früherer Beobachter, SCHÖDLER, zu der Annahme einer gespaltenen Speiseröhre verleitet wurde.

Der auf den Pharynx von *Leptodora* folgende sehr enge und lange Abschnitt des Oesophagus hat in gleicher Weise seine wengleich überaus zarten Muskelringe, von denen sich im contrahirten Zustand die äussere Serosa scharf abhebt. Die vermeintlichen Längsfasern sind wieder nichts anderes als die dicht gedrängten Falten der Intima (Fig. 13' I), welche durch Auflösung der Faltung bei Abspannung der Ringmuskeln eine ausserordentliche Erweiterung des Lumens gestattet.

Der Magendarm, wie ich den mittlern bei den Daphniden mit zwei Leberhörnchen besetzten Darmabschnitt bezeichne, der mit einem regelmässigen Belag von Labzellen bekleidet, bis zum Anfang des Afterdarms reicht, besitzt ebenfalls einen wengleich schwächern Belag von Ringmuskeln, unter welchem nur spärliche und in weitem Abstand entfernte Längsfasern hervortreten. Genau dasselbe gilt von dem kurzen Magendarm der *Leptodora*. Auch hier sind Längsfasern nur in spärlicher Zahl und in sehr weiten Distanzen bemerkbar, und wenn WEISMANN breite bandartige, durch schmale Zwischenräume getrennte Längsmuskeln unterscheidet, welche von den nur etwa halb so breiten Ringmuskeln umspannen werden, so muss ich dem gegenüber behaupten, dass die sehr spärlichen auch bei *Daphnia* vorhandenen Längsmuskeln viel schmaler als die Ringmuskeln sind und in sehr weiten Abständen getrennt liegen. Wahrscheinlich ist eine etwas breitere Faser, welche von der Mandibelgegend an der Darmwand jederseits aufliegt, als Eingeweidenerv zu betrachten. Die Auskleidung der ganzen Länge des Magendarms sowie der beiden Leberhörnchen mit einer zarten Intima ist bekannt.

Der kurze Afterdarm besitzt auch bei *Daphnia* Ringmuskeln, doch ist die Muskelwand noch, wie überhaupt bei den Phyllopoden und aller

ändern von mir näher untersuchten Crustaceen, von mehreren Reihen paarig geordneter Dilatoren getragen. Das Vorhandensein der letztern, welche das Lumen zu bedeutender Ausdehnung aber nicht im rhythmischen Wechsel öffnen, mit einer ausgesprochenen normalen Darmrespiration in Verbindung bringen zu wollen, scheint mir zu weit gegangen zu sein. Nach meinem Dafürhalten haben wir in dieser Einrichtung in erster Linie eine Beziehung zur Erleichterung der Darmentleerung zu sehen, wenn auch die Aufnahme und der Eintritt von Wasser als secundäre Erscheinung ihren Werth haben mag, doch aber nur unter abnormen Bedingungen eine respiratorische Bedeutung erlangt.

Bei den Lynceiden findet sich merkwürdiger Weise am Enddarm ein unpaarer Blindsack, sowohl bei *Eurycerus* als bei zahlreichen Lynceidengattungen mit nur fünf Beinpaaren. Derselbe sitzt stets der Ventralseite auf und scheint die Bedeutung zu haben, den aus dem Magendarm austretenden Inhalt aufzunehmen und einer nochmaligen Einwirkung von Secreten auszusetzen. Sehr leicht kann man bei dem so verbreiteten *Pleuroxus trigonellus* O. Fr. Müll., die Ueberführung von Darminhalt in das Coecum direct beobachten und sich überzeugen, dass dabei die Muskelwandung des Mastdarms durch die Contractionen ihrer Ringmuskeln wesentlich betheilt ist. Auch der Blinddarm ist überaus contractil, besitzt aber auch grosse Drüsenzellen in seiner Wandung. Die »eigenthümliche knollige Anordnung«, welche LEYDIG für die kräftige Muskelwand des Blinddarms hervorhebt, und die, wie ich finde, überall an der dem Darm zugewendeten Fläche wiederkehrt (Fig. 24 Co), ist wesentlich bedingt durch die Einlagerung grosser Drüsenzellen. Indessen folgt am obern Ende des Blinddarms wenigstens bei *Pleuroxus trigonellus* noch ein sehr langer wurmförmiger Anhang, der sich an der linken Seite des Darmes (Fig. 24), da wo die zweite unvollständige Windung plötzlich nach hinten umbiegt, um den Darm herumschlägt, dann an der rechten Seite hervortritt und in der Gegend der Schalendrüse blind geschlossen endet (Fig. 22 CD). Erst nach wiederholter Untersuchung versteht man das überaus zierliche und regelmässige Bild, welches anfangs leicht zu Täuschungen (Bild eines in die Leibeshöhle eingewanderten parasitischen Nematoden) Anlass giebt, in seinem ganzen Zusammenhang. Die Wandung des wurmförmigen Anhangs zeigt zuweilen in weiten aber regelmässigen Intervallen ringförmige Einschürungen, die auf Ringmuskeln hinweisen. Stets ist der Inhalt eine helle Flüssigkeit, die wohl die letzten Nahrungsreste des Blinddarminhalts in gelöster Form zur Resorption bringt.

Ueber Lage und Verlauf der Schalendrüse bei den Daphniden



und auch bei *D. similis* darf ich auf eine frühere<sup>1)</sup> Darstellung verweisen, der ich nichts von Bedeutung zuzufügen wüsste. Verlauf und Gestaltung der Drüse von *D. similis* werden hinreichend durch die beigefügte Abbildung versinnlicht (Fig 1 und 2 *SD*), an welche die verlängerte winklig umgebogene hintere Schleife als besonders charakteristisch auffällt.

Das eigenthümliche Haftorgan im Nacken der Daphniden, welches schon zu so mancherlei Deutungen Anlass gab, dürfte in einem gewissen Sinne in die Reihe der Absonderungsorgane zu stellen sein. Wenigstens gilt solches entschieden für den Haftapparat von *Sida crystallina*, der bislang trotz seiner ansehnlichen Grösse keineswegs richtig beurtheilt und selbst von LEYDIG nicht vollkommen verstanden wurde. LEYDIG beschreibt denselben als eine hohe sattelförmige Leiste von horngelber fein gestreifter Materie, die nichts anders als eine stärker chitinisirte Cuticularsubstanz sei und eine aus mehreren Schichten länglicher Zellen gebildete Unterlage habe. Nach meinen Beobachtungen ist die gelblich bräunliche fein gestreifte Materie von der Cuticula wohl gesondert und stellt einen aufgelagerten zähen Kitt dar, ein Secretionsproduct der grosszelligen Platte, welche letztere aus einer einzigen Lage polygonaler Zellen mit auffallend grossen glänzenden Kernkörpern (Fig. 41'') besteht. Die Seitenlage (Fig. 41' a) giebt hierüber allein keinen genügenden Aufschluss, wohl aber ein Flächenschnitt (Fig. 44), der uns im Verein mit dem Profilbild auch darüber belehrt, dass eine Art hufeisenförmige Spalte vorhanden ist, auf welcher der stark verdickte Rand des festen Kittes (*K*) nagelartig eingefalzt, mit scharfer Kante steht. Der Entstehung nach mag immerhin zwischen Cuticularsubstanz und der erwähnten zur Anheftung dienenden Materie eine Verwandtschaft obwalten, doch glaube ich denselben mit jener nicht identificiren zu können, da er sich scharf abhebt und wie an dem gleich zu besprechenden paarigen Haftorgan der Schale bestimmter nachweisbar ist, der zarten hier polygonal gefelderten Cuticula (ähnlich wie das Wachsplättchen dem Wachshäutchen der Honigbiene) freilich sehr fest auflagert.

Als zweiter wie mir scheint wesentlicher Abschnitt ist ein auf den hufeisenförmigen mit Kitt erfüllten Falz folgender Hautwulst (*W*) hervorzuhoben, welcher nach jenem Organe zu mit zwei fein gestrichelten und durch kleine Cuticullarringe gezierten Säumen in starker Wölbung vorspringt und durch einen kräftigen als Retractor fungirenden Muskel (*MR*) eingezogen werden kann. Dieser hintere Abschnitt des Haftorgans

1) C. CLAUS, die Schalendrüse der Daphnien. Diese Zeitschrift Bd. XXIV. 1874.



wird bei der Contraction des erwähnten Muskels (Fig. 44') kaum anders als nach Art einer Saugscheibe wirken, deren Vorderrand durch die scharfe Kante der hufeisenförmigen Hervorragung gebildet wird. Wenn nach FISCHER die im Begriffe der Anheftung befindliche Sida mit dem obern Theile ihres Kopfstückes leichte Stösse gegen den festen Gegenstand ausführt, wodurch höchst wahrscheinlich die höckerförmige Hervorragung etwas eingedrückt wird, während die sattelförmigen Organe den Rücken fest an den Gegenstand ankleben, so folgt sicher als wesentlicher Act, durch welchen die Fixirung erst Halt gewinnt, die Retraction des erwähnten, dem festen Gegenstand angelegten Wulstes.

Bei Sida folgt nun aber hinter dem Einschnitt des Kopfes am vordern Schalentheil ein zweites paariges Haftorgan von geringerm Umfang. Wie bereits LEYDIG darstellt, sind es zwei grubenförmige Vertiefungen der Haut mit verdicktem Rand und einer aus länglichen Zellen bestehenden Unterlage der Chitinhaut. Dass die horngelbe »feingestrichelte und am Rande feinzerschlissene Substanz von ähnlicher Natur wie der Hautkamm des unpaarigen Haftorganes«, der Grube deckelartig auflagert, wurde ebenfalls richtig erkannt, aus diesem Umstand jedoch keineswegs die Verschiedenheit derselben sowie des äquivalenten obern Hautkammes am obern Nackenorgane von Chitinsubstanz abgeleitet. Die Grube erscheint am vordern und äussern Rande stärker umwallt und vertieft, an erstem verdickt sich die ausgeschiedene Kittlage zu einer merklich vorstehenden Scheibe mit zerschlissenem (wohl in Folge des häufigen Gebrauchs beim Anheften) und zerrissenem Rande (Fig. 44' PH). Die schon FISCHER und LEYDIG bekannten Muskeln, welche den etwas vorgewölbten Boden der Grube einziehen, werden beim Anlegen des hintern Haftorganes in gleicher Weise wie an den unpaaren nach Art eines schwachen Saugnapfes wirken.

Bei anderen Cladoceren kehrt bekanntlich das Haftorgan in wesentlich modificirter Form und meist bedeutend reducirt wieder. Als vollständig ausgebildeter Saugnapf erscheint dasselbe bei Evadne und Podon entwickelt, ähnlich, wie ich finde, auch bei den Macrothrixarten, wengleich hier in merklicher Grössenreduction.

Was LEYDIG als Nackenorgan bei Polyphemus, Moina brachiata und D. mucronata in Anspruch nimmt, scheint mir auch eine Beziehung zu den Haftgebilden zu haben. So nahe die Vermuthung lag, diese eigenthümlichen Differenzirungen als einen Abschnitt des in der Nackengegend gelegenen, von den beiden aufsteigenden Hirnnerven versorgten Sinnesorganes zu betrachten, so fand ich dieselbe bei Moina brachiata doch nicht bestätigt. Für Moina hat bereits LEYDIG das aus drei Zellengruppen zusammengesetzte Sinnesorgan richtig darge-

stellt (siehe dessen Monographie Fig. 40). Die in der Nackengrube gelegenen zellenartigen Gebilde aber stehen mit den Nerven dieses Sinnesorgans in keinem Zusammenhang, auch ist der zarte »in einen Faden verlängerte Stiel« desselben, der vom Gehirn zu kommen scheint, kein Nerv, sondern ein feines Band, welches oft mit der Blutwelle hin und her schwingt. Gleiches gilt von *Ceriodaphnia* und Verwandten, deren Haftorgan an der hintersten Kopfgrenze vor dem Herzen liegt. An dieser Stelle findet sich ein Rudiment des Haftorgans auch an den Embryonen und ganz jugendlichen Formen von *D. longispina* (Fig. 42'), während das gleichwerthige Gebilde bei Embryonen von *D. magna* (Fig. 42) und *pulex* höher aufwärts emporgerückt zwischen den beiden Muskelgruppen der Schwimmfussantenne auftritt. Wir finden hier eine kreisförmig umschriebene uhrglasförmige Erhöhung mit einer Unterlage grosser strahlenförmig (wie Radialmuskeln eines Saugnapfes) gruppirter Zellen, deren Protoplasma mit seiner feinfibrillären Structur etwa an den in Auflösung begriffenen Inhalt von Muskelzellen erinnert.

In anderer Weise reducirt und ebenfalls an der hintersten Grenze des Kopfes begegnet uns das Haftorgan bei *Eurycercus* und *Simocephalus*, im letztern Falle vor dem Einschnitt, auf welchen die Region des Herzens folgt. LEYDIG characterisirt dasselbe durch die rundlich höckerige Sculptur der Cuticula, unter welcher ein aus Längszellen bestehendes Beutelchen liegt. Ich finde an dem querovalen fast sattelförmig vorspringenden Chitinplatte drei kleine Chitinringe der Quere nach durch eine Leiste verbunden, bald sind dieselben einfach bald doppelt (Fig. 7 d, HO). In allen diesen Fällen liegt das Haftorgan an der äussersten hintern Kopfgrenze. Schliesst man auch die oben erwähnten Hautvertiefungen von *Polypemus* etc., welche unmittelbar hinter dem Auge folgen, als Haftorgane aus, so bleibt doch immer für die Lage der entschiedenen Haftgruben und deren Rudimente ein beträchtlicher Spielraum übrig, so dass man zumal mit Rücksicht auf die beiden Schalengruben von *Sida* zu zweifeln berechtigt ist, ob es sich überall morphologisch um das gleiche einheitliche Gebilde handelt. Ist man geneigt die Frage zu bejahen, so wird man allerdings gezwungen sein, dem gleichen Organe eine grosse Beweglichkeit aufwärts und abwärts beizulegen. Aber auch dann wird man gewiss nicht die Vorstellung aufrecht erhalten können, als ob wir es überall mit dem aufwärtsgerückten und umgebildeten Zoëastachel zu thun hätten. Ich würde dann dem in solchen Spielereien befangenen Hyperdarwinismus als weitere Consequenz empfehlen, auch die paarigen Haftgruben an der Schale von *Sida* in ähnlicher Weise zu deuten und als Aequivalente der Seitentacheln des Zoëaschildes zu erklären. Auch in andern Fällen kann



die Zahl der Haftgebilde eine grössere werden. So finde ich bei den kleinern Lynceiden (*Pleuroxus trigonellus*) in der Herzgegend hintereinander zwei winzige Gruben, gebildet aus einem etwas vorstehenden Chitinring und einer verdickten mehrere Kernbläschen umschliessenden Hypodermisunterlage (Fig. 21 *HO'* und *HO''*). Dass es sich wirklich um ein Haftorgan handelt, kann man an dem lebenden Thiere leicht constatiren.

Das Herz von *Daphnia* und der Cladoceren überhaupt, seiner Lage nach der Maxillarregion angehörig, besitzt in allen mir bekannt gewordenen Arten zwei seitliche venöse Spaltöffnungen und ein vorderes arterielles Ostium, zu dem sich noch eine kürzere oder längere Aorta gesellen kann. Wenn LEYDIG sich dahin ausspricht, dass man häufiger nur einen venösen Spalt antrifft, indem die Oeffnungen von rechts und links zu einer einzigen queren Oeffnung zusammengeslossen sind, so muss ich diese Angabe auf Grund einer grossen Zahl von Beobachtungen als irrthümlich bezeichnen. Schon der feinere Bau der Herzwandung und der Faserverlauf der Muskelbündel widerspricht einer derartigen Durchbrechung, wie sie nothwendig wäre, um die zwei getrennten Ostien jugendlicher Daphnien zu einer quer über den Rücken des Herzens herübergehenden Spalte zu vereinigen. Die Wandung des Daphnidenherzens besteht aus bandförmigen Muskelzellen, welche vornehmlich eine transversale Richtung einhalten und reifählich die structurlose Intima umlagern. Nach dem vordern und hintern Ende zu verlaufen die Bänder allerdings mehr schräg auf- beziehungsweise absteigend und gewinnen in der Medianebene sowohl an der ventralen als dorsalen Fläche eine vollständig longitudinale Richtung (Fig. 7*d*). So erklärt sich die von LEYDIG mit Unrecht bestrittene Angabe mehrerer Autoren, nach welcher auch Längsmuskeln an der Herzwandung auftreten. Die Anordnung der Muskelbänder, die je einen Kern enthalten und somit einfache Muskelzellen sind, wiederholt einigermaßen die für das Ostracodenherz<sup>1)</sup> (*Halocypris*) von mir beschriebenen Verhältnisse. Auch hier strahlen die Muskelfasern von zwei Centren aus, von denen das eine in der Medianebene der Rückenseite zwischen den genäherten dorsalen Enden der seitlichen Spaltöffnungen, das andere in der Mitte der Bauchfläche dem erstern gegenüber liegt (Fig. 7*c*, 7*d*). Jedes Centrum wird durch eine schmale und gewissermassen sehnige Verdickung gebildet, und bezeichnet während der Herzcontractionen eine

1) Vergl. C. CLAUS, Schriften zool. Inhalts. I, die Familie der Halocypriden. Wien 1874.



relativ wenig bewegte, nahezu fixirte Stelle der Herzwand. Am meisten fixirt ist die durch Bindegewebsbalken an dem Darm befestigte ventrale Herzwand. Derselben nähert sich während der Systole wenn auch nur wenig die dorsale Fläche des Herzens, welches durch die Zusammenziehung der schräg verlaufenden und longitudinal ausstrahlenden Muskelfasern zugleich eine beträchtliche Verkürzung seiner Längsdimension erleidet. Für kleinere Daphnienarten, insbesondere *D. (Moina) brachiata* (Fig. 7 *a* und *b*), glaube ich bestimmt erkannt zu haben, dass jede Hälfte des Herzens aus einer einzigen Reihe von Muskelzellen gebildet wird, deren Enden in den erwähnten, hier stark verkürzten Centren zusammenlaufen. Die Kerne derselben liegen jederseits in einer etwas hogenförmig geschweiften Reihe, welche das ventrale Ende der stets dorsalwärts genäherten Seitenspalte streift. Auch an dem Herzen der grössern Daphnienarten wie *D. similis* und *magna* (Fig. 7 *c*), sowie bei *Simocephalus* (Fig. 7 *d*) treten beide Kernreihen der zahlreichen dicht aneinanderliegenden Muskelbänder deutlich hervor, indessen glaube ich hier noch an einzelne Stellen eingeschobene (wahrscheinlich in Folge von Theilung entstandene) Muskelfasern mit Kernen beobachtet zu haben.

Ganz anders und weit gleichmässiger verhält sich der Verlauf der Herzmuskeln bei *Sida*, an dessen Wandung sich die schmalen parallelen Muskelreifen durch sehr breite Intervalle getrennt, in schräg ringförmigem Verlaufe in der Medianebene kreuzen. Offenbar ist diese gleichmässige Structur von der bedeutenden Längsstreckung des Herzens abhängig, in welcher sich wie in so vielen andern Eigenthümlichkeiten der nähere Anschluss von *Sida* an die Estheriden ausspricht. Wiederum verschieden erscheint der Bau der Muskelwand am Herzen von *Leptodora*, wie wir denselben durch WEISMANN näher kennen gelernt haben.

Geringere Abweichungen machen sich in dem Bau der seitlichen Spaltöffnungen bemerkbar, die wir als Unterbrechungen zweier benachbarter zu Klappen umgebildeter Muskelzellen zu betrachten haben. Bei *Daphnia* enthält der obere und untere etwas aufgewulstete Rand der Spalte einen Kern und setzt sich in eine nur schmale innere Lippe, die im Verhältniss zu *Leptodora* schwach entwickelte Klappe, fort. Dagegen zeigt die Klappe an dem querovalen arteriellen Ostium eine bedeutende Grösse und im Wesentlichen die gleiche Gestaltung wie bei *Leptodora* (Fig. 7 *c*, *V*). Setzt man die Zahl der Pulsation durch Aether oder Chloroform auf ein Minimum herab, so beobachtet man sehr leicht und bestimmt diese Aortenklappe am vordern Herzende zwischen den dorsalen (*dS*) und ventralen (*vS*) Suspensorien der

Herzwand. Häufig bewegen sich auch diese, besonders das membranöse Band der Bauchseite, synchronisch mit den Herzschlägen, und man glaubt noch eine zweite vordere Klappe zu beobachten, indessen gelangt doch nur der Rückstoss der gewissermassen in den Aortensinus eingeflossenen Blutmenge zur Erscheinung, wie andererseits auch die abwärts am Darm verlaufenden Suspensorien durch die Bewegungen des Herzens in Mitschwingungen versetzt, älteren Beobachtern Anlass zu der irrthümlichen Annahme von Nebenherzen gegeben haben.

Von der mit reichlichen amöboiden Zellen erfüllten Blutflüssigkeit möchte ich hervorheben, dass dieselbe bei *D. similis* eine blassröthliche Färbung bietet, die übrigens wenn auch in geringerer Intensität auch bei einheimischen Daphniden z. B. *D. magna* und bei den Lynceiden wiederkehrt. Die schon durch frühere Beobachter wie GRUITHUISEN, LIEVIN u. a., mehr oder minder eingehend verfolgte Circulation des Blutes lässt sich überraschend schön an Daphniden studiren, deren Blut, mit Pilzsporen imprägnirt, eine massenhafte Häufung der im Plasma suspendirten körperlichen Elemente erfahren hat. Am vorzüglichsten fand ich zur genauen Verfolgung der Blutbahnen mit Sporenkügelchen<sup>1)</sup> erfüllte Individuen von *Moina brachiata* geeignet, welche mir über einige bislang nicht bemerkte Details der Circulation Aufschluss gaben.

Das aus dem arteriellen Ostium des Herzens hervorquellende Blut bewegt sich in rapidem Strome aufwärts über die Dorsalfläche des Darmcanals, um zum grösseren Theil zwischen den Leberhörnchen in die obere Partie des Kopfes einzutreten. Ein kleiner Theil fliesst schon hinter den Leberhörnchen in einem rechten und linken Strömchen zu den Seiten des Darmes abwärts in den Blutsinus an der Basis der grossen Ruderarme ab. Der über und zwischen den Leberhörnchen hervorgetretene Blutstrom bewegt sich in dem dorsalen Kopftheil oberhalb des Auges und fliesst über dem Gehirn zwischen den Augenganglien in die frontale Kopfpattie, von hier in die Tastantennen und Oberlippe. Zum grösseren Theil biegt derselbe jedoch schon vor den Leberhörnchen nach hinten um und fliesst, verstärkt durch einen vorderen Seitenstrom, welcher aus der vorderen Oeffnung zwischen den beiden Augenganglien hervorkommt und, nach rückwärts umbiegend, Augenganglien und Gehirn umspült, in den Blutsinus an der Basis der Ruderarme ab. Niemals treten körperliche Elemente des Blutes in den hellen mit Flüssigkeit gefüllten Raum ein, welcher unter der Stirn vor dem Auge durch

1) Es sind dieselben Sporen, welche LEYDIG in dem Blute von *D. rectirostris* beobachtet und in Fig. 78 abgebildet hat.



das bindegewebige Stützpolster des Augenbulbus, in welches die Sehnen der Augenmuskeln eintreten, begrenzt wird (Fig. 8, 9). Aus dem Blutsinus an der Basis der Ruderantennen, in welche sich schlingenförmig ein Nebenstrom abzweigt, strömt die Blutmasse abwärts und theilt sich in der Maxillarregion, verstärkt durch die aus der Oberlippe oberhalb der Mandibeln zurückgekehrte Blutmenge der unteren Kopfregion, in zwei mächtige Arme, von denen der vordere in die Schalenklappe eintritt, der hintere in gerader Richtung an der Ventralfläche und zu den Seiten des Darmes unter Abgabe von starken Seitenschlingen in die Beinpaare abwärts zum Postabdomen führt und hier, zu den Seiten des Afterdarms nach der Rückenseite umbiegend, den mächtigen aufsteigenden Blutstrom erzeugt, in welchen das Blut auf der Rückenfläche des Darmes zum Herzen zurückkehrt. Der aufsteigende Dorsalstrom und die absteigenden Seitenströme werden an der Darmwandung durch die bindegewebigen, oft Fettzellen enthaltenden Septen, die am Herzen beginnen und längs der Darmwandung herabziehen, ziemlich vollständig gesondert und abgegrenzt. Der in die Schale eintretende Arm, dem sich übrigens regelmässig Blutströmchen aus den drei vorderen dicht zusammengedrängten Beinpaaren zugesellen, fliesst seiner Hauptmasse nach am ventralen Rande abwärts, giebt jedoch zugleich zahlreiche nach der Rückseite aufsteigende Seitenströmchen ab, welche sich, wie bereits LEYDIG darstellte, zwischen den zahlreichen Stützbalken netzförmig unter der Seitenfläche der Schale ausbreiten. Der übermächtige rückführende Strom concentrirt sich, wie auch der Rückenstrom, oberhalb des Darmes in der Umgebung der Medianebene auf eine verhältnissmässig schmale Zone und führt mit diesem letzteren das gesammte Körperblut zu dem grossen Pericardialsinus zurück.

Die Ovarien sind bekanntlich einfache, zu den Seiten des Darms verlaufende Schläuche, welche bei *Daphnia* vom Abdomen an bis aufwärts in die Nähe des Herzens reichen und in dem hintern verjüngten Endstück die kleinen Keimzellen entstehen lassen. Die Ausmündungsstelle des nach vorn sich erstreckenden gewissermassen als Dotterstock fungirenden Abschnitts, ist bislang noch keineswegs sicher bestimmt, da ein so bestimmt als Oviduct abgesetzter Endtheil, wie bei *Sida*, nicht nachweisbar ist. Bei der letztern Gattung liegt die Ausmündung jedes Oviductes nach LEYDIG's leicht zu bestätigender Angabe an der Rückenfläche des Abdomens, etwa in gleicher Höhe mit den ventralwärts mündenden Geschlechtsöffnungen des Männchens. Ob man auf Grund dieses Sachverhalts bei *Sida* mit LEYDIG schliessen darf, dass die Oeffnung auch bei den übrigen Cladoceregattungen an gleicher Stelle angebracht sein wird, mag dahin gestellt sein. Ich selbst war vielmehr



lange Zeit der Auffassung geneigt, dass das Ovarium bei den meisten Daphniden viel weiter aufwärts in den Brutraum münde. Lage und Verlauf des Ovarialschlauchs halten ja bei den Sida und Daphniden nahezu eine fast umgekehrte Richtung ein, indem der hornförmig gekrümmte Blindtheil von Sida weit oben vor dem Herzen liegt und der die Eikammern erzeugende mittlere und untere Abschnitt nach abwärts streben, dann der kurze verengte Oviduct dorsalwärts gewendet in das untere Ende des Brutraums mündet. Wahrscheinlich ist dieses Lagenverhältniss schon bei Sida ein secundäres, während wir weiterher bei Leptodora, wo die beiden Geschlechtsöffnungen rechts und links am Abdomen liegen, eine dem ursprünglichen Verhalten und auch dem der Branchiopoden insbesondere der Estheriden mehr entsprechenden Zustand beobachten. Bei Daphnia rückt nun der Endabschnitt des Ovariums, an dem man eine dorsalgewendete Ausmündung vermuthen sollte, noch mehr aufwärts in den Brutraum empor, in fast rechtwinkliger Lage zu dem obern Endabschnitt des Ovarialschlauchs, auch glaubte ich in Form eines kurzen Divertikels den trichterförmigen Oviduct gefunden zu haben. Indessen scheint dennoch und zwar überall die Ausmündung am Abdomen zu liegen, wo ich dieselbe bei Moina brachiata und bei einigen Daphnienarten während des Eiaustritts in den Schalenraum direct beobachtete.

Die zuerst von P. E. MÜLLER <sup>1)</sup> für Leptodora und andere Cladoceren nachgewiesene Bildung von Eikammern, in welcher stets die dritte Eizelle zum Ei wird, die drei übrigen als Abortiveier zu Grunde gehen, wiederholt sich auch bei Sida und Verwandten. WEISMANN hebt hervor, dass in jeder Kammer, vom blinden Ende des Ovariums gerechnet die zweite Eizelle durch Dotteraufnahme zum Ei werde; ich finde bei Sida ist es stets die dritte und sehe gleiches von MÜLLER auch für Leptodora und andere Gattungen bemerkt. Sollten hier nach individuellen oder localen Verschiedenheiten Abweichungen der Art möglich sein? oder möchte nicht doch, wie ich annehme, die Angabe MÜLLER's die in allen Fällen zutreffende sein. Uebrigens kehren auch bei allen einheimischen Daphniden, welche Sommereier erzeugen, z. B. bei *D. magna*, *longispina*, *pulex*, bei *Moina brachiata* und den Lynceiden die vierzelligen Kammern sehr bestimmt und regelmässig wieder. Die Angabe LEYDIG's aber, die inzwischen auch in GERSTÄCKER's Bearbeitung der Crustaceen aufgenommen worden ist, dass nämlich erst im Brutraum der Inhalt des Eierstocks zu individuell begrenzten Eiern sich gestalte, vermochte ich auch nach wiederholten Beobachtungen in

1) P. E. MÜLLER, Bidrag til Cladocerernes Forplantningshistorie. Kjöbenhavn 1868.

keinem Falle zu bestätigen, wohl aber glaube ich nunmehr durch genauere Verfolgung der eigenthümlichen hier obwaltenden Vorgänge erklären zu können, wie LEYDIG zu dieser von mir<sup>1)</sup> schon vor vielen Jahren mit vollem Rechte zurückgewiesenen Angabe veranlasst wurde.

An ganz jungen noch mit Nackenorgan und seitlicher Dornreihe der Schale versehenen Exemplaren von *D. magna* findet man jederseits etwas ventralwärts vom Darmcanal einen schmalen zarten Strang, welcher von dem hintern Winkel des Darmes bis etwa zum vordern Ende des langgestreckten letzten Thoracalsegmentes (Segment des letzten Beinpaars) reicht und hier zugespitzt endet. Derselbe stellt die Anlage des Ovariums dar und ist jedenfalls wenngleich wohl in geringerem Umfang schon im Embryo vorhanden, dessen Untersuchung durch die grosse Zahl von ventralen Fettkugeln ausserordentlich erschwert wird. Erst wenn diese an dem jugendlichen Thiere ziemlich aufgebraucht sind, was meist schon am ersten oder zweiten Tage des freien Umherschwimmens geschieht, sind die Bedingungen zum leichten Auffinden und vollständigen Uebersicht des Ovariums gegeben. Im Innern des zartwandigen Stranges liegen von spärlichem Plasma umgeben zahlreiche Kernbläschen mit verhältnissmässig grossem, von hellem Hof umsäumten Kernkörper. An etwas ältern Jugendformen von vielleicht 4 Mm. Länge hat sich der Ovarialstrang (Fig. 45) bedeutend nach vorn verlängert und reicht bis zur Gegend des Herzens. Wahrscheinlich ist das Ovarium durch fortgesetzte Kerntheilung aus wenigen, jederseits vielleicht nur aus einer einzigen Zelle hervorgegangen, die aus einem der Keimblätter sich frühzeitig sonderte, und gleiches möchte auch für die Copepoden und Cirripeden mit überaus ähnlichen Ovarialanlagen gelten. Schon aus diesem Grunde, aber auch mit Rücksicht auf die hofähnliche Umlagerung der einzelnen Kerne von dünnen Protoplasma-hüllen (namentlich deutlich am hintern Ende des Ovariums), möchte ich die Auffassung nicht für glücklich halten, welche freie im Protoplasma eingebettete Kerne annimmt. Ich kann daher WEISMANN nicht unbedingt zustimmen, wenn er für *Leptodora* angiebt, dass sich die Eizellen in der Spitze des Ovariums aus freien Kernen entwickeln. Es handelt sich vielmehr um frühzeitig selbstständig gesonderte Zelleinheiten, deren Kernbläschen von einer dünnen spärlichen Protoplasmaschicht umlagert sind und nicht etwa frei in gemeinsamer Grundsubstanz gelagert, erst spät zur Zellenbegrenzung führen. Der Vorgang kann auch nicht etwa einer freien Zellbildung verglichen werden, sondern ist doch wohl auf eine Form der endogenen Zellvermehrung zurückzuführen.

1) C. CLAUS, Die frei lebenden Copepoden. Leipzig 1863, pag. 54.



An etwas grössern Daphnien (von etwa  $4\frac{1}{4}$  Mm. Länge), bei denen das Haftorgan des Nackens bis auf geringe Reste rückgebildet ist, hat der vordere Abschnitt des Ovariums eine ganz veränderte und zwar grossblasige Beschaffenheit angenommen. Anstatt der frühern kleinen Kerne ist derselbe mit grossen Blasen erfüllt (Fig. 16 und 17). Wahrscheinlich sind diese Bildungen, die sich in dem obern von LEYDIG als Dotterstock unterschiedenen Ovarialstück erhalten, nichts anders als mächtig vergrösserte degenerirte Kerne mit aufgelöstem verflüssigtem Kernkörper, während die umgebenden Plasmaschichten besonders die Maschen des Blasengewebes erfüllen. Hier und da findet man solche Gebilde auch im untern Abschnitt des Ovariums zuweilen noch mit Resten des Nucleolus und gewinnt so bestimmtere Anhaltspunkte für die Deutung ihres Ursprungs.

An ältern Daphnien scheint der Inhalt des hintern Ovarialabschnitts des Keimstocks unter allmählig vorschreitender Grössenzunahme der Keimbläschen successive in den grossblasigen obern Abschnitt vorgerückt, den wir jedoch von dem untern keineswegs scharf abgrenzen können. Während das vordere Ende des Keimstocks anfangs kaum bis zur vordern Grenze des langen fünften Thoracalabschnitts reichte, rücken die Keime allmählig weiter aufwärts. Es sondern sich nämlich die vergrösserten Eizellen in Gruppen von je vier Zellen, oder wenn wir wollen als Ballen schräg oder auch longitudinal gestellter Zellen aus dem anfangs gleichförmigen Inhalt des Keimstocks ab, welche durchaus den Eierfächern oder Kammern von *Sida* entsprechen, und rücken in dem blasigen Abschnitt, den wir als Eierbehälter bezeichnen können, weiter aufwärts vor (Fig. 18), bis sie schliesslich (Fig. 19) schon bei 2 bis  $2\frac{1}{2}$  Mm. langen Weibchen unter steigender Zunahme des Dotters und reicher Aufnahme von Fettkugeln bis zur Herzgegend reichen. Nur der oberste Zipfel bleibt vielleicht stets von der Aufnahme der vierzelligen Eierballen ausgeschlossen. Indessen auch nach unten und hinten breiten sich die Dottermassen der Eifächer an den Seiten der als Keimstock unterschiedenen Region abwärts. Vor der ersten Eierablage scheinen bei *D. magna* nur zwei Eierballen jederseits zur Reife zu gelangen. Dieselben nehmen anfangs nur die ventrale Seite des betreffenden Eileiterabschnitts ein, und werden dorsalwärts von dem grossblasigen Gewebe desselben begrenzt, das aber umsomehr eingeschnürt und verdrängt wird, je weiter die Dotterzunahme und Ablagerung von Fettkugeln in demselben vorschreitet (Fig. 19). Ich war natürlich bemüht nach Analogie von *Leptodora* eine der vier Zellen als die wahre Eizelle, die andern drei als Abortivzellen zu bestimmen, fand aber zu meiner Ueberraschung, dass sich die Ablagerung von Fettkugeln



keineswegs immer auf eine Zelle beschränkt, und dass alle vier Zellen geraume Zeit gleichmässig fortwachsen. Schliesslich werden alle vier Kernblasen verdeckt und wahrscheinlich zum Untergang gebracht, denn ebensowenig wie an den ausgetretenen Eiern im Brutraum, vermochte ich an den zum Austritt reifen Eiern im Eierbehälter ein oder mehrere Keimbläschen nachzuweisen. Während bei *Leptodora* in jeder vierzelligen Eikammer nur ein Ei zur Ausbildung gelangt und die übrigen drei Eizellen zu Grunde gehen, sollte man also glauben, dass bei den Daphniden das Dottermaterial des Eies von allen vier Zellen der Eikammer erzeugt wird, und somit das in den Brutraum übergeführte Sommerei ein Product von vier Eizellen ist, deren Kernblasen noch im Eierbehälter schwinden, eventuell ausgestossen werden. In der That möchten beide Formen der Eibildung bei den Insecten nebeneinander bestehen und die sich einander gegenüberstehenden Meinungen, nach denen bald nur eine Zelle das Ei bildet bald sämtliche Zellen der Eikammer in das Material des Eidotters eingehen, sehr wohl ihre vollkommene Berechtigung haben. Wir werden jedoch sehen, dass auch bei den Daphniden trotz des viel längeren und gleichmässigeren Fortwachsens der Nebenzellen nur eine Zelle und zwar meist die dritte, seltener die zweite als wahre Eizelle in Betracht kommt und die übrigen drei Zellen nicht in das Ei aufgenommen, sondern rückgebildet und abgestossen werden. Auch hier ist es wiederum *Moina brachiata*, welche entscheidenden Aufschluss giebt, während man allerdings bei den Arten der Gattung *Daphnia* und *Lynceus* zu der Ansicht gelangen könnte, dass die drei Nebenzellen als integrirende Theile in den Eidotter übergeführt werden.

Liegen nun mehrere vergrösserte und mit Fettkugeln erfüllte Eikammern hintereinander, so werden die Grenzen derselben undeutlich und man glaubt eine verschmolzene wurstförmige Dottermasse zu sehen, die sich erst nach ihrem Austritt in den Brutraum zu den Eiern individualisirt. Indem LEYDIG den vorausgehenden Stadien keine ausreichende Beachtung schenkte und nur diese Endglieder in der Bildungsgeschichte der Eier vor Augen hatte, wurde er zu der irrthümlichen Auffassung veranlasst, dass sich erst im Brutraum der Inhalt des Eierstocks zu individuell begrenzten Eiern gestalte und dass je nach Umständen die in den Brutraum aus dem Eierstock übergetretene wurstförmige Dottermasse entweder nur ein Ei bilde oder sich in mehrere Portionen abschnüre, von denen jede zu einem Ei werde. In der That aber ist die Zahl der Eier durch die Zahl der vierzelligen Eikammern bestimmt, deren Producte in den Eierbehälter übergetreten, auch in diesem ihre

Einheit und Selbstständigkeit trotz der undeutlich gewordenen Abgrenzung bewahren.

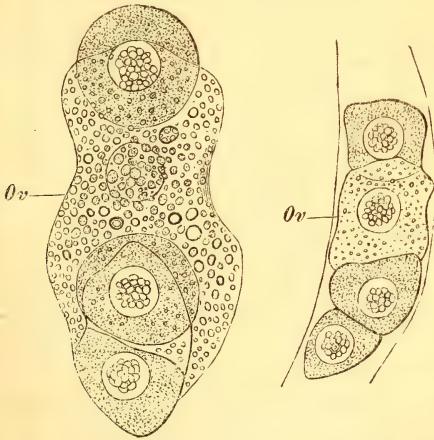
Bei kleinern Daphniden, welche überhaupt nur zwei Eier in den Brutraum eintreten lassen und demnach in jedem Ovarium nur ein einziges Ei zur Reife bringen, ist es ein einziger vierzelliger Ovarialkörper, der im Endabschnitt seiner Ausbildung entgegengieht. Dasselbe trifft für die kleinen *Lynceiden* zu, bei denen sogar beide Ovarien in der Production je eines Eies alterniren. Sieht man sich z. B. die beiden Ovarien von *Lynceus (Pleuroxus) trigonellus* O. Fr. Müll. an, so findet man in der Regel beide von ungleicher Ausdehnung und nur in dem der einen Seite den vierzelligen Ovarialkörper bedeutend vergrössert und mit Fettkugeln erfüllt, welche in allen vier Zellen gleichmässig zur Ablagerung kommen (Fig. 24 und 22 EK). Später werden auch hier die vier grossen Keimbläschen völlig verdeckt und zuletzt aufgelöst (oder ausgestossen). Ein so klar vorliegender Fall wie der von *Lynceus trigonellus*, den man zu jeder Zeit hundertfach bestätigen kann, schliesst meines Erachtens jede andere Deutung aus und beweist, dass jedes Ei einen vierzelligen Ovarialkörper voraussetzt.

Bei den Daphniden würde man immerhin dem grossblasigen Gewebe des Eibehälters bei der Dotterbereitung eine wesentliche Rolle zuschreiben können. Man würde sich etwa vorstellen, dass dasselbe die Ueberführung der Dottersubstanz und insbesondere des Fettes aus den Säften in die Eikörper vermittelt und Anhaltspunkte für diese Auffassung in dem Auftreten von Fettkugeln theils zwischen den Blasen theils in der Flüssigkeit der Blasen selbst finden. Indessen scheint mir die Bedeutung des blasigen Gewebes vornehmlich wohl darin zu bestehen, die leichte Verschiebbarkeit und Beweglichkeit der Eikörper zu ermöglichen, das Fortrücken von Wintereiern neben einer grossen Zahl vorausliegender unreifer Eikörper und wiederum die Austreibung am hintern Abschnitt des Ovariums in den Brutraum zu unterstützen. Was WEISMANN für *Leptodora*, deren reife Eikammern vom Ausführungsgang am weitesten entfernt liegen, als schwierigen Ausleitungsmechanismus hervorhebt, hat auch für *Daphnia* volle Geltung. Es quetschen sich auch hier die austretenden Eier zwischen den Eikammern und der Hülle des Eierstocks aus der engen Oeffnung in den Brutraum durch.

Nach dem Austritt der Eier in den Brutraum bleiben in dem leeren Eierbehälter, zwischen dem wieder mächtig hervortretenden grossblasigen Gewebe einzelne feinkörnige Plasmaballen zurück (Fig. 19 Kb), die kaum etwas anders als die Ueberreste der drei Nebenzellen der Ovarialkörper vorstellen können. Uebrigens treten gelegentlich solche Ueberreste zugleich mit den Eiern in den Brutraum.



Bei *Moina brachiata* bilden sich in jedem Ovarium meist zwei vierzellige Ovarialkörper zu Eiern aus. Fast stets ist es die dritte Zelle, welche von einem bestimmten Stadium an eine bedeutende Grössenzunahme erfährt. Während sich die grosse Kernblase mit ihrem granulirten Inhalt — zahlreichen zu einer Kernkörpermasse zusammengeballten Körnern, von einer hellen Flüssigkeit umlagert — in allen vier Zellen übereinstimmend verhält, treten in dem Plasma der dritten Zelle oder Eizelle eine Menge kleiner Körnchen und Kügelchen auf, durch welche anfangs eine Trübung des Plasmas, später eine mehr oder minder intensive violette Färbung des Dotters hervorgerufen wird. Der sich färbende Dotter nimmt nun so bedeutend an Masse zu, dass die an beiden Polen des Eies gelegenen Zellen von dem Dotter theilweise oder vollständig überwachsen zu werden scheinen, indessen bleiben dieselben ausserhalb der Dottersubstanz der Eizelle dieser angelagert, bewahren aber lange Zeit ihren ansehnlichen Umfang, um erst kurz vor der Reife des Eies rückgebildet zu werden (vergl. die beiden Holzschnitte, welche zwei auf verschiedener Stufe der Entwicklung begriffene Ovarialkörper mit der Eizelle und den drei grossen Nebenzellen darstellen).



Recht häufig und zwar regelmässig gegen Ende jeder Brutperiode findet man im Brutraum verschiedener Daphniden neben den ausgeschlüpften zur Geburt reifen Jungen zusammengerollte Blätter von gestreckter Form, die nichts anders als Eihäute sind. LEYDIG erklärt sich das Vorkommen derselben durch die Annahme, dass das eine oder andere Ei sich wieder auflöse und dann nur die Schale übrig bleibe. Es ist jedoch leicht zu zeigen und wenn ich nicht irre, ist bereits auch von A. DOHRN darauf hingewiesen, dass der Embryo längere Zeit vor der Geburt die zarte ihn umgebende Hülle im Brutraum abstreift.



Das Auftreten dieser zusammengerollten Gebilde ist also eine ganz normale Erscheinung.

Die Stelle, an welcher die reifen Eier aus dem Eibehälter in den Brutraum austreten, bei *Sida* so deutlich und scharf am Ende des Eileiters hinten am Abdomen nachweisbar, markirt sich bei *Daphnia* keineswegs so bestimmt als Oeffnung des Ovariums. Ich habe mich gar oft vergebens bemüht, an dem von LEYDIG für *D. longispina* bestimmt bezeichneten Punkte eine Oeffnung zu finden. Hier liegt ja auch bei *Daphnia* der blinde Endabschnitt des Ovariums, welcher bei *Sida* die fast umgekehrte Lage hat, und würde man demgemäss und mit Rücksicht auf die Lage der reifen Eier in der vordern Region der Bruthöhle eher an dem Eierbehälter die Mündungsstelle aufzusuchen haben. Hier findet sich zudem auch dicht unter der Herzgegend ein kleines nach dem Brutraum gerichtetes Divertikel des Eibehälters, welches man leicht als Ausführungsgang desselben zu betrachten geneigt ist.

In der That liegt jedoch die Ausmündungsöffnung am hintern Ende des Ovariums, und ich kann LEYDIG's Angabe über den Austritt des Ovarialinhalts von *D. longispina* in den Brutraum durch wiederholte an derselben Art und an mehreren anderen *Daphnien*, insbesondere *Moina brachiata* gemachten Beobachtungen durchaus bestätigen.

Bekanntlich giebt es aber noch eine zweite Form von Eiern, die der feinkörnigen dunkeln Wintereier, deren Auftreten mit einer eigenthümlichen sattelförmigen Verdickung des Rückentheils der Schale, der sog. Ehippialbildung zusammenfällt. Versuche früherer Beobachter, die überaus leicht zu bestätigen sind, haben bereits ausser Zweifel gestellt, dass ein und dieselben Weibchen Sommereier und Wintereier in rascher Aufeinanderfolge produciren, meist in der Art, dass es nach einer mehrmaligen Erzeugung von Sommereiern, welche sich zu Embryonen im Brutraum ausbilden, zur Production von Ehippien kommt, die auch in mehrfacher Aufeinanderfolge mit der jedesmaligen Abstreifung der Haut von Neuem gebildet, je zwei Wintereier aus dem Ovarium aufnehmen, bis endlich wieder die Entstehung von Sommereiern und die Erzeugung lebendiger Brut wiederkehrt. In der freien Natur mögen in der Regel zur Zeit des Spätsommers und im Herbst mit dem Erscheinen der Männchen die normalen Bedingungen für das Auftreten der Ehippien und Wintereier gegeben sein; bei *Daphnien*, welche man in aufeinander folgenden Generationen im Zimmer hält, beziehungsweise im eingetrockneten Schlamm gezogen hat, findet man Männchen und Ehippien zu jeder Jahreszeit. Dies gleichzeitige Auftreten von Männchen und Ehippialeiern hat zu der Meinung Anlass gegeben, dass die Weibchen an ihren parthenogenetischen Bruten der Sommereier in Folge der Be-

gattung Ehippialeier ablegten und dass diese die befruchteten Eier seien; indessen weiss man bislang über den Vorgang der Befruchtung überhaupt nichts sicheres. Ohne von vornherein die Richtigkeit jener Vorstellung bezweifeln zu wollen, haben wir doch vorläufig im Auge zu behalten, dass nach zuverlässigen ältern Beobachtungen Weibchen, welche sofort nach der Geburt gesondert und durch Isolirung von der Begattung ausgeschlossen waren, zu gleicher Zeit mit den begatteten Weibchen Ehippien ansetzten, nach RAMDOHR freilich ohne Eintritt von Wintereiern in den Ehippialraum, nach JURINE jedoch mit aufgenommenen Ehippialeiern. Ob letztere freilich auch zur Entwicklung gelangten, darüber erhalten wir keine Auskunft und dürfen wohl unsere Zweifel aufrecht erhalten. Nach Massgabe der gegenwärtig vorliegenden thatsächlichen Grundlage steht also nur das fest, dass die Production von Ehippien nicht von dem Auftreten der Männchen und von dem Einfluss der Begattung abhängt, während es als wahrscheinlich zu bezeichnen ist, 1) dass die Zeugung von Wintereiern oder Ehippialeiern ebenfalls nicht an den Einfluss der Begattung geknüpft ist und 2) dass die Entwicklungsfähigkeit der Wintereier von der vorausgegangenen Begattung und Befruchtung bedingt wird.

Die Bildung des Wintereies setzt keineswegs, wie man aus WEIS-MANN'S Angabe über *Leptodora* hätte erwarten sollen, eine besondere Structurdifferenz des bezüglichen Ovarialabschnitts, etwa eine Follikelbildung mit Epithelialbelag voraus, sondern knüpft an den gleichen vierzelligen Eikörper an, aus welchem das Sommerei Entstehung nimmt; doch gehört derselbe vielleicht stets einem bestimmten, dem hintern Blindtheil genäherten Ovarialabschnitt an und zeigt schon frühzeitig in dem Auftreten feiner Körnchen in der Substanz des Dotters, eine Abweichung von dem Verhalten der vorausliegenden Eikammern. Die Stelle des Ovariums, an welcher das Winterei erzeugt wird, liegt in der hintern Partie des fünften Thoracalsegments also etwa in der Höhe des fünften Beinpaares, von hier aus erstreckt sich der wachsende Eikörper weit nach vorn in die vorausgehenden Segmente, in denen noch und zwar in dem blasigen Gewebe eingebettet eine geringere oder grössere Zahl Ovarialkörper für Sommerei liegen können (Fig. 4). Häufig vielleicht normal hat das Daphnienweibchen eine Anzahl von Sommereierbruten absolvirt, und man sieht dann schon, bevor es zur Bildung eines Wintereies kommt, die Stelle des Ovariums durch die Grösse des Ovarialkörpers, dessen Kerne die vorausgehenden um das vielfache übertreffen, angedeutet. Es kann aber auch, wie ich an *D. similis* bemerkt zu haben glaube, die Thätigkeit des Weibchens sogleich mit der Bildung eines Wintereies beginnen, vor welchem dann einige kleine latente oder



auch wohl später zu Grunde gehende Körper für Sommereier liegen, wahrscheinlich wenn die Begattung und Befruchtung frühzeitig stattgefunden hat. Nun war es mir wichtig zu bestimmen, ob auch in dem sich meist bedeutend streckenden vierzelligen Ovarialkörper des Wintereies die Körnchenablagerung nur in einer oder in allen vier Zellen stattfindet und ob die Analogie der Genese mit dem Sommerei eine vollständige ist. Soweit ich bisher die Entstehung des Wintereies für *D. magna* und *similis* verfolgen konnte, war es mir nicht möglich ein wesentlich abweichendes Verhalten der Zellen nachzuweisen. Ich gebe indessen gern zu, dass meine Beobachtungen noch manche Lücken enthalten und umsomehr einer Vervollständigung und Ergänzung bedürfen, als ich über die Frage der Befruchtung zu keinerlei entscheidenden Ergebnissen gelangte. Ist die Begattung beider Geschlechter eine bloss äusserliche oder führt sie, wie ich als viel wahrscheinlicher als nahezu gewiss betrachte, zum Eintritt der Samenkörper in den weiblichen Geschlechtsapparat? dann aber, in welchen Theil desselben, in den Eierbehälter, oder in den Ovarialblindschlauch? Oder ist etwa wie bei den Copepoden ein besonderer Befruchtungscanal vorhanden, der mit mehr medianer Oeffnung vielleicht am fünften Thoracalsegment oder an der Basis des Abdomens beginnt, und das Sperma gerade zu der Gegend des Ovariums leitet, aus welcher in allmäliger Folge ein Winterei nach dem andern hervorgeht? Diese sich mir aufdrängenden Fragen vermag ich vorläufig nicht zu beantworten, hoffe aber in nächster Zeit, sobald sich von Neuem reiches Material zur Vergleichung bietet, auf dieselben zurückzukommen.

Das eben in den Brutraum eingetretene Sommerei ist bekanntlich anfangs membranlos und gewinnt erst nachher eine wenn auch zarte Hülle, die somit, ähnlich wie bei *Argulus*, nichts anderes als ein Ausscheidungsproduct der Dottersubstanz sein kann. Der nun folgende totale Furchungsprocess, die Bildung der peripherischen einschichtigen Keimhaut, ihre Verdickung und Fortbildung zur Embryonalanlage, sowie die weitere Embryonalentwicklung ist am schönsten an den kuglig ovalen, violett gefärbten Sommereiern von *Moina brachiata* zu verfolgen. Ich erwähne die embryonale Entwicklung dieser Form vornehmlich deshalb, weil dieselbe unmittelbare Beziehungen zur *Naupliusmetamorphose* der Phyllopoden darbietet, die sich nirgends so vollständig als an den *Moina*-Embryonen innerhalb des Brutraumes, wenn auch modificirt und abgekürzt, wiederholt. Die *Naupliusform* des *Moina*-Embryos<sup>1)</sup> ist überaus gestreckt und erinnert in

1) Der Brutraum der Schale wird keineswegs, wie LEYDIG darstellt, ausschliesslich von einer Leiste an der Innenfläche der Schale umgrenzt und abge-



der Leibesform an die freien Naupliuslarven von *Branchipus*, wenn freilich auch sowohl das unpaare Auge wie die Borstenanhänge der Gliedmassen nicht zur Anlage kommen und auch der Taster der Mandibeln als Tastanhang hinwegfällt.

Mit dem weiteren Wachsthum streckt sich der hintere Leibesabschnitt und erfährt eine fast ringförmige Einschnürung, durch welche sich die Kieferregion von dem breiteren Thoracalabschnitt abgrenzt. An dem letzteren sondern sich der Reihe nach von vorn nach hinten als ringförmige Erhebungen die Segmente und Gliedmassenwülste derselben, bevor noch die geringste Spur der Schalenduplicatur hervorgetreten ist. Diese erhebt sich erst, wenn an dem wurmförmigen etwas dorsalwärts gekrümmten Embryo die Anlage des fünften Beinpaares bemerkbar wird, als paarige Duplicatur des Integuments, an der Rückenfläche der mit zwei Kieferpaaren versehenen Maxillarregion, um allmählig den hinteren Leibesabschnitt zu überwachsen. Eine eingehendere Darstellung der Embryonalentwicklung der Daphniden behalte ich mir für eine spätere Gelegenheit vor.

Die Hoden, welche nach Form und Lage zu den Seiten des Darmes genau die Ovarien wiederholen, münden bei dem Männchen von *Daphnia similis* am Ende des Postabdomens unmittelbar vor den Endkrallen mittelst eines muskulösen Ductus ejaculatorius nach aussen (Fig. 2). Die Samenkörper, bei vielen Cladoceren kleine Stäbchen, sollen nach LEYDIG bei einzelnen Arten grosse Strahlencellen vorstellen, welche an die Strahlencellen der Decapoden erinnern. Ich muss gestehen, dass mir nach Beobachtungen an *Moina brachiata* diese Deutung überaus zweifelhaft geworden ist, obwohl ich noch zu keinem vollen Abschluss meiner Anschauung gelangt bin. Im Hodenschlauche dieser Männchen finden sich in spärlicher Zahl *Actinophrys*-ähnliche Gebilde mit zahlreichen feinen Strahlenfortsätzen, ganz ähnlich wie sie LEYDIG (Fig. 76) für *D. rectirostris* abgebildet hat. Im Centrum jedes Körpers liegt ein bläschenförmiger Kern, in der Peripherie desselben aber eine grosse Zahl glänzender Körperchen, die als Köpfchen zu den einzelnen Strahlen zu gehören scheinen. Wir würden es demgemäss nicht etwa mit einfachen Strahlencellen, sondern vielmehr mit Ballen von Samenfäden, welche sich aus einer Samenmut-

schlossen; vielmehr dient zum Abschluss noch eine zweite hufeisenförmige Leiste am Rücken des Thierkörpers, welche morphologisch aus dem verbreiterten, aber sehr kurz gebliebenen vorderen Zipfel des Abdomens hervorgegangen ist. Die drei Abdominalsegmente mit ihren Zipfelanlagen sind anfangs bei *Moina* ganz ähnlich gesondert wie bei *Daphnia*.

terzelle entwickelten, zu thun haben. Diese Deutung muss ich, zumal im Hinblick auf die Samenkörper von *Sida* (vergl. LEYDIG Fig. 49) für die richtige halten.

Wien, Anfang März 1876.

## Erklärung der Abbildungen.

### Taf. XXV.

Fig. 1. *Daphnia similis* Cls (aus eingetrocknetem Schlamm der Umgebung Jerusalems gezogen). Kleines noch junges Weibchen von 2 Mm. Länge, im Begriffe des ersten Ansatzes zur Bildung eines Winteres. Die Sculptur der Schale ist nicht eingezeichnet, um das Bild der innern Organisation nicht zu beeinträchtigen. *C*, Herz. *FI—FV*, die fünf Beinpaare. *ThS<sup>3</sup> + ThS<sup>2</sup>*, drittes und zweites Thoracalsegment. *ThS<sup>4</sup>*, viertes, *ThS<sup>5</sup>* fünftes Thoracalsegment. *AS<sup>1</sup> — AS<sup>3</sup>*, die drei Abdominalsegmente. *N*, Nerv zur Tastborste am Postabdomen. *BrR*, Brutraum. *SD*, Schalendrüse. *LH*, Leberhörnchen.

Fig. 2. Männchen derselben Art von  $1\frac{1}{4}$  Mm. Länge. Die Schalensculptur nur am Rücken des Kopfes ausgeführt. *DE*, Ductus ejaculatorius. *ED*, Enddarm. *T*, Hoden.

Fig. 2'. Antenne eines ausgewachsenen Männchens stark vergrößert. *M*, Muskel. *Ma*, Matrix des Tastgriffels. *GA'*, Antennenganglion.

Fig. 3. Dorsale Sculptur der Schale in der Gegend der Kopfkaputze. *Cr*, Seitliche Firste.

Fig. 4. Polygonale Felderung der Schale mit unterliegenden Zellen der Subcuticularschicht, circa 300fach vergrößert, vom Kopftintegument.

Fig. 5. Schnabelstück vom Kopf eines jungen Männchens. *FS*, frontales Sinnesorgan. *O'*, unpaares Auge. *GA'*, Ganglion der Vorderantenne.

Fig. 6. Schwanzborste mit Matricalkörper *M* und zutretenden Nerven *N*, welcher zwei Ganglienzellen (*G*) bildet und dann zwischen die Matricalzellen eintritt.

### Tafel XXVI.

Fig. 7. Daphnidenherz. Fig. 7 *a*. Herz von *Moina brachiata* in seitlicher Lage. *Si*, pericardialer Blutsinus. *S. Du*, Schalenduplicatur. *BR*, Brutraum. *D*, Darmwand. *M*, Mandibelmuskel. Fig. 7 *b*. Dasselbe von der Rückenseite aus dargestellt mit den beiden seitlichen Ostien *SO*. Fig. 7 *c*. Herz von *Daphnia magna* in seitlicher Lage. *D*, Darmwand. *BF*, Bindegewebssuspensorien mit Kernen und Fettzellen. *V*, Klappe am Ostium arteriosum. *dS*, dorsales, *vS*, ventrales Suspensorium eine Art Aortenraum begrenzend, letzteres klappenartig schwingend. Fig. 7 *d*, Herz von *D. sima* (*Simocephalus*) halbschräg vom Rücken, darüber das Haftorgan *HO*.

Fig. 8. Kopfsegment mit Gehirn und Auge von *D. magna* in seitlicher Lage. *OH*, Heber der Oberlippe, auf dem das Gehirn gewissermassen reitet. *L, L'*, Ligamente zur Befestigung der Augenkapsel. *o'*, Nebenaugen mit seinem untern knieförmig gebogenen und seinen paarigen oberen Nerven. *FS*, frontales Sinnesorgan. *MZ*, Muskel-

zellen als Recti superiores, inferiores und laterales. *M*, Schlundheber und Dilator der Speiseröhre. *N'*, Nerv des Nackenorgans. *NA'*, Nerv der sog. Tastantenne. *K*, Kugeln des Hirns, der durch den peripherischen Mantel von Ganglienzellen hindurchschimmert.

Fig. 9. Kopfpartei von *D. similis* in seitlicher Lage circa 300fach vergrössert. *Md*, Mandibel. *BM*, Längsstamm des Bauchmarks. *LH*, Leberhörnchen. *HG*, Hautganglienzellen der Nackengegend. *A'*, Tastantenne. *Dz*, Gruppe von Cylinderzellen am Schnabel. *NA''*, Nerv der zweiten Antenne. *N'''*, zweiter Nerv derselben. *UL*, Unterlippe. *Oe*, Mundöffnung. *LD*, Lippendrüsen. *MD*, Magendarm. Die übrigen Buchstaben wie in Fig. 8.

Fig. 10. Vorderer Abschnitt des Nervencentrums von *D. similis* von der Bauchseite aus betrachtet. *GO'*, unpaarer oberer Theil des Ganglion opticum mit den ausstrahlenden Nerven der Retina. *GO*, paariger Theil desselben. *NO*, Sehnerv. *N', N'*, die beiden Nerven des Sinnesorgans der Nackengegend, zwischen ihrem Ursprung erheben sich die drei Nerven des unpaaren Auges. *NA'*, Nerv der Tastantenne. *K*, Kugeln. *OK*, ovaler Kern. *SC*, Schlundcommissur. *NA''*, Nervenstamm der grossen Ruderantennen aus dem untern Schlundganglion entspringend.

Fig. 11. Haftorgan von *Sida crystallina* stark vergrössert, von der Fläche aus dargestellt. *UH*, unpaares Haftorgan am Kopf mit der zelligen Matricalplatte *MP* und dem hufeisenförmigen Falz, aus welchem der Haftkitt hervorragt. *W*, wulstförmige Erhebung. *PH*, paariges Haftorgan am obern Ende der Schale hinter der Abgrenzung des Kopfes. *K*, Kittlage am vordern Rande. Fig. 11'. Dasselbe in seitlicher Lage. *MR*, Retractor des Wulstes beziehungsweise der Grube. *GZ*, die eigenthümlich modificirten Ganglienzellen des Sinnesorganes der Nackengegend. Fig. 11''. Eine Zelle der Matricalplatte des Kittes circa 400fach vergrössert.

Fig. 12. Saugnapfrudiment (Nackenorgan) einer neugeborenen *Daphnia magna* zwischen dem obern (*M*) und untern (*M'*) Muskel der Schwimmfussantenne. *HO*, Haftorgan. Fig. 12'. Saugnapfrudiment eines zur Geburt reifen Embryos von *D. longispina*. *C*, Herz.

#### Tafel XXVII.

Fig. 13. Vorderer Theil der Speiseröhre (Pharynx) von *Leptodora*, um die kräftigen Ringmuskeln (*RM*) zu zeigen, zwischen denen die Bündel der Dilatoren sich befestigen. *J*, Intima. Fig. 13'. Ein Stück der langen engen Speiseröhre. Man sieht die gefaltete Intima (*J*), da wo die Ringmuskeln erschlafft sind, mächtig ausgedehnt, die Ringmuskeln und die äussere Serosa (*S*), wie sie auch den Darm der Daphniden in ganzem Verlaufe überkleidet.

Fig. 14. Kiemensäckchen des fünften Beinpaars von *D. magna* circa 300fach vergrössert mit Ueberosmiumsäure behandelt. *Oa*, ostium afferens. *Oe*, ostium efferens. *M*, Muskel.

Fig. 15. Ovarialanlage einer jungen *Daphnia magna*. *MFV*, die mächtigen Längsmuskeln des fünften Beinpaars bezeichnend. Eine Anzahl von Muskelgruppen zur Orientirung der Lage.

Fig. 16. Dieselbe von einem etwas grössern Exemplar von  $4\frac{1}{4}$  Mm. Länge, mit Sonderung eines vordern blasigen Abschnitts (Eierbehälters) *Eb* und des die Eizellen erzeugenden Keimstocks.

Fig. 17. Dieselbe zwischen Darm (*D*) und Bauchmuskulatur in natürlicher Lage eingezeichnet. Die Thoracal- und Abdominalsegmente, Herz und schleifenförmige Schalendrüse sind wie in Fig. 4 bezeichnet *Br*<sup>3</sup>, *Br*<sup>4</sup>, *Br*<sup>5</sup> die Kiemensäckchen des dritten bis fünften Beinpaars.



Fig. 18. Ovarium eines etwas grössern Exemplares von circa  $1\frac{3}{4}$  Mm. Länge. Man sieht drei je vierzellige Ovarialkörper *EK* am Anfang des blasigen Eierbehälters aus der Substanz des Keimstocks gesondert. *VDW*, vordere Darmwandung.

Fig. 19. Ovarium einer 2 Mm. langen *Daphnia magna* vor Ablage der ersten Brut von Sommereiern, die aus den beiden sich bereits mit Fettkugeln füllenden obern Ovarialkörpern hervorgehen. *C*, Herz. *WE*, Stelle des Ovariums, an der die Körper, welche Wintereier liefern, auftreten. *M*, querer Muskel in der hintern Herzgegend an dem dorsalen wahrscheinlich zur Ausführung dienenden Divertikel. *RW*, Rückenwand.

Fig. 20. Ovarium nach dem Austritt der ersten Sommereier aus dem Eibehälter in den Brutraum. *Pk*, Plasmakugeln im Eibehälter.

Fig. 21. *Pleuroxus trigonellus*. Weibchen stark vergrössert, von der linken Seite betrachtet. *Cs*, Blinddarm. *CD*, wurmförmiger Anhang desselben. *EK*, Ovarialkörper. *HO'* und *HO''*, die beiden kleinen Haftnäpfe in der Herzgegend. Die übrigen Buchstaben wie Fig. 1.

Fig. 22. Dasselbe von der rechten Seite. *C*, Herz. *SD*, Schalendrüse. *Ov*, Ovarium mit einem vierzelligen Eikörper.

Fig. 23. Sinnesorgan des Nackens von *D. longispina* mit den paarweise vereinten gangliösen Zellen und den scheibenförmigen fettglänzenden Gebilden (Gerrinnungsproducten?) zwischen denselben. *Cr*, Firste des Kopfdachs.

#### Tafel XXVIII.

Fig. 24. Erstes Bein des Weibchens von *D. similis* von der innern Seite betrachtet. Die Zahlen bedeuten die Glieder. *Br*, Branchialsäckchen. Fig. 24'. Dasselbe eines Männchens.

Fig. 25. Zweites Bein des Weibchens von der innern Seite betrachtet. *CL*, Coxal- oder Kieferlappen = 1 Glied. *Re*, Aussenast. *Ri*, Innenast.

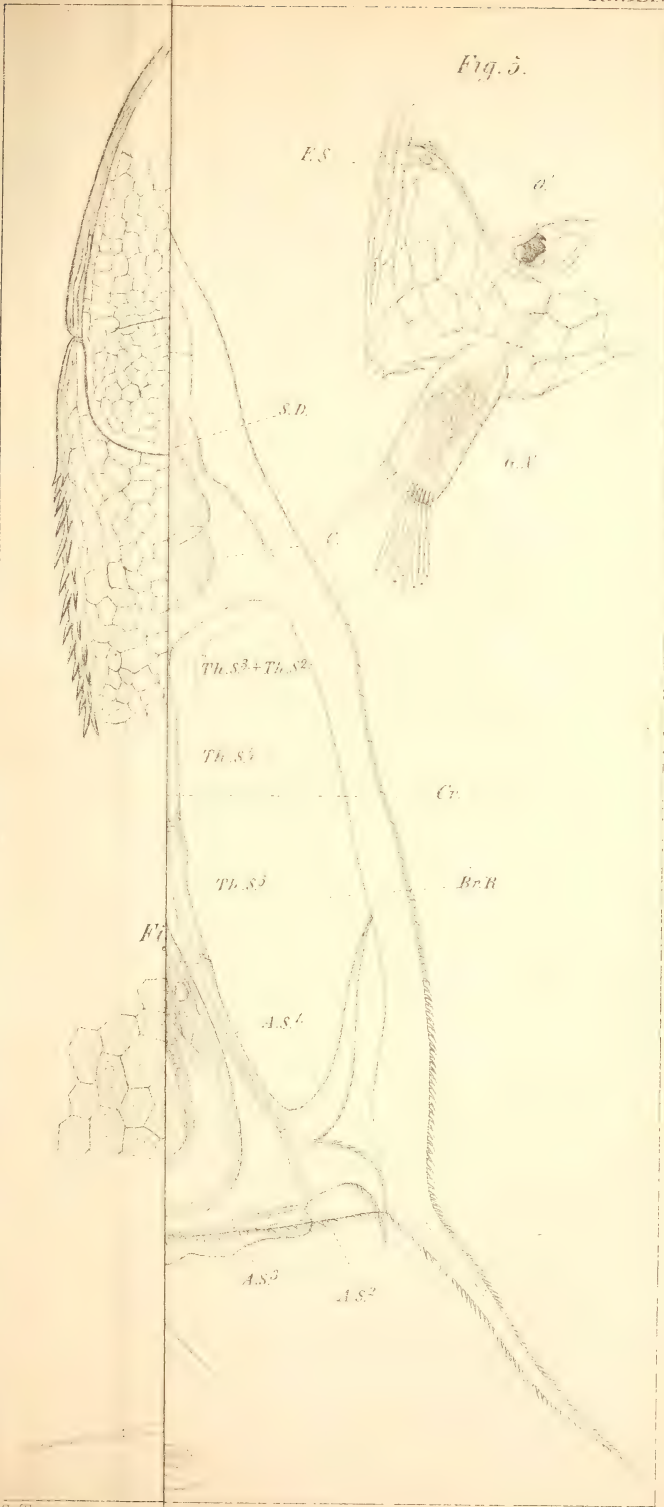
Fig. 26. Drittes Bein des Weibchens von der äussern Fläche aus dargestellt. *StL*, Stammlappen der Rückenseite. *CL*, der über den Stamm ausgedehnte fächerförmige Coxallappen. *Ri*, innerer Ast. *Re*, Aussenast mit dem Matrikalkörper der Borsten. *Br*, Kiemensäckchen mit der Fettzellengruppe. *M*, Muskeln. Fig. 62'. Innerer Ast desselben Gliedmassenpaares nach Entfernung des grossen fächerförmigen Lappens.

Fig. 27. Viertes Bein der andern Seite in gleicher Lage.

Fig. 28. Fünftes Bein von der äussern Seite betrachtet.

Fig. 29. Maxille desselben.

Fig. 5.

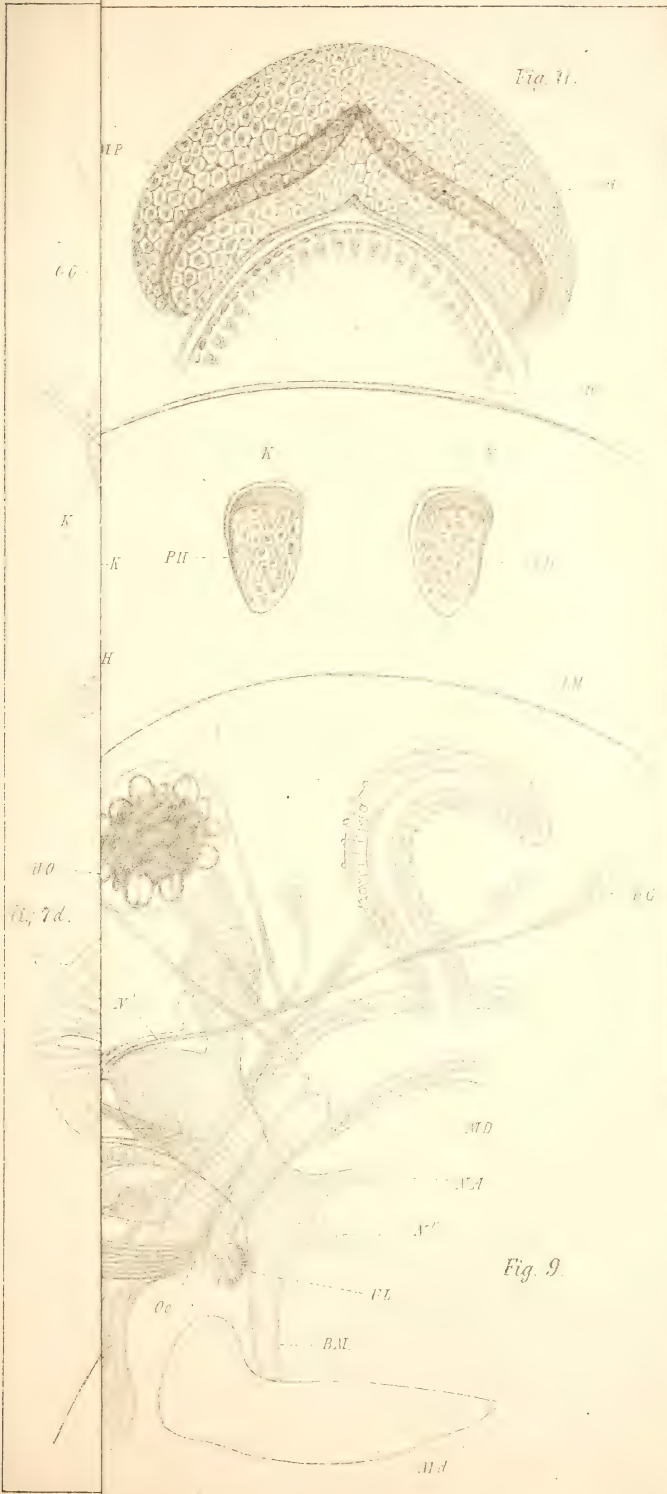


















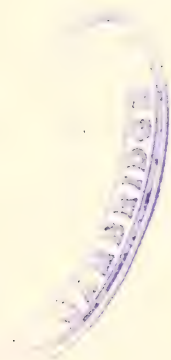




Fig. 21.

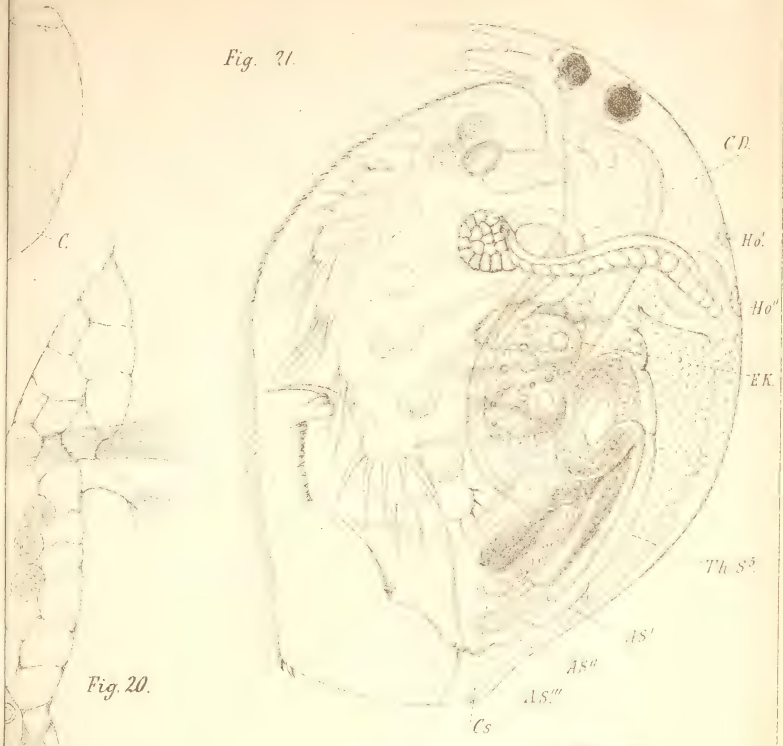


Fig. 20.

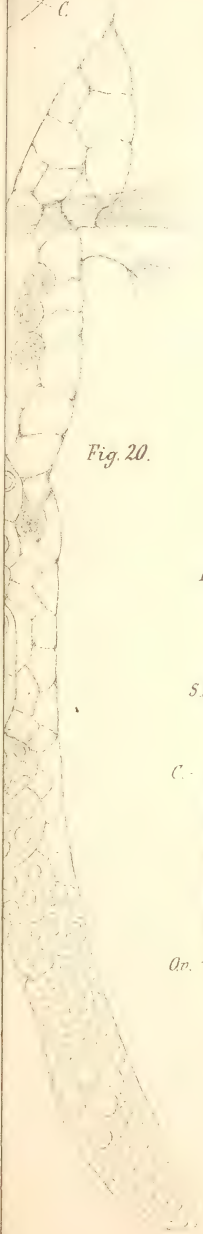


Fig. 22.

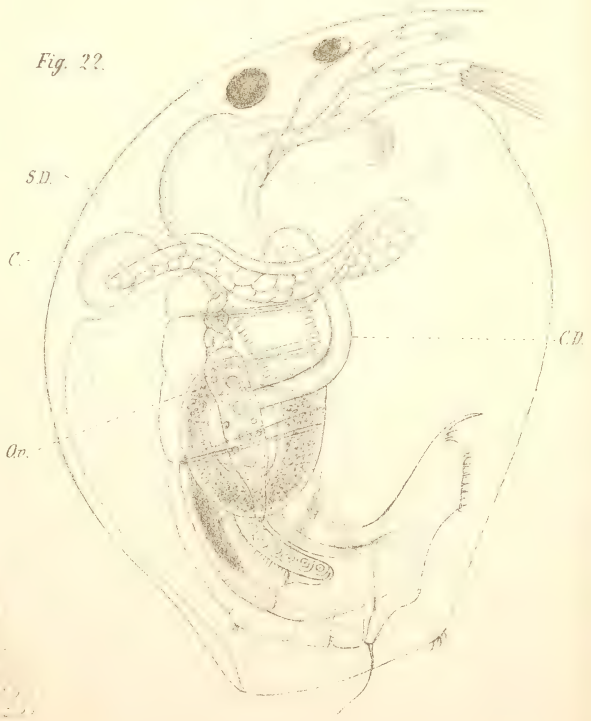










Fig. 20.

PL.

AC

Br.

Rf.

SLI.

Br.

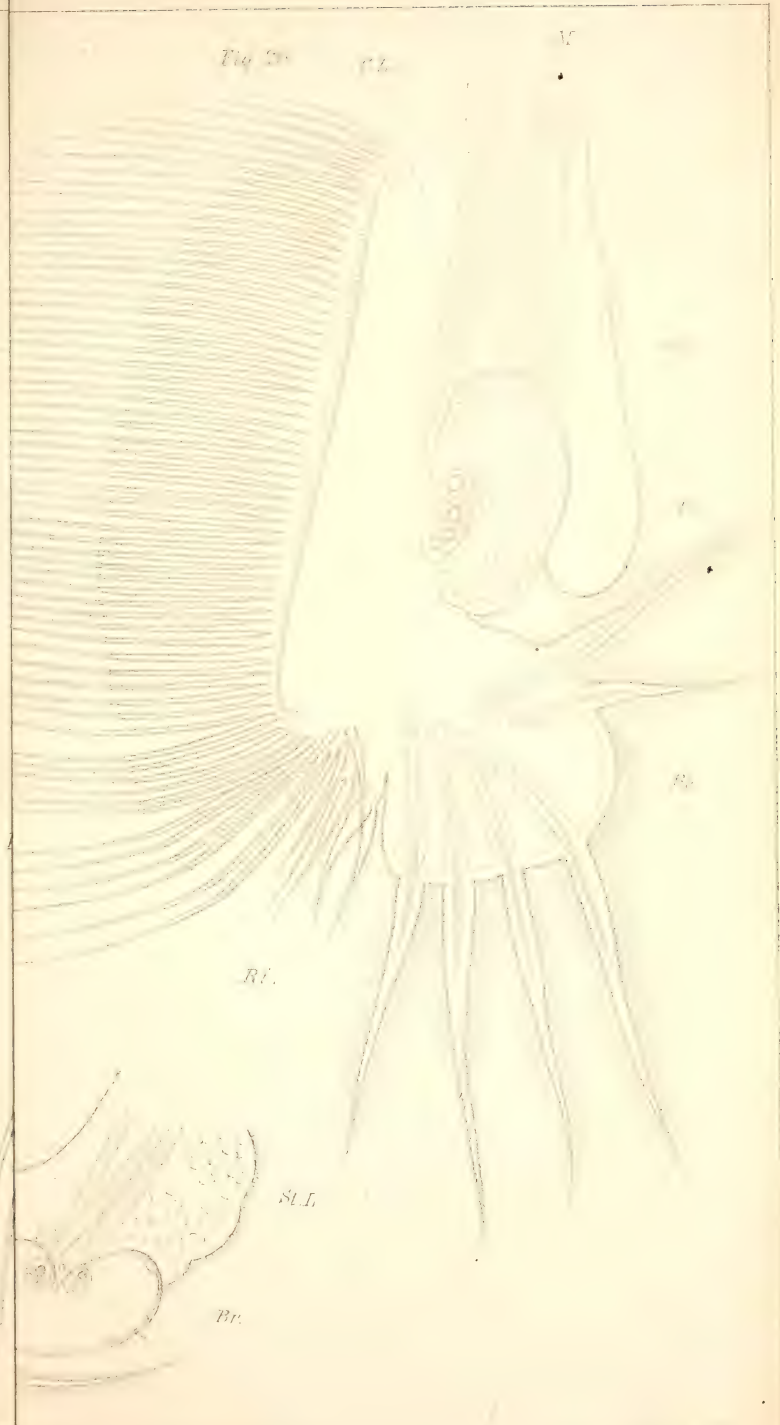






Fig 21



Fig 20'



Fig 22



Fig 23

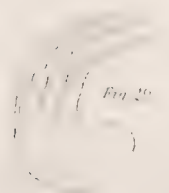


Fig 24



25



Fig 26



Fig 28





# Tiarella singularis, ein neuer Hydroidpolyp.

Von

Franz Eilhard Schulze.

---

Mit Tafel XXIX u. XXX.

---

Als ich im April des Jahres 1875 in der von der K. K. Oesterreichischen Regierung in Triest neu errichteten zoologischen Station nach Beendigung der ersten Einrichtungsarbeiten auch wissenschaftlichen Studien mich hingeben durfte, stiess ich gleich anfangs auf einen sehr eigenthümlichen, meines Wissens bisher noch nicht beobachteten kleinen Hydroidpolypen, welchen ich, nicht nur weil ich ihn für neu hielt, sondern besonders weil er einige bei Meereshydroiden bisher nicht bekannte Organisations- und Fortpflanzungsverhältnisse zeigte, einer specielleren Untersuchung unterzog, deren Ergebnisse ich hier mittheile.

Das im Allgemeinen keulenförmig gestaltete, blassrosa gefärbte und nur etwa 2 Mm. lange Thierchen besteht aus einem einzigen Hydranthen von circa 1 Mm. Länge, welcher auf einem ungefähr gleichlangen, dünnen, geraden Stiele, dem Hydrocaulus endständig aufsitzt.

Ich habe dasselbe stets ganz isolirt auf Cystosirabüschem, welche nahe der Küste in der Bai von Muggia an der Meeresoberfläche herumtrieben, hier jedoch während einiger Wochen ziemlich häufig gefunden. Dann war es plötzlich verschwunden und wurde später nicht wieder aufgefunden.

Den anfangs von mir selbst gehegten Verdacht, dass es sich um eine Jugendform irgend eines grösseren Hydroidpolypenstockes handeln könnte, muss ich aus später sich ergebenden Gründen von vornherein



als durchaus unberechtigt zurückweisen und die von mir untersuchten Thiere für völlig ausgewachsen erklären.

Ich werde zunächst Gestalt, Bau und histiologische Structur des Trophosomes und dessen einzelner Theile besprechen, sodann dasjenige berichten, was ich von dem Gonosome und den Fortpflanzungsverhältnissen des Thieres überhaupt habe ermitteln können, und schliesslich über die systematische Stellung desselben meine Ansicht mittheilen.

### Das Trophosom.

Das ganze Hydrophyton wird, da eine Hydrorhiza fehlt, durch den circa 4 Mm. langen drehrunden geraden Stiel, den Hydrocaulus repräsentirt, welcher, mit einer kleinen, scheibenförmigen, rundlichen Fussplatte auf der Unterlage befestigt, sich senkrecht zu deren Oberfläche erhebt, ganz gleichmässig, etwa um das Doppelte seines unteren Durchmessers, nach oben zunimmt und sodann ziemlich plötzlich mit einer trompetenförmigen Verbreiterung direct in den verhältnissmässig breiten Basaltheil des Hydranthen übergeht.

#### 1. Das Perisarc.

An dem Perisarc, d. h. an der das Coenosarc (den Weichkörper des Stieles) umhüllenden chitinartigen Masse kann man eine innere, festere Partie, welche als dünnwandige Röhre etwa die untere Hälfte des Coenosarc eng umschliesst und sich unten zu einer festen Fussplatte verbreitert, von einer viel voluminöseren, weichen, fast gallertartigen äusseren Hülle unterscheiden. Jene innere derbe Lage, welche hellbräunlich gefärbt ist und ein ziemlich starkes Lichtbrechungsvermögen besitzt, zeigt deutlich concentrische Schichtung als Ausdruck ihrer Zusammensetzung aus vielen sich umschliessenden, aber ziemlich fest verleimten concentrischen Röhrenlagen. Am stärksten ist sie in der schon erwähnten Fussplatte und unmittelbar oberhalb derselben; nach oben, d. h. also nach dem Hydranthen zu, nimmt sie allmähig an Stärke und Festigkeit, damit zugleich auch an Färbung und Lichtbrechungsvermögen ab, bis sie etwa in der Mitte des Stieles ohne scharfe Grenze in jene schwach lichtbrechende, glashelle Gallertmasse übergeht, welche in Form eines voluminösen dickwandigen Trichters die äusserste Hülle für den ganzen Stiel bildet und ausserdem auch noch den basalen Theil des Hydranthen bis zu dessen untersten Armen umgiebt. An der Oberfläche dieses Gallerttrichters, aus dessen oberer Oeffnung der Hydranth hervorragt, lassen sich Ringfalten erkennen, wahrscheinlich bedingt durch abwechselndes Zusammenziehen und Wiederausdehnen

des ganzen Thieres. Bei der völligen Structurlosigkeit und dem schwachen Lichtbrechungsvermögen der Gallerthülle würde dessen äussere Grenzfläche nicht so leicht erkannt werden können, würde dieselbe nicht durch eine Menge angelagerter kleiner Fremdkörper, wie Vibrionen, Diatomeen und dergl. markirt. Solche fremde Körper findet man auch gar nicht selten in der Gallerte selbst; natürlich sind sie von aussen eingedrungen.

Es kann nicht zweifelhaft sein, dass das ganze Perisarc ein Ausscheidungsproduct des darunter gelegenen Weichkörpers, also des Coenosarc und etwa noch der Basis des Hydranthen ist. Darauf weist unter Anderem auch schon der Umstand hin, dass, je dickwandiger und dunkler die innerste feste Chitinröhre ist, um so enger ihr Lumen erscheint; bis bei ganz alten Individuen schliesslich nur noch ein ganz feiner Achsenstrang des Weichkörpers in der stark verdickten Perisarc-röhre angetroffen wird.

Dieses fast vollständige Zuschmelzen des basalen Theiles des Perisarcis scheint mir ziemlich deutlich darauf hinzuweisen, dass wir es hier mit ausgebildeten Thieren und nicht etwa mit den jugendlichen Anlagen von Hydroidstöcken zu thun haben.

## 2. Das Coenosarc.

Das Coenosarc stellt eine aus den bekannten typischen Schichten des Hydroidenkörpers zusammengesetzte Röhre dar. Hier wie fast überall lässt sich das zellige Ektoderm, das zellige Entoderm und die dazwischen gelegene Stützlamelle deutlich erkennen.

Das Ektoderm besteht aus einer verhältnissmässig dünnen Schicht ohne ausgebildete, aufgerichtete Nesselkapseln. An der Innenfläche der Ektodermischiicht kann ein System längsgerichteter Muskelfasern erkannt werden, welche als sehr dünne, nach dem Hydranthen zu allmähig an Durchmesser zunehmende spindelförmige Fasern der dünnen hyalinen Stützlamelle unmittelbar aussen aufliegen. Die saftreichen Geisselzellen des Entodermrohres erscheinen in dem basalen Theile des Stieles, der Enge des Lumens entsprechend, ganz flach und niedrig, werden aber nach oben gegen den Hydranthen zu allmähig immer höher und nähern sich mehr der Cylinder- oder Prismenform. Die Geisseln und ihre Bewegung erkennt man zwar in dem engen unteren Theile des centralen Canales nur sehr undeutlich, dagegen schon besser in dem oberen etwas weiteren Abschnitt, und mit voller Deutlichkeit in der trompetenartigen Erweiterung, mit welcher der Stiel in den Hydranthen übergeht.

### 3. Der Hydranth.

Der Hydranth selbst hat einen gestreckt kegelförmigen, an der Basis etwa 0,6 Mm. breiten, an der oberen, ein wenig abgerundeten Spitze mit einer terminalen Mundöffnung versehenen Körper von durchschnittlich 4 Mm. Länge, welcher sich in ähnlicher Weise wie der Stiel um die Hälfte und mehr ausstrecken und wieder zusammenziehen, auch nach jeder beliebigen Richtung umbiegen kann. Seine circa 0,08 Mm. dicke Wandung stellt eine directe Fortsetzung der Coenosarc-röhre des Stieles dar. Der vorderste, als Rüssel zu bezeichnende abgerundet conische Theil ist nur kurz. Die Mundöffnung ist zwar für gewöhnlich geschlossen, kann aber zur Zeit der Nahrungsaufnahme eine starke Erweiterung erfahren.

Von der Seite des Hydranthenkörpers gehen drei Wirtel von ziemlich drehrunden Armen ab; ein oberster adoraler, welcher dicht unter dem Rüssel, ein unterster, basaler, welcher von dem breiten Basaltheile des Körpers, und ein mittlerer intermediärer, welcher gerade in der Mitte zwischen den beiden andern steht.

Die Gesamtzahl der Arme ist zwar ebenso wie diejenige jedes einzelnen Wirtels nicht ganz constant, aber doch nur unbedeutenden Schwankungen unterworfen.

Es finden sich in dem adoralen Wirtel gewöhnlich 4, seltener 5, in dem mittleren fast stets 6, in dem basalen 10—14, meistens 12.

Während die der Mundöffnung zunächst, an der Basis des kurzen Rüssels stehenden Arme, welche nur circa 0,2 Mm. lang und ein wenig nach innen gekrümmt sind, mit einer einfachen terminalen nesselkapselreichen knopfförmigen Anschwellung versehen sind, also ohne Weiteres als geknöpfte Tentakel bezeichnet werden können, gilt dasselbe keineswegs von den bedeutend längeren und viel beweglicheren Armen der beiden anderen Wirtel, obwohl diese auch wiederum nicht zu den einfach fadenförmigen Tentakeln gerechnet werden können. Dieselben zeigen nämlich zwar einen deutlich entwickelten, an radiär gerichteten Nesselkapseln reichen Endknopf, besitzen aber ausserdem noch unterhalb desselben an der äusseren Seite zwei scharf begrenzte vorspringende Querwülste mit zahlreichen aufgerichteten Nesselkapseln, während die ganze übrige Oberfläche gleichmässig drehrund glatt und nackt, insbesondere auch frei von aufgerichteten Nesselkapseln ist. Es stellen daher die Arme des mittleren und des basalen Wirtels gleichsam eine Mittelform zwischen den geknöpfen und den fadenförmigen Tentakeln dar, wie ich sie sonst weder aus eigener Anschauung kenne, noch in der Literatur beschrieben finde.



Die sechs Arme des mittleren Wirtels haben eine Durchschnittslänge von 0,5 Mm. und einen Querdurchmesser von circa 0,05 Mm. Bei ihnen folgt auf den terminalen Nesselkapselknopf rückwärts fast unmittelbar der äussere der beiden Querwülste, welcher hier jedoch selbst aus zwei nicht immer deutlich verbundenen Seitenpartien besteht. Der andere proximale Querwulst ist von diesem distalen etwa um seine eigene Breite entfernt und bildet einen stärker entwickelten, die äussere Hälfte des Armumfangs vollständig umfassenden Nesselkapselhaufen.

Etwas länger und dicker als die Arme des intermediären Wirtels sind diejenigen des basalen Wirtels. Hier ist umgekehrt der dem Endknopfe zunächst stehende, also der distale Querwulst stärker ausgebildet als der fast in zwei seitliche Nesselkapselhaufen zerfallende proximale.

Die Arme dieser beiden unteren Wirtel können bedeutend ausgestreckt und verkürzt, auch nach allen Richtungen gebogen und gewandt werden. Sie sind hauptsächlich zum Aufsuchen und Herbeiziehen der Nahrung geeignet, während die zunächst um den Rüssel gestellten vier oder fünf adoralen Arme mehr zum Festhalten und zum Einstopfen der Nahrung in die Mundöffnung dienen.

An dem ganzen Hydranthen findet sich eine Secrethülle nur in der Umgebung des aus dem oberen Coenosartheile mit trompetenartiger Verbreiterung hervorgehenden Basaltheile bis zu dem basalen Armwirtel hinauf als eine Fortsetzung der gallertigen Perisarcpartie des Stieles; der übrige Körper sowie die Arme sind völlig hüllenlos.

Hinsichtlich der histiologischen Zusammensetzung weicht die Körperwand des Hydranthen nicht wesentlich von der schon besprochenen des Stielcoenosarces ab, nur erscheinen hier alle Theile viel deutlicher ausgebildet und kräftiger entwickelt. In der ziemlich gleichmässig dicken Ektodermlage lassen sich zwar einzelne Nesselkapseln hier und da erkennen, dieselben stehen aber nicht senkrecht zur Oberfläche, sondern liegen mit ihrer Längsachse derselben parallel und zeigen nicht die schrägen oberhalb der functionsfähigen aufgerichteten Nesselkapseln stets zu findenden Cnidocils.

Unmittelbar unter dem Zellenlager des Ektoderms findet sich die aus langen, schmalen, an beiden Enden zugespitzten, kernlosen Fasern bestehende Muskellage, deren Elemente hier (wie gewöhnlich) sämmtlich längsgerichtet sind.

Auf diese muscularis folgt die zwar nur dünne, aber doch selbst am lebenden Thiere deutlich zu erkennende hyaline Stützlamelle; und an deren Innenseite endlich das aus einer ziemlich gleichmässig

entwickelten einfachen Schicht grosser, heller, succulenter prismatischer Geisselzellen bestehende Entoderm.

Durch die an Zerzupfungspräparaten lebender Thiere leicht zu constatirenden langen feinen Geisseln der Entodermzellen wird ein starker Wirbel im Innern des Magenraumes erzeugt, welchen man bei günstigen Verhältnissen auch schon am unversehrten Thiere wahrnehmen kann.

Alle diese Gewebsschichten des Hydranthenkörpers setzen sich nun direct und continuirlich in die Arme aller drei Wirtel fort, erfahren jedoch hier an einzelnen Stellen wesentliche Modificationen. Besonders gilt dies vom Ektoderm, welches an bestimmten Stellen, wie schon oben angedeutet, mit entwickelten aufgerichteten Nesselkapseln reich durchsetzt ist.

Sehen wir zunächst von diesen Nesselkapselanhäufungen ab und fragen nach den allen übrigen Theilen der Arme gemeinsamen Structurverhältnissen, so erscheint aussen die aus einfachen, je nach dem Ausdehnungszustande der Arme mehr oder minder abgeplatteten Zellen bestehende Ektodermlage, in welcher nur hier und da einmal eine der Fläche parallel gelagerte Nesselkapsel gefunden wird. Die von ALLMAN und später von mir bei Syncoryne näher studirten langen starren Sinneshaare mit ihrer kernhaltigen Basis, die Palpocils, kommen an den Armen der Tiarella nicht vor. Unmittelbar unter der Ektodermzelllage folgt die aus längsgerichteten spindelförmigen Fasern bestehende Muskellage. Die Muskelfasern liegen der darunter befindlichen dünnen hyalinen Stützlamelle dicht an und sind bis zu den terminalen Nesselknöpfen zu verfolgen.

Die hyaline Stützlamelle selbst stellt für jeden Arm eine handschuhfingerförmige tiefe Aussackung der Stützlamelle des Hydranthenkörpers dar, welche am weitesten und am dickwandigsten an der Basis, am zartesten an der terminalen Kuppe des Armes ist. Diaphragmaartig in das Lumen vorspringende Ringfalten, wie sie an der Basis der Arme von Cordylophora vorkommen, konnte ich hier nicht auffinden. Das ganze Innere eines solchen Blindschlauches wird nun hier, wie bei den Armen der meisten Hydranthen, vollständig ausgefüllt von einer einzigen Reihe grosser, heller, cylindrischer Zellen, welche sich leicht als eine directe Fortsetzung des Entodermzellenlagers des Hydranthenkörpers nachweisen lassen. Die Beschaffenheit dieser Achsenzellen weicht nicht wesentlich von derjenigen der meisten anderen bekannten Hydroidpolypen, etwa der Syncoryne Sarsii, ab; ich darf daher wohl auf meine frühere Beschreibung dieser Form und besonders auf Fig. 4 der Tafel I jener Monographie und auf Fig. 4 und 4 der Tafel XXX dieses Aufsatzes verweisen.

An den durch die reiche Entwicklung von Nesselkapseln ausgezeichneten Partien der Tiarellaarme kommen zwei verschiedene Formen von Nesselkapseln vor, nämlich schmale, an beiden Enden gleich hoch gewölbte — Mikroknidien werde ich sie fortan nennen — und breitere mit flacher basaler Wölbung und einem quer abgestutzten, etwas schmaleren äusseren Pol, die Makroknidien. Es ist dies eine Differenz der Nesselkapselformen, wie sie ganz ähnlich bei Hydra und manchen andern Hydroiden, jedoch keineswegs bei allen vorkommt; so besitzt z. B. die von mir früher studirte Syncoryne Sarsii nur Makroknidien, während interessanter Weise die dazu gehörige Meduse, Sarsia tubulosa, sowohl Mikro- als Makroknidien aufweist.

Auch hier bei Tiarella habe ich jene schon in meiner Arbeit über Syncoryne hervorgehobene Thatsache bestätigen können, dass die schräge, oberhalb einer jeden aufgerichteten Nesselkapsel, die Ektodermoberfläche überragenden Cnidocils sich bei den beiden Formen der Nesselkapseln wesentlich unterscheiden. Während nämlich über jedem Makroknidium nur ein kurzes und ziemlich stumpf erscheinendes Cnidocil hervorsteht, findet sich oberhalb jedes aufgerichteten Mikroknidiums ein mindestens doppelt so langes und schon von der Basis an ziemlich schmales, daher im Ganzen fadenförmig oder borstenförmig erscheinendes Cnidocil. Hinsichtlich der feineren Structur und der Bauverhältnisse der Nesselkapseln und ihrer zugehörigen Cnidocils, sowie hinsichtlich ihres Verhaltens zu den Ektodermzellen bin ich hier zu den nämlichen Resultaten gekommen, welche ich für Syncoryne Sarsii früher ausführlich beschrieben habe. Es würden sich die auf Tafel I und II meiner Arbeit über Syncoryne gegebenen Abbildungen von Nesselkapseln ohne Weiteres auch auf die entsprechenden Theile von Tiarella beziehen können.

In den einfachen kugligen Endknöpfchen der vier oder fünf adoralen Arme von Tiarella singularis kommen die Makroknidien in überwiegender Mehrzahl, die Mikroknidien dagegen nur vereinzelt zwischen jenen vor, während an den Endknöpfen und den je zwei lateralen Querwülsten der Arme des mittleren und basalen Wirtels die Mikroknidien an Zahl bei Weitem überwiegen.

### Das Gonosom.

Die Genitalproducte werden bei Tiarella in kugelförmigen Knospen erzeugt, welche seitlich an dem Körper des Hydranthen zwischen dem basalen und mittleren Armwirtel in verschiedener Zahl hervorstechen und hier an dünnem kurzen Stiele sitzen. Ob diese Gonophoren nach



der Entleerung der reifen Keimproducte sich noch als freie Medusen ablösen oder vollständig einschrumpfen, konnte nicht direct durch die Beobachtung festgestellt werden.

Die Geschlechter sind getrennt. Da ich nur Thiere mit männlichen Gonophoren erhalten habe, so kann ich leider auch nur die Bildung und den Bau der männlichen Gonophoren beschreiben. Dieselben entstehen zunächst als ganz einfache sackartige Ausstülpungen der Leibeswand des Hydranthen zwischen dem mittleren und dem basalen Armwirtel. Die sich concentrisch umschliessenden Lagen des Hydranthenleibes, das zellige Ektoderm, die Muskelfaserschicht, die hyaline Stützlamelle und die Entodermzellenlage nehmen an dieser Aussackung zunächst gleichmässig Antheil und bleiben in dichter Aneinanderlagerung, bis eine ziemlich grosse sackförmige Tasche mit verhältnissmässig weitem Lumen und breiter Communicationsöffnung gebildet ist. Dann erst findet zuerst an dem am meisten vorgewölbten Theile der Knospe, in der unteren Schicht des Ektoderms eine Zellwucherung statt, wodurch die Entodermzellenlage sammt der Stützmembran gegen die sich allmähig immer mehr einschürende und dadurch stielförmig sich gestaltende Basis zurückgedrängt und gleichzeitig etwas abgeflacht wird. Diese durch Vermehrung der unteren Ektodermzellen entstandene Zellenmasse ist es, aus welcher sich die Spermatozoen entwickeln. Während diese letzteren ihrer Ausbildung und Reife entgegengehen, wird eine weitere Ausbildung der Gonophoren dadurch erreicht, dass von der Entodermblase sammt der dieselbe deckenden Stützlamelle vier radiär, oder richtiger, meridional gerichtete enge Canäle dicht unter der äusseren mehr unveränderten Ektodermzellenschicht gegen den distalen Pol vorwachsen und sich hier in einem Ringcanal vereinigen, welcher eine sich später bildende terminale runde Oeffnung des Gonophores umkreist (Taf. XXX, Fig. 3). Aus jener terminalen Oeffnung dringen schliesslich die zur völligen Reife gelangten Spermatozoen hervor, welche in Gestalt und Grösse nicht wesentlich von den bekannten Spermatozoen anderer Hydroidpolypen, wie Hydra, Cordylophora etc., abweichen.

Von Interesse scheint mir der Umstand zu sein, dass in dem Ektoderm der Tiarellagonophoren vollständig entwickelte und aufgerichtete Makroknidien unregelmässig zerstreut, aber ziemlich zahlreich vorkommen, über deren Endpole die nämlichen kurzen Cnidocils zu finden sind, wie sie den Makroknidien der Armnesselköpfe zukommen (Fig. 3, Taf. XXX). Es ist dies um so auffallender, als doch in der Seitenwandung des Hydranthen, aus welcher die Gonophoren als locale Aus-

sackungen hervorwachsen, niemals aufgerichtete Nesselkapseln, und die vorhandenen liegenden auch keineswegs häufig vorkommen.

Wenn ich nun gleich weibliche Gonophoren nicht zu Gesicht bekam, so sehe ich es doch als höchst wahrscheinlich an, dass dieselben bei *Tiarella* nicht nur auf die nämliche Weise und an der gleichen Stelle des Hydranthenkörpers entstehen, sondern auch im Wesentlichen ebenso gebaut sind wie die männlichen.

### Ungeschlechtliche Vermehrung.

Das Merkwürdigste was ich von *Tiarella singularis* zu berichten habe, ist eine Form der Vermehrung durch Knospung, wie sie bisher bei Meereshydroidpolyphen meines Wissens nicht beobachtet ist und sonst nur bei *Hydra* und den *Scyphistoma* der höheren Medusen vorkommt.

Dicht unter dem basalen Armwirtel, etwa in der Gegend des Ueberganges vom Stiel zum Hydranthen entstehen eine oder mehrere (doch selten über drei) locale Aussackungen der Leibeswand, welche allmählig zu kugligen Blasen anwachsen, deren Verbindung mit dem Mutterthiere durch eine zunächst noch sehr weite, rundliche, wenig eingeschnürte Basis erhalten wird.

Später streckt sich diese Blase, deren Wand einstweilen noch durchaus mit der Leibeswand des Hydranthen übereinstimmt, etwas in die Länge und nimmt die Form eines Hühnereies an, mit distalem spitzeren Ende. Alsdann treten an der bisher noch durchaus glatten Oberfläche eine Anzahl rundlicher Höcker oder Vorsprünge auf, welche sich von vornherein in drei parallelen Querreihen angeordnet zeigen. Die äusserste dieser Querreihen findet sich nahe der distalen Spitze und besteht gewöhnlich nur aus vier Höckern, die mittlere Reihe weist sechs und die basale etwa acht oder mehr Höcker auf. Dabei bleibt der distale Endpol der Knospe einstweilen noch geschlossen, und ihr basaler, drehrunder Verbindungsstiel mit dem Hydranth breit und offen. Nach und nach aber beginnen die anfangs kleinen und niedrigen Höcker sich mehr zu erheben und zu cylindrischen Armen auszuwachsen. Die Knospe streckt sich dabei und erhält endlich an dem distalen Endpole eine Perforation. Nun beginnt sich auch der basale Verbindungsstiel stärker zusammenzuzuschnüren, doch so, dass zwei scharfe, von einander etwas getrennte, parallele, ringförmige Einschnürungen sich bilden, deren eine dicht an der Hydranthenwand, deren andere in geringer Entfernung davon liegt. Dadurch wird eine kleine drehrunde Querscheibe gebildet, welche gleichsam einen Sockel für die jetzt kegelförmig gestaltete und

mit drei Wirteln kurzer Arme, sowie mit einer Endöffnung am distalen spitzeren Pole versehene Knospe darstellt.

Da die Knospe übrigens von der trompetenförmig verbreiterten Uebergangspartie des schmalen Tiarellastieles in den breiten Hydranthenkörper auswächst, und diese Region noch vollständig von der Gallertmasse des Perisarc umgeben ist, so muss sie sich in die Gallertsubstanz eindringen und bei weiterem Wachsthum einen Theil derselben in Form einer halbkugligen Hüllkapsel hervorwölben.

Bei der weiteren Entwicklung der Knospe, welche allmählig immer grössere Aehnlichkeit mit dem mütterlichen Hydranthen gewinnt, findet ein continuirliches Wachsthum aller Theile, besonders aber eine bedeutende Verlängerung der Arme statt. Zugleich schnürt sich der Verbindungsstiel da wo er dem Hydranthenkörper aufsitzt immer tiefer ein.

Interessant ist es, dass sich an einigen Knospen noch vor der Ablösung vom Mutterthier zwischen dem mittleren und basalen Armwirtel schon localisirte Aussackungen der Wandung als erste Anlage von Gonophoren zeigen.

Hat sich endlich das junge Thier so weit entwickelt, dass es zum selbstständigen Leben befähigt ist, so reisst es die allmählig immer stärker eingeschnürte Verbindungsbrücke mit dem Mutterthier vollends durch, durchbricht die gelockerte weiche Gallerthülle des Perisarc und fällt neben der Mutter zu Boden.

Eine solche durch Knospung entstandene, eben vom Stamme gelöste junge Tiarella besteht aus einem wenn auch noch nicht ganz ausgewachsenen, so doch bereits völlig ausgebildeten, oft sogar, wie gesagt, bereits mit Genitalgemmen versehenen Hydranthen und einem an dessen basalem Pole ansitzenden scheiben- oder knopfförmigen Anhang, welchen ich als Basalscheibe bezeichnen will. Wie ein hohler, dicker, flacher Knopf sitzt diese drehrunde und gegen das freie Ende zu leicht conisch verjüngte Basalscheibe mittelst eines ebenfalls drehrunden kurzen Stieles vom halben Scheibendurchmesser der halbkuglig abgerundeten Basalfläche des Hydranthen central auf (Taf. XXX, Fig. 2). Ihre kolbenförmige Höhlung anastomosirt durch einen im Stiel enthaltenen engen Verbindungsgang mit der weiten Magenöhle des Hydranthen.

Während die Wandung des Stieles hinsichtlich ihrer histologischen Structur von derjenigen des Hydranthen nicht wesentlich abweicht, höchstens etwas dünner als jene erscheint, zeigt sich an der Basalscheibe selbst das Ektoderm in merkwürdiger Weise verändert. Dasselbe besteht hier nämlich aus lauter schmalen und verhältnissmässig hohen, nach aussen etwas verbreiterten Zellen, welche besonders in ihrem



äusseren Endtheile mit stark lichtbrechenden Körnchen reich erfüllt sind. Diese Zellen gleichen auffallend jenen körnchenreichen prismatischen Zellen, welche sich an dem basalen Endtheile von Hydra finden, wo sie von LEYDIG und anderen schon längst beobachtet und beschrieben sind. Hier bei Tiarella erscheinen sie besonders hoch und körnchenreich an dem Seitenrande der Basalscheibe, kürzer dagegen und etwas heller an deren Endfläche, zumal im Centrum derselben (Taf. XXX, Fig. 2).

Es kann wohl keinem Zweifel unterliegen, dass die durch Knospung entstandene junge Tiarella sich bald nach ihrer Ablösung vom Mutterthiere mittelst ihrer Basalscheibe, deren eigenthümliche Ektodermzellen wahrscheinlich ein klebriges Secret liefern, ähnlich wie Hydra mit ihrem Fussende, an irgend einen festen Körper anheftet.

Ich nehme an, dass sich darauf die Basalscheibe zu jener kleinen scheibenförmigen Verbreiterung umwandelt, welche wir an der Basis des Stieles der ausgewachsenen Tiarella der Unterlage fest angewachsen fanden. Der lange Stiel des vollkommen entwickelten Thieres wird alsdann durch Auswachsen jenes zunächst sehr kurzen Verbindungsstückes zwischen Hydranthen und Basalscheibe entstehen.

### Verwandtschaftsverhältnisse.

Das Haupteintheilungsprincip des Hydroidea gymnoblaster liefert bekanntlich die Bildung und Stellung der Hydranthenarme.

Uebrigens hat man im Allgemeinen bei den Hydroidpolypen, abgesehen von den hohlen Armen der Hydra, überhaupt nur zwei verschiedene Formen von Hydranthenarmen beschrieben und unterschieden, nämlich fadenförmige und geknöpfte, je nachdem die entwickelten aufgerichteten Nesselkapseln mehr gleichmässig über das ganze Ektoderm des Armes zerstreut, höchstens in unregelmässig vertheilten Gruppen angeordnet, oder auf eine am äussersten Ende des ganzen Armes gelegene kugelige Anschwellung beschränkt, vorkommen.

Wie sich nun aber aus der oben gegebenen Beschreibung der Arme von Tiarella ergibt, fügen sich keineswegs alle Hydranthenarmformen ohne Weiteres dieser Eintheilung, denn die Arme der beiden unteren, proximalen Wirtel der Tiarella können weder als einfach fadenförmige, noch als geknöpfte Tentakel bezeichnet werden<sup>1)</sup>. Zwar hebt

1) Auch sind mir wohl noch sonst hier und da bei anderen Hydroidpolypen Armbildungen begegnet, welche sich in jenes Schema nicht ohne Weiteres fügen wollen, so zeigen z. B. die basalen Arme von *Pennaria disticha* Cavolini einen

sich wohl ein mit Nesselkapseln gespickter, keulenförmig verdickter Endtheil ab, aber die übrige Partie des Armes ist nicht frei von aufgerichteten Nesselkapseln, sondern an den beiden oben beschriebenen äusseren Querwülsten mit solchen reichlich versehen. Man wird daher diese Arme der beiden unteren Wirtel keineswegs in dieselbe Kategorie stellen können mit den wirklich geknöpften Armen des oberen adoralen Wirtels; andererseits wird man dieselben aber auch wieder nicht als fadenförmig bezeichnen dürfen wegen der ausgebildet keulenförmigen nesselkapselreichen Endanschwellung und der vollständig nackten nesselkapselfreien basalen Hälfte.

In der mir zugängigen Literatur finde ich nur derartige Hydranthenarme, wie sie die beiden proximalen Armwirtel der *Tiarella* bilden, überhaupt nicht beschrieben; aber selbst wenn man, was vielleicht möglich erscheint, dieselben in die Kategorie der fadenförmigen Arme bringen wollte, findet sich keine Gattung oder Familie, in welcher sich die *Tiarella* unterbringen liesse.

Von jenen Hydroidenfamilien, welche wegen des Besitzes von zwei verschiedenen Arten wirtelförmig gestellter Hydranthenarme dabei überhaupt in Frage kommen können, nämlich den *Cladonemidae* und den *Pennaridae*, enthält die erstere nur die eine Gattung *Cladonema* Dujardin mit zwei Wirteln von je vier Armen, einem adoralen, welcher aus vier geknöpften, und einem basalen, welcher aus vier einfach fadenförmigen Armen besteht; die andere aber, die *Pennaridae*, weist einen basalen Wirtel fadenförmiger Tentakel am Hydranthen auf, während die übrigen sämtlich geknöpften Arme an dem oberen distalen Theile des Hydranthenkörpers entweder wie bei *Pennaria* Cavolini und *Acaulis* Stimpson unregelmässig zerstreut, oder wie bei *Halocordyle* Allmann und *Stauridium* Dujardin, *Vorticlava* Alder, *Heterostephanus* Allmann und *Acharadria* Strethill Wright in einem oder mehreren Wirteln angeordnet stehen. Nirgends aber finden sich sonst ausser dem einen adoralen Wirtel geknöpfter Arme noch zwei proximale Wirtel von fadenförmigen Armen.

Ich sehe mich daher genöthigt, mit unserer neuen Species auch

gleichmässigen und dichten Besatz von Makro- und Mikroknidien von der Wurzel bis zu dem schwach keulenförmig angeschwollenen Ende — aber nur an der äusseren Seite, während die innere dem Hydranthenkörper zugewandte Seitenfläche der Arme ganz frei bleibt (Taf. XXX, Fig. 4). Dies eigenthümliche Verhältniss ist für *Pennaria tiarella* Mc.Crady übrigens schon von LEIDY in seinem Aufsatz: Marine invertebr. fauna of the coasts of Rhode Island and New Jersey im Journal of the Academy of nat. sciences of Philadelphia. 1855—1858 angegeben und Taf. X, Fig. 4 dargestellt.

eine neue Gattung zu gründen, welche ich wegen der drei Kreise von Armen an dem kegelförmigen Hydranthenkörper *Tiarella* nenne.

Will man nun für diese neue Gattung nicht eine besondere Familie bilden, so könnte man sie wohl noch am leichtesten in die Familie der Pennaridae einfügen; da der von ALLMAN für diese letztere aufgestellte Character:

»Hydrocaulus developed or not. Hydranths with two kinds of simple tentacles, one filiforme, the other capitate. Gonophores [where known] medusiform planoblasts, with four radiating canals, and one or four more or less developed simple marginal tentacles« wenigstens in Betreff des Trophosomes, wenn man die Tentakel des unteren Wirtels von *Tiarella* fadenförmig nennen will, vollständig — und in Betreff des Gonosomes wenigstens möglicher Weise passt.



## Erklärung der Abbildungen.

### Tafel XXIX.

Fig. 1. Ein männliches Exemplar von *Tiarella singularis*, mit zwei Gonophoren und einer fast zur Ablösung reifen Knospe. Vergrößerung 400/1.

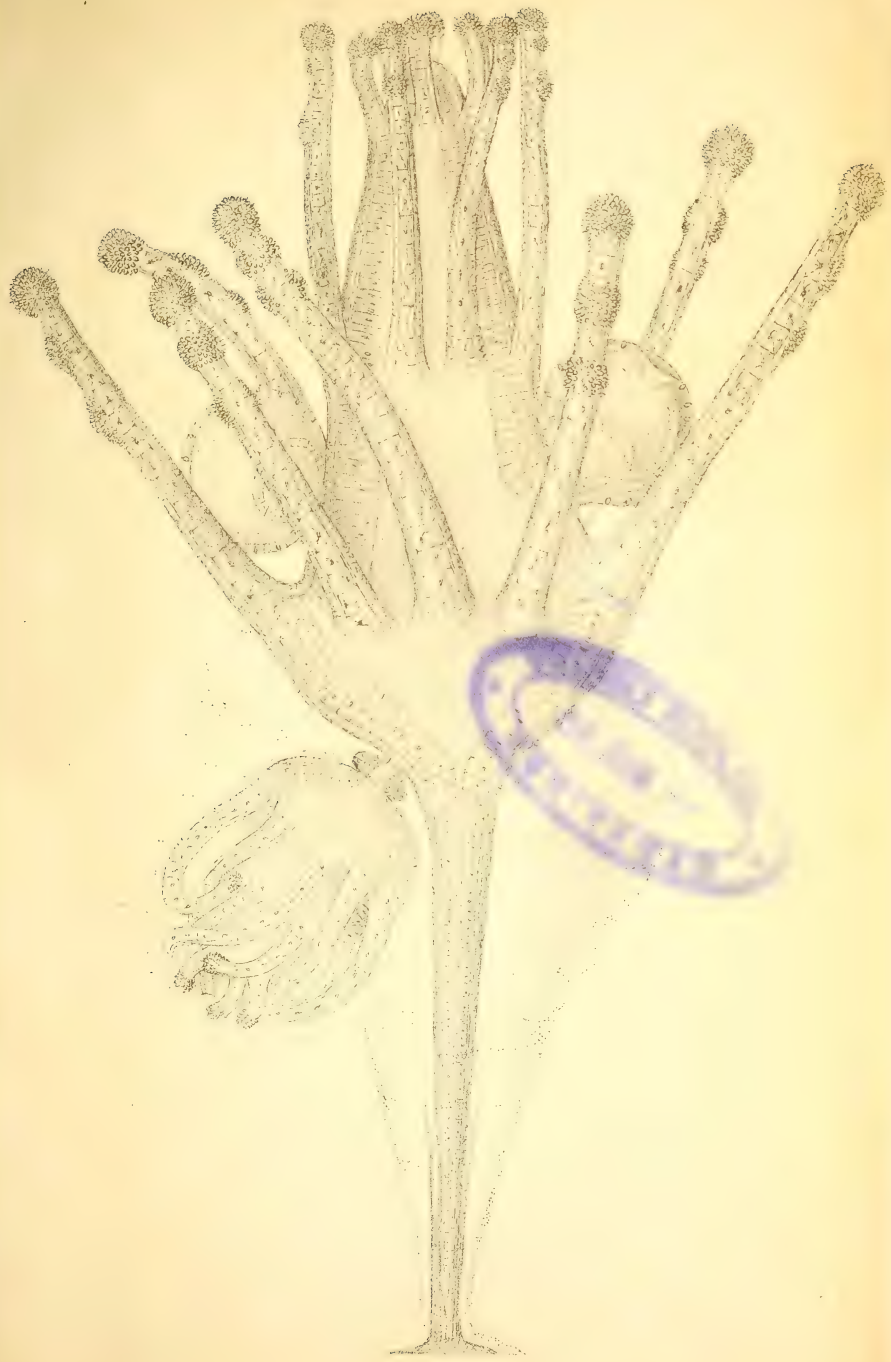
### Tafel XXX.

Fig. 1. Endtheil eines Armes des adoralen Wirtels von *Tiarella singularis*, im optischen Längsschnitt. Vergr. 400/1.

Fig. 2. Basaltheil eines durch Knospung entstandenen, eben vom Mutterthier abgelösten Hydranthen mit seiner Basalscheibe; welche letztere allein in ihrem histiologischen Bau näher (im optischen Längsschnitt) ausgeführt ist, während die übrigen Theile nur in Umrissen angedeutet sind. Vergr. 300/1.

Fig. 3. Ein reifer männlicher Gonophor von *Tiarella singularis* nach Entleerung des Sperma, am Hydranthen durch seinen röhrenförmigen kurzen Stiel befestigt; im optischen Durchschnitt und nur in Umrissen dargestellt. Vergr. 300/1.

Fig. 4. Ein Arm des basalen Wirtels von dem Hydranthen eines Stockes der *Pennaria disticha*, Cavolini, in seitlicher Ansicht. Vergrößerung 300/1.











# **Anatomie und Schizogonie der *Ophiactis virens* Sars.**

Ein Beitrag zur Kenntniss der Echinodermen

von

**Dr. Heinrich Simroth.**

---

Mit Tafel XXXI—XXXV.

---

**Bemerkung.** Herrn Prof. O. SCHMIDT schulde ich Stoff und Anregung, Herrn Prof. GIEBEL bibliothekarische Unterstützung und Herrn Dr. GOETTE kritische Förderung der vorliegenden Arbeit. Mögen die Herren meines aufrichtigsten Dankgefühles versichert sein!

---

## **Methoden der Untersuchung.**

Da ich bloß erhärtetes Spiritusmaterial vor mir hatte, musste ich mich hauptsächlich auf Schnitte beschränken. Selten nahm ich dazu unentkalkte Thiere, meist entzog ich ihnen durch Chromsäure, seltener und mit kaum mehr Vortheil durch schwachen Holzessig die erdigen Bestandtheile. Dann liess ich die gewöhnliche Picrocarminfärbung folgen und suchte aus zahlreichen Reihen von Vertical-, Horizontal- und geeigneten Schrägschnitten die Ophiure zu reconstruiren. Auch die Anwendung von Haematoxylin ergab gute Bilder, ohne dass ich jedoch weiteren Werth darauf gelegt hätte.

Um die Skelettheile einzeln zu erhalten und womöglich auch noch die gröbere Anatomie unter der Loupe, die freilich bei so kleinen Geschöpfen nur wenig in Anwendung kommen kann, heranzuziehen, benutzte ich die Soda, deren Zusatz zum kochenden Wasser, welches die Sterne enthielt, bei geeigneter Zeitregulirung alle wünschenswerthen Erweichungs- und Macerationszustände in wenigen Minuten herzustellen erlaubte.



### Specifische Merkmale der *Ophiactis virens* Sars.

Das entwickelte Thier besitzt fast ausnahmslos 6 Arme (selten 5) und die entsprechenden Numeri in der Mundbewaffnung. Der Scheibenrücken wird aus ziemlich kleinen, rundlichen, fein granulirten Schuppen von wechselndem Umfange unregelmässig gebildet. Die Schuppen decken sich dachziegelartig, ohne dass die Uebereinanderlagerung ein bestimmtes Gesetz befolgte; denn ihr freier, überragender Rand wendet sich bald der Mitte der Scheibe zu, bald, und das meistens, neigt er sich nach der Peripherie. Auch gegen den Anfang der Arme fehlt eine weitere Differenzirung der Schuppenform; nur zeichnen sich die Schuppen an dieser Stelle durch Aufnahme eines dunklen, an Spiritusexemplaren schwärzlich-grünen Pigmentes aus, welches aus der sonst gelblich-grauen Scheibe annähernd gleichschenklige Dreiecke ausschneidet. Auf der Unterseite reichen die Schuppen unmittelbar bis an die Mundschilder und an die Bauchplatten der Arme.

Das Peristom kommt hauptsächlich durch 24 paarige und 12 unpaare Skeletstücke zu Stande. Letztere sind die 6 zwischen die ersten Bauchplatten eingeschobenen interradialen Mundschilder, Sechsecke, von welchen der adorale Theil bei der Ineinanderfügung von den ersten paarigen Stücken (s. u.) ein wenig verdeckt ist, und 6 andere Hauttheile, welche die adoralen Verlängerungen der Arme abschliessen und sich zwischen den Mundtentakeln in die Höhe schlagen, um so die Mundhöhlenwand aufbauen zu helfen. Von den paarigen Stücken bedecken 12 die Basis der Mundeckstücke, wobei sie in der Mitte der Arme vor deren erstem Bauchschilde zusammenstossen, die 12 anderen lagern sich in der Verlängerung jener auf dieselben Mundeckstücke vor dem Austritt der unteren (zweiten) Mundtentakel.

Zu diesen Hautskelettheilen kommen noch 6 kleine, viereckige Deckplättchen vor den letztgenannten Stücken, unter dem Torus angularis, und vor diesem als innerste Mundbegrenzung  $6 \times 4$  (seltener 3 oder 5) Zähne, von unten nach oben, nach dem Innern des Mundes zu, gleichmässig an Länge wachsend, oft einfach glatt, in andern Fällen zwei- oder dreilappig. Jede weitere Mundbewaffnung fehlt.

Die Arme haben sechseckige, mehr breite als lange Rücken-, und schmälere, länglichere, mehr achteckige Bauchschilder. Die Seitenplatten tragen je 4 echinulirte, bewegliche Stacheln, von denen die mittleren die längsten sind. Gegen 50 Glieder bilden den freien Theil eines Armes. Dieser ist mit dunkleren Ringen geschmückt, indem in Abständen von je etwa 6 oder 7 Gliedern je 2 oder 3 Glieder dasselbe Pigment beherbergen, das schon von der Scheibe zu melden war.

In jedem Mundwinkel finden sich vier Tentakel oder Saugfüsschen, je zwei übereinander, so dass die von unten sichtbaren in Wahrheit erst das zweite Paar vorstellen.

Zu jedem Arme gehören zwei Genitalspalten.

Durchmesser der Scheibe im Mittel 2—2,5 Mm., bei grossen 3 und 3,5 Mm., bei den kleinsten die ich besitze 1,2 Mm. Durchmesser des gesammten Thieres bei rings gleichmässig entwickelten Armen natürlich sehr wechselnd, schwankt bei den mir vorliegenden Exemplaren ungefähr zwischen 15 und 36 Mm., bei den meisten hält er sich zwischen 20 und 25 Mm.

Wohnort: Mittelmeer, resp. Neapel.

Die Thiere zeigen die Tendenz, sich durch Theilung zu vermehren, wobei eine sechsarmige Scheibe in zwei dreiarmlige, eine fünfarmige aber, wie sie in der Jugend vermuthlich allen Individuen zukommt, in eine zwei- und eine dreiarmlige zerfällt, deren jede sich wieder zu einer sechsarmigen durch Hervortreiben neuer Arme vervollständigt.

Das Ensemble vorstehender Diagnose lässt keinen Zweifel, dass wir es mit der *Ophiactis virens* Sars zu thun haben. Skelet, Grösse und vor Allem Localität und Vermehrungsweise bestätigen es, dazu LÜTKEN'S Bemerkung (XIII. p. 23), wonach im Mittelmeer zwei Echinodermenspecies vorkommen mit freiwilliger Theilung, nämlich *Ophiactis virens* und *Asterias tenuispina* (*Asteracanthion tenuispinus* M. Tr.). Wenn KOWALEWSKY (IX) von einer kleinen *Ophiolepis* erzählt, dass er ihre Theilung bei Neapel beobachtet habe, so ist das wohl auf eine Ungenauigkeit zurückzuführen und die *Ophiolepis* in eine *Ophiactis* umzusetzen.

## Erster Theil. Anatomie.

### Erstes Capitel. Skelet.

Practische Gründe lassen es wünschenswerth erscheinen, dass man einem eigentlichen oder inneren Skelet das äussere der Hautverknöcherungen entgegensetze. Den besten theoretischen Eintheilungsgrund würden wir erhalten, wenn die Entwicklungsgeschichte es uns bestimmt an die Hand gäbe, inwiefern die »Knochen«, um den Ausdruck zu gebrauchen, etwa einem mittleren oder äusseren Keimblatt ihren Ursprung verdanken. Indess mag man der Hoffnung, nach diesem correctesten Principe des anatomischen Materiales Sichtung durchzuführen, immerhin den weitesten Raum geben, sie wird fehlschlagen z. B. in Bezug auf die Genitalspangen. Man wird sich daher begnügen müssen, das alte Verfahren der Anatomie einzuhalten, welches an den fertigen

Stücken Merkmale aufsucht, die eine möglichst durchgreifende Gruppierung gestatten. Der Erfolg wird mich, hoffe ich, rechtfertigen, wenn ich (von allerlei kleinen Stützplättchen, die, aus unwesentlichen Bindegewebsverknöcherungen hervorgegangen, im Innern mannigfach die Verbindung der typischen Knochen und die Trennung der verschiedenen Röhren bewerkstelligen, und die ihrer nebensächlichen Bedeutung nach hier überhaupt unberücksichtigt bleiben sollen, abgesehen) diejenigen Knochen als innere bezeichne, welche von einem oder mehreren der seitlichen Wassergefässzweige, die zu den Tentakeln führen, durchbohrt werden, — alle übrigen aber als äussere.

Eine weitere Beschränkung hat sich mit der Bestimmung zu beschäftigen, welche Knochen der Scheibe und welche den Armen zuzählen seien; und diese wird wohl am wenigsten vom Usus und von den natürlichen Verhältnissen abweichen, wenn sie zwar die Wirbel sämtlich zu den Armen rechnet, einschliesslich der gesammten Hautbewaffnung jedes Armgliedes, den ersten beiden aber ihre Rückenplatten abspricht und die entsprechende Hautbekleidung zur Scheibe mit einbezieht.

### A. Armskelet.

Es muss für eine wirkliche Einsicht in den Bau der Arme, nicht nur in Anbetracht dieser, sondern sämtlicher Organe viel mehr als bisher die Norm befolgt werden, nicht bei dem Studium der ersten adoralen Glieder stehen zu bleiben, sondern die ganz auffallenden Vereinfachungen und Umbildungen bis zur Spitze hin zu verfolgen. Dabei wird es meist genügen, nur die ersten und die letzten Glieder heranzuziehen; denn schon die flüchtige Beobachtung, noch mehr die regelmässige Aufeinanderfolge der Entwicklungsgrade der Glieder sich bildender Arme lehrt, dass von zwischenliegenden Abweichungen nichts Besonderes zu erwarten.

#### a. Inneres Armskelet.

4. Wirbel. Der Vergleich der in Fig. 40 abgebildeten Wirbel aus den vorderen<sup>1)</sup> Armgliedern mit den entsprechenden der *Ophiolepis ciliata*, welche uns BRONN giebt (I. Taf. XXXI, Fig. 40), lässt schon dem flüchtigen Blick nicht unerhebliche Verschiedenheiten herausfinden. Ein

1) Die Ausdrücke »vorn« und »hinten«, welche auf das ganze Thier kaum anwendbar sind, oder doch, auf dieses bezogen, mit »ventral« und »dorsal« zu identificiren wären, sollen durchweg nicht in diesem Sinne gebraucht, sondern, allein für die einzelnen Arme gesetzt, als »adoral« und »aboral« verstanden werden.



regelmässiger Wirbel, wobei man weder an die beiden ersten, noch an gar zu weit vom Munde abstehende denken darf, besitzt seine grösste Breite in seiner vorderen, oberen Kante (Fig. 10 *B. aa*), deren beide Endpunkte der Insertion der Seitenplatten dienen. Von dieser Kante fällt die adorale Fläche senkrecht ab bis etwa zur mittleren Höhe des Wirbels; der mittlere Theil der dadurch entstandenen Fläche (*A. B. C*) zerfällt in allerlei rundliche Buckeln und Zähnen, von denen sich mehrere durch grössere Constanz hervorthun. Man könnte sie als Gelenkfortsätze bezeichnen, da entsprechende Unebenheiten der aboralen Fläche des vorhergehenden Wirbels in sie eingreifen. Von der erst-erwähnten vorderen, oberen Kante zieht sich eine dreieckige, nach hinten spitze Rückenfläche ziemlich über den ganzen Wirbel (*B*), mit einer mittleren Längsrinne, der halben Begrenzung der Armleibeshöhle. Von derselben vorderen, oberen Kante zieht jederseits eine flügelartige Verbreiterung unter etwa  $45^\circ$  schräg nach abwärts und hinten herab, um sich, in der Wirbelmitte verengt und hier schon einen seitlichen unteren Fortsatz entsendend (*A, Cb*), schliesslich in einen ähnlichen zweiten Fortsatz zu verbreitern und darin zu enden (*A, B, Cc*). Dieser letztere steht gerade unter- und ausserhalb von der aboralen Gelenkfläche, mit der zusammen er die hintere Begrenzung des Wirbels ausmacht. Wir haben also zwei Paare unterer Fortsätze, das vordere in der Mitte der Wirbellänge, das hintere am Ende, deren untere Endpunkte zusammen die horizontale Begrenzung, also die eigentliche Basis des Wirbels bilden und die Verbindung mit dem seitlichen und unteren Hautskelet der Armglieder vermitteln. Will man sich eine richtige Vorstellung von einem Wirbel in seiner natürlichen Lage machen, so hat man ihn auf die Endpunkte der zwei Paar Fortsätze zu stellen und erhält dann: eine vordere Gelenkfläche, welche von vorn und oben senkrecht herabfällt, ohne den Boden zu berühren, vielmehr in der mittleren Höhe aufhört; eine obere Fläche, die wenig über die Hälfte horizontal fortzieht und dann ein wenig abfällt; eine hintere Gelenkfläche, welche diesem Abfall gemäss weder oben noch auch unten die ganze Höhe ausfüllt. Ergänzt man diese drei Flächen durch eine vierte horizontale in der mittleren Höhe des Wirbels, so würde sie den eigentlichen Wirbelkörper abschliessen, so dass dieser nur oben Verbindungen mit den Hautstücken erhielte; von ihm aus gehen in der hinteren Hälfte die beiden Paare der Fortsätze, durch die er zu dem unteren Armtheile in Beziehung tritt. Fasst man dies scharf ins Auge, so kann von einer unteren Rinne des Wirbels zur Aufnahme des Armwassergefässstammes nur in seiner hinteren Hälfte die Rede sein, insofern hier die Fortsätze eine solche herstellen; in der vorderen aber liegt der Wirbel eigentlich

nur über jenem Gefässstamm, ohne zu seiner seitlichen Begrenzung etwas Wesentliches beizutragen. Der Zwischenraum zwischen je einem vorderen und je einem hinteren Wirbelfortsatz dient als Spielraum für das Ambulacralfüsschen, das hier austritt, nachdem es an der seitlichen Wirbelfläche, an dem Flügel, seinen Ursprung genommen. In der Mitte zwischen zwei Ambulacralfüsschen oder zwischen den vier Fortsätzen, was beides identisch mit der Mitte der Wirbelrinne, erhebt sich eine Fortsetzung von dieser (Fig. 40, *A, d*) zur Aufnahme der Wassergefässe der Tentakeln. Deren doppelter Numerus theilt die Aushöhlung bald in zwei Gänge, welche, stark genug divergirend (Fig. 40 u. 41), sich erst nach vorn und oben wenden, um dann wieder in einer Schleife in die entgegengesetzte Richtung, nur mehr nach aussen, umzubiegen und sich seitlich unter den flügelartigen Wirbelflächen zu öffnen (Fig. 40 *A, C*). Das Nähere darüber siehe beim Wassergefässsystem.

Mit dieser Beschreibung der Wirbelgestalt stimmen nun Armschnitte durchaus überein. Ein medianer Längsschnitt zeigt vom Wirbel (Fig. 32 *Vr*) natürlich nur den Körper, nicht die Fortsätze, und es erscheint darin keine Berührung des Wirbels mit den Hautplatten, weder den oberen noch den unteren, der obigen Behauptung gemäss, dass diese überall nur seitlich zu Stande komme. Ein Längsschnitt, der mehr seitlich fällt (Fig. 33), lässt umgekehrt alle diese Verbindungen vortrefflich erkennen; jederseits sind es drei, oben mit den Dorsal- und Lateralplatten, unten mit den Bauchseitenplatten und mit den Schüppchen, hauptsächlich aber mit letzteren. Vom Wirbel selbst sieht man oben und vorn die Flügel mit dem Canal für ein Wassergefäss, hinten und unten die Fortsätze, das Saugfüsschen umschliessend. Betrachtet man einen Arm, dem die Hautknochen genommen sind, von der Seite, so erhält man ein dieser Fig. 33 ganz ähnliches Bild, nur das jener vordere obere Theil nicht wie im Schnitt senkrecht abfällt und durch eine horizontale Leiste mit dem hinteren verbunden wird, sondern man sieht die seitlichen Wirbelflügel von derselben Stelle, wo in Fig. 33 oben die Seitenplatten ansetzen, schräg diagonal nach unten und hinten in die Fortsätze übergehen, woraus man sich denn eine richtige Vorstellung von dem nicht ganz einfachen Wirbelrelief wird herleiten können. Es möchte dieses am besten durch das eines Fauteuils versinnlicht werden können, dessen möglichst rückwärts ausgeschweifte Lehne der vordere Theil des Wirbelkörpers, dessen Armlehnen die Flügel und dessen Beine die vier Fortsätze vorstellen; das Sitzpolster muss freilich erheblich verdickt werden, um den Wirbelkörper nachzuahmen.

Es finden sich in diesem Bilde mancherlei Unterschiede von jenen BRONN's (I. Taf. XXXI. 40). Im Ganzen erscheinen dort die Wirbel



breiter und kürzer, die zwei Fortsätze sind zu einem einzigen soliden Stück verschmolzen, an dessen seitlicher Facette das Saugfüsschen einsetzt, das bei uns von der Unterfläche der Wirbelflügel ausging, — es hängt das wohl mit einem relativen Volumübergewicht der Saugfüsschen unserer kleinen Art über die Armstärke, gegenüber der grossen *Ophiolepis*, zusammen, — die Flügel selbst sind bei der Verkürzung des *Ophiolepis*wirbels an diesem weniger deutlich, die Tentakelwassergefässe entspringen bei meiner *Ophiactis* vereint, daher der anfangs einfache Canal, bei der *Ophiolepis* sind sie gleich von vornherein getrennt u. dergl. m.

Die Gestalt des Fauteuils geben noch besser als diese vorderen Armwirbel ausserhalb der Scheibe die beiden ersten Wirbel wieder (Fig. 10 D), welche innerhalb des Discus gelegen, der oberen Verbindungen mit den Seitenplatten und der unnatürlichen Lehnverbreiterung entbehren. Zugleich sind sie niedriger als die eigentlichen Armwirbel (vergl. Fig. 17) und treten so überhaupt aus der continuirlichen Reihe dieser heraus<sup>1)</sup>.

Die Wirbel der äussersten Armglieder verhalten sich zu den erst beschriebenen ungefähr wie zum Fauteuil ein oblonges Fussbänkchen. Die Beine, beziehungsweise deren Fortsätze sind dabei sehr niedrig, und der Körper ausserordentlich reducirt, was in der auffälligen Vereinfachung des Verlaufes der Wassergefässzweige seinen Grund hat (Fig. 34 u. 36); ich mag nicht einmal entscheiden, ob diese überhaupt vollkommen von knöchernen Wirbeltheilen umschlossen werden. Will man aus dieser einfachen Form den complicirten Wirbel hervorgehen lassen, so setzt man am besten das umbildende Moment in die obere Verbindung der vorderen Wirbelfläche mit den Lateralplatten; werden diese vergrössert gedacht und dadurch der Arm verdickt, so wird der Wirbel vorn emporgehoben, es hebt sich zugleich das seitliche Wassergefäss und sein Canal bekommt die Biegung, kurz, der Wirbel wird durch allmäligen Uebergang zu dem erstbeschriebenen.

Was die Länge der Wirbel angeht, so ist der erste kürzer als der zweite (in den Figuren nicht genug betont!), der zweite und dritte sind die längsten, und von da an erfolgt eine gleichmässige, sehr unbedeutende Abnahme bis zum letzten.

1) Diese Wirbel passen im Ganzen weit mehr zu BRONN's Beschreibung als die ausserhalb der Scheibe, und das gewiss deshalb, weil man gewöhnlich, doch mit Unrecht, nur sie als die handlichsten bei der Untersuchung berücksichtigt.



*b. Aeusseres Armskelet.*

2. Rückenplatten der Arme, *Laminae brachiales dorsales*. Ebenso wie die folgenden unten, so drängen sich oben zwischen die eigentlichen Hauptstücke des Armhautskeletes, die Seitenplatten, die Rückenplatten ein. Da sie bei ihren Verbindungen am wenigsten von anderen überwachsen werden, so coincidirt die Form der macerirten (in Soda gekochten) Stücke (Fig. 7) am exactesten mit der, welche sie am unverletzten Thiere unmittelbar zeigen (Fig. 4 u. 13); es sind sechseckige Platten, breiter als lang, mit der vorderen und hinteren Seite der gleichen Nachbarin verbunden, in die vier seitlichen Ränder die entsprechenden der eingeschalteten Seitenplatten, die wohl ein wenig über den vorderen Rand jener übergreifen (Fig. 17), aufnehmend. Gegen das Ende der Arme erleiden sie ein ähnliches Schicksal wie die folgenden.

3. Bauchplatten der Arme, *Laminae brachiales ventrales*. Sie erscheinen am intacten Thiere von aussen als Octogone oder Quadrate mit abgestumpften Ecken (Fig. 2), etwas anders, meistens wenigstens, nach Maceration (Fig. 6). Die beiden hinteren Schrägseiten (die abgestumpften Ecken) erweitern sich ein wenig zu kleinen Ansätzen oder Ohren, welche in der Verbindung durch das Schtuppchen verdeckt werden. Ebenso erhält der vordere, gerade Rand eine geringe Verlängerung, welche sich unter den hinteren Rand der vorhergehenden unterschiebt (vergl. auch Fig. 32). Durch jene Ohren und diese Verlängerung erhalten die Bauchplatten die Form eines Schildes oder eines Steines, wie man ihn so gern in Siegelringen sieht. Gegen das Ende der Arme treten die Bauchplatten immer mehr gegen die Seitenplatten zurück; denn diese, anfangs durch die oberen und unteren Schaltstücke getrennt, vereinigen sich jetzt auf beiden Seiten und heben die Verbindung jener untereinander völlig auf (Fig. 34 u. 37), wenn sie auch deren Gestalt kaum alteriren. Es geht daraus wohl hervor, dass die meisten Zeichner schwerlich correct verfahren sind, wenn sie die Glieder der Armenden nur nach dem Modell der vorderen dargestellt haben.

4. Seitenplatten der Arme, *Laminae brachiales laterales*. Es folgt schon aus dem Uebergewicht dieser Platten über die anderen an den Armenden, wie ebenso aus dem Umstande, dass sie allein bewegliche Anhänge besitzen, dass in ihnen die eigentlichen Hauptskeletstücke des Armintegumentes vor uns liegen. An den vorderen Gliedern kommen die beiden Seitenplatten (Fig. 36 *L. br. l*) weder oben noch unten zur gegenseitigen Berührung, doch rücken sie sich unten näher als oben. Sie stellen zwei wenig gekrümmte Mond-

sicheln vor, deren concave Seite nach vorn sieht. Seitlich tragen sie einen verdickten Kamm, der eine Anzahl von Buckeln aufweist, für den Ansatz der Stacheln. Schwierig ist zu entscheiden, ob sie von Canälen durchbohrt sind, die den Stachelmuskeln (Cap. III. A, 2) dienen, oder ob diese nur in Rinnen verlaufen. Ich glaube mich für die erstere Alternative erklären zu müssen, ohne doch bestimmen zu können, ob zu jedem Stachel ein oder mehrere Canäle die Communication gestatten. An Stelle der Buckeln, von denen für jeden Stachel zwei vorhanden, tragen die Seitenplatten der Armenden meist nur die Stacheln selbst als fest mit ihnen verschmolzene Fortsätze, den jugendlichen Stadien entsprechend, wiewohl bei ganz ausgebildeten Armen auch hier ein abgegliederter Stachel gelegentlich zur Beobachtung gelangt.

5. Stacheln, *Spinae*. Die Seitenplatten der Arme, soweit sie zur Scheibe gehören, tragen je zwei oder drei, die nächsten je vier abgestumpfte conische Stacheln (Fig. 9 u. 11). Gegen das Ende der Arme hin reducirt sich die Zahl wieder in unbestimmtem Verhältniss, die letzten Glieder bewaffnen sich gewöhnlich jederseits mit zweien, und es wurde schon gesagt, dass diese meist keine selbstständigen Gebilde sind, sondern der Trennung von den Seitenplatten völlig entbehren. Wo vier Stacheln auf eine Lateralplatte kommen, da sind die beiden mittleren die längsten, der unterste der kürzeste.

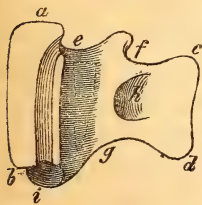
Wenn HOFFMANN (VII. p. 8) von den Echinen angiebt, die Stacheln seien mit den Stachelwarzen durch sehr vollständige Articulationen verbunden, so findet das auf die freien Stacheln der *Ophiactis* keine Anwendung, wenigstens nicht in Beziehung auf die Gelenkflächen an dem knöchernen Skelet derselben; denn dieses (Fig. 9) hat eine einfach abgestumpfte Basis, welche fast unmittelbar auf den zugehörigen Buckeln der Seitenplatte ruht. Die Articulation kommt also nicht durch die Fläche, um so besser allerdings durch Muskeln und Bänder zu Stande (s. unten).

6. Schüppchen, *Squamula*. Bei einem ausgewachsenen Thiere (Fig. 2) bildet die Seitenplatte unten eine kleine Gabel zum Durchtritt des Tentakels. Der äussere Arm ist der unterste Stachel, der innere aber offenbart sich auf Schnitten und bei Maceration (Fig. 11 *Sq*) als ein gesondertes, kleines, ovales Schüppchen, das durch den Mangel sowohl der freien Beweglichkeit, wie der Muskulatur sich von den Stacheln unterscheidet.

## B. Scheibenskelet.

## a. Inneres.

7. Mundeckstücke, *ossa angularia oris*. Durch Aufnahme von Canälen für Wassergefäßzweige, hier die zu den Mundsaugern gehenden, characterisiren sich von den Scheibenknochen bloß die Mundeckstücke (Fig. 12, 13, 15, 16, 19, 21, 24, 27) als innere; sie können wohl auch je als die eine Hälfte eines halbirten Wirbels aufgefasst werden, oder besser als die vier Hälften zweier halbirten Wirbel, den vier Mundsaugern entsprechend. Sie bestehen aus zwei Schenkeln, die rechtwinklig zu einander stehen (Fig. 12), mit spitz ausspringenden Ecken (Fig. 16). Die kurzen Schenkel zweier zusammengehörigen (conjugirten) Stücke verbinden sich zu einer geraden Linie, welche sich quer vor den vordersten Wirbel legt, wobei die längeren annähernd parallel in der Armverlängerung hinziehen. Sie divergiren dabei ein wenig nach aussen und bilden, indem sich je ein Mundeckstück des einen Armes an das zugewendete des nächsten am adoralen Ende anlegt, jenes Hexagon mit ausspringenden Ecken (Fig. 13), das zur Aufnahme des Wassergefäßringes bestimmt ist. Dieser Ring ruht zudem in einer oberen, rinnenartigen Aushöhlung der Mundeckstücke (Fig. 12). Von derselben Rinne aus geht die Durchbohrung des Knochens für die Wassergefäßzweige. Da, wo die beiden Schenkel zusammenstossen, steigt nämlich ein Canal bis zur unteren Fläche völlig senkrecht hinab, zur Durchleitung des Gefäßes für die unteren Mundtentakel (Fig. 20 *V.t.*). In mittlerer Höhe entsendet dieser Canal noch einen horizontalen Seitenast nach vorn, für den oberen Mundsauger (Fig. 16 u. 20), wiewohl hier auch Ausnahmen vorzukommen scheinen, welche bei den Tentakeln Berücksichtigung finden sollen. Ein Mundeckstück, aufrecht gestellt und von der Mundseite aus gesehen, würde die Gestalt der Holzschnittfigur haben; *a b* wäre dann die Fläche des in der Verkürzung gesehe-



nen kurzen Schenkels, welche mit der entsprechenden des conjugirten Mundeckstückes sich verknüpft. Die Fläche trägt eine Rinne, welche durch die gleiche des conjugirten Stückes zu einem Canale ergänzt wird, für den aufsteigenden Ast des Armwassergefäßstammes (Cap. V. A. Fig. 16 *V. as*).

Der lange Schenkel zeigt im Holzschnitt oben zwei Ausschnitte, *e* für den Wassergefäß-, *f* für den Nervenring; die Seite *cd* würde sich mit der entsprechenden des Mundeckstückes des nächsten Armes verbinden, um Torus und Zähne zu tragen. Bei *g* würde der untere, aus *h* der obere Mundtentakel hervorkommen. Sodann bemerkt



man noch zwei Muskeleindrücke, senkrecht unter *e*, für den vierten und fünften Muskel (Cap. III).

*b. Aeusseres Scheibenskelet.*

8. Rückenplatten der Scheibe, *Laminae disci dorsales*.

9. Bauchplatten der Scheibe, *Laminae disci ventrales*. Eigentlich unterschiedslos ineinander übergehend, bilden eine grössere Anzahl Schuppen etwa von der Grösse der brachialen Bauchplatten die Haut des Scheibenrückens und des Bauches, soweit die noch zu nennenden Bauchdeckstücke ihn frei lassen. Man wird nach dem Muster etwa einer *Ophiolepis* annehmen können, dass bei normal gebildeten, beziehungsweise ganz jungen Exemplaren eine Schuppe in der Mitte des Rückens rings frei den andern aufliegt, unter welcher dann ein Kranz von diesen dachziegelförmig hervorsieht, unter diesen ein weiterer Kranz u. s. w. Dieses Verhältniss ist jedoch in allen Fällen, die ich beobachtet habe, stark getrübt, und es lässt sich nur im Allgemeinen angeben, dass die Bauchschuppen, als die jüngsten, meist keine völlige Trennung erlitten haben, dass dagegen die Rückenschuppen zum grossen Theil wieder verwachsen sind, dass ihr freier Rand bald nach dem Centrum sich aufrichtet, bald nach dem Scheibenrande sich neigt, die Schuppen aber, welche dem Armbeginn zunächst stehen, und die Bauchschuppen sich fast durchweg in ersterer Lage befinden.

10. Unpaare Deckstücke der Mundeckstücke, *ossa peristomialia*<sup>1)</sup> (Fig. 44). Wenn je zwei Mundeckstücke zusammen als die Hälften eines oder zweier vordersten Wirbel aufgefasst werden können, so sind die Peristomialknochen den Bauchplatten der Arme homolog oder homodynam, als deren vorderste Vertreter. Wie aber die Mundeckstücke wesentlich die Wirbelform verlassen, so weichen auch die Peristomialknochen bedeutend von der Gestalt der Armbauchplatten ab; sie biegen sich mit einem schräg aufsteigenden Fortsatze zwischen den Mundeckstücken in die Höhe, decken den aufsteigenden Theil des brachialen Nervenstammes zwischen den unteren Mundtentakeln und verbreitern sich über diesen wieder ein wenig, um hier — und das ist vielleicht das wichtigste an ihnen — allmähig verdünnt mit unmerklich feinem Rande am Mageneingange zu verschwinden. Sieht man je ein Mundeckstück an als zwei verschmolzene, gleich liegende Hälften zweier Wirbel, so muss auch ein Peristomialknochen für zwei verschmolzene

1) Ich ziehe es vor, von den mannigfachen Knochen in der Umgebung des Mundes, welche mit diesem Namen belegt worden sind, ihn nur den hier beschriebenen als wirklich peripherischen Knochen zuzuerkennen.

(beziehungsweise nicht getrennte) Arm- und Bauchplatten gelten, und zwar das horizontale Stück als die eine, aborale, der aufsteigende Schenkel aber, seiner Lage zwischen den oberen Mundsaugern gemäss, als die vordere, adorale.

41. Mundschilder, *ossa interradialia oris* (Fig. 2 und 44 J. o). Regelmässig sechseckige Platten nehmen an der Bauchseite den Raum zwischen den benachbarten Seitenplatten je zweier Arme ein, ihnen je eine ihrer Seiten zuwendend. Von den übrigen vier Grenzen die beiden aboralen an die Bauchplatten der Scheibe, die beiden adoralen an die zunächst zu beschreibenden Knochen (42). Bei jugendlichen Thieren, die noch keine Theilung durchgemacht haben, wird vermuthlich eine, bei alten, regenerirten werden zwei oder mehrere dieser Mundschilder zu Madreporenplatten umgewandelt (Fig. 24—27), ich sage umgewandelt, da aus Schnitten folgt, dass von einer etwa aufgewachsenen Madreporenplatte, wie sie gewöhnlich beschrieben wird, nicht die Rede sein könne, sondern nur von einem verdickten Mundschilde. Als äusseres Merkmal der Madreporenplatte wird von den Autoren (z. B. BRONN) eine mittlere Erhöhung oder Vertiefung, ein sogenannter Umbo, angegeben. Damit verhält es sich bei der *Ophiactis* auffallend genug. Ich fand ihn fast niemals wieder, wobei ich mich nicht nur auf den äusseren Augenschein, sondern auf Schnittreihen stütze. Beides ergab, dass die Madreporenplatte aussen von einer glatten Fläche begrenzt wird. In einzelnen seltenen Fällen jedoch (Fig. 46) tritt ein wirklicher Umbo als unregelmässige Erhabenheit deutlich hervor. Es erscheint natürlich —, diese Madreporenplatte als Homologon derselben singulären Platte bei den übrigen Ophiuren, denen die schizogonische Vermehrung versagt ist, anzusehen und den Umbo in beiden Fällen auf dieselben im Embryo thätigen Ursachen zurückzuführen. Die erstgenannten Madreporenplatten aber ohne Umbo, mit glatter äusserer Fläche, dürften als die epigonal gebildeten Platten anzusehen sein, die der Schizogonie ihre Entstehung verdanken und bei anderen Bildungsursachen auch einen anderen Habitus bekommen haben. Die Durchbohrung der Madreporenplatte siehe beim Wassergefässsystem.

42. Aborale, 43. adorale Deckplatten der Mundstücke, *Ossa tectoria angularium oris aboralia et adoralia* (Fig. 44 T. ab u. T. ad). Wenn je ein Mundstück zwei Wirbelhälften vorstellt, so wird es nicht Wunder nehmen, wenn jeder dieser Wirbelhälften eine Seitenplatte zukommt, die freilich der Stachelanhänge verlustig gegangen ist. Im Uebrigen haben diese Knochen die Gestalt unregelmässiger Mondsicheln behalten und sind nur etwas mehr zu Bohnen abgerundet, deren Hilus sich nach vorn, nach dem Munde zu,

richtet. Die beiden aboralen sind die grösseren, die adoralen die kleineren. Jene liegen hinter den unteren Mundtentakeln, die aus dem Hilus heraustreten, diese zwischen oberen und unteren, mit derselben Relation der oberen Sauger zum Hilus. Man kann in diesen Lagebeziehungen einen Hinderungsgrund erblicken gegen den Vergleich dieser Knochentafeln mit den Armseitenplatten; denn bei diesen kommt der zugehörige Tentakel jedesmal am hinteren Rande zum Vorschein, bei den Deckplatten der Mundeckstücke aber am vorderen, und es lässt sich nicht leugnen, dass dadurch die Homologie, wenn auch wohl nicht aufgehoben, doch erheblich getrübt wird; ja es liegt für den, der durch anatomische Vergleichung Homologien begründen will, vielleicht näher, diese Deckstücke den Schüppchen der Armglieder gleichzustellen.

14. Schlussplatte der Mundeckstücke, *Torus angularis* (Fig. 16, 19, 24 *Tr*). Da wo die benachbarten adoralen Seiten zweier Mundeckstücke (*cd* des Holzschnittes unter 7) zusammenstossen, legt sich in der ganzen Länge als Schlussstück vor die Verbindungsstelle ein kleines, senkrechtes Knochenplättchen, welches in seiner Form mit dem von BRONN gezeichneten (I. Taf. XXXI, Fig. 11) übereinstimmt, nur dass es statt der drei Paare von Löchern, welche das von Ophiolepis durchbohren, deren nur zwei besitzt (Fig. 19), beide der oberen Hälfte angehörig, oder vielmehr an Stelle je eines Paares nur eine einzige breitere Oeffnung.

15. Deckplatte des Torus, *Os tectorium tori angularis* (Fig. 11 *T. tr*), ein kleines, viereckiges Täfelchen, das dem Torus unten und aussen auflagert.

16. Zähne, *Dentes* (Fig. 11, 13, 14, 15, 16, 19, 24 *D*). Vier kleine, entweder oblonge oder am adoralen Rande mit einem oder zwei Ausschnitten versehene Knochenplättchen, die dem Torus aufsitzen und von unten nach oben ein wenig an Länge regelmässig zunehmen (was natürlich im Schnitt nicht immer sichtbar zu sein braucht). Die beiden unteren sind nur passiv beweglich, die beiden oberen besitzen eigene Muskeln (Cap. III, 6 u. 7).

17. Genitalspangen, *Ossa genitalia* (Fig. 13, 15 *O. g*). Zu beiden Seiten der beiden Armwirbel, welche in die Scheibe hineinreichen, am vorderen Rande des dritten, des Grenzwirbels zwischen Scheibe und freiem Arm, ansitzend, verlaufen je zwei Genitalspangen, zwischen denen die freie Communication vom äusseren Seewasser zur Leibeshöhle und der Austritt der Geschlechtsproducte vor sich gehen. Da die Bauchplatten der Scheibe direct an sie sich anlegen, ja in sie übergehen, so steht wohl, wenigstens anatomisch, ihrer Miteinrechnung unter die äusseren Skeletstücke nichts im Wege.



Werfen wir nach diesem noch einen Blick auf die Beziehungen der verschiedenen Skelettheile zu einander, so geht vielleicht daraus, dass viele Knochen aus der Umgebung des Mundes einerseits als zur Scheibe, andererseits als zu den Armwirbeln gehörig genommen werden konnten, hervor, dass die allgemeine Gliederung des Thieres in Scheibe und Arme, die gewiss dem ganzen Bau am besten entspricht, für die strenge Durchführung beim Skelet etwas Missliches hat. Man könnte besser, falls man wenigstens die Homodynamien, die ich berührte, gelten lassen will, eine Scheidung vornehmen in Armknochen und in accessorische Stücke. Zu den letzteren wären zu zählen: der Torus mit seinem Deckplättchen, die Mundschilder, die Zähne, die Rücken- und Bauchschuppen der Scheibe und die Genitalspangen; alle übrigen liessen sich auf die Arme vertheilen. Dann wären aber nicht die beiden Wirbel, welche bisher als die vordersten aufgeführt sind, die in der Scheibe nämlich, in Wahrheit als erster und zweiter zu betrachten, sondern als dritter und vierter. Die beiden ersten stäken in den Mundeckstücken; je zwei von diesen, die vor dem ersten ungetrennten Wirbel liegen, wären mit ihren einander zugekehrten, sich berührenden Flächen zu einem Stücke zu verbinden, das vereinigte Stück aber durch einen mittleren Horizontalschnitt, oder genauer einen solchen, der schräg diagonal von hinten und oben nach vorn und unten ginge, wiederum in zwei andere Stücke zu zerlegen, welche nunmehr den wahren ersten und zweiten Wirbel repräsentirten. Die Bauchplatte des ersten wäre die aufsteigende Hälfte des os peristomiale, dessen horizontale die des zweiten; Seitenplatten (oder Schüppchen?) des ersten Wirbels wären die Ossa tectoria angularium oris adoralia, die des zweiten die aboralia. Die vier ersten Wirbel jeden Armes würden dann der Rückenplatten ermängeln. — Vielleicht hat diese Auffassung, welche die einzelnen Knochen möglichst bei den Armen unterzubringen sucht und in der That wohl naturgemässer ist, als die Eintheilung in Scheiben- und Armknochen, etwas Bestechendes zu Gunsten der Theorie, welche die Echinodermen als Thierstöcke hinstellt, die Arme aber als Individuen. Dem kann man wohl unmittelbar entgegensetzen, was aus der geringen Entwicklung des Magens bei den Ophiuren folgt. Will man mit Hülfe der phylogenetischen Methode das Echinoderm aus wurmartigen Thieren durch Stockbildung hervorgehen lassen, so wird man unter den Asteroiden sicher die Seesterne, deren Arme (Individuen) noch Magentheile enthalten, für ursprünglicher nehmen müssen als die Ophiuren, deren Armen jene Darmaussackungen fehlen, resp. verloren gegangen sein würden. Hält man dies fest, so kann man in dem Umstande, dass das Armskelet bei den Ophiuren unmittelbar bis in den Mund hineinreicht, keinen Wegweiser erblicken,

der die vollständige Scheidung des Thieres in einzelne Arme oder Individuen anzeigte, — denn bei den Seesternen, als der ursprünglicheren Form, erstrecken sich die Arme gar nicht bis in den Mund, sondern werden durch eine häutige Mundmembran, eine wahre Bauchbegrenzung der Scheibe, auseinandergehalten. Diese Membran mit ihren Anhängseln, welche die Zerlegung des Seesternes nach Armen nicht unbedeutend erschwert, müsste nach jener Theorie offenbar den Ophiuren, als dem secundären Stadium in der phylogenetischen Reihe, wieder abhanden gekommen sein. Der Schluss wäre also ein Trugschluss, der die Vorschiebung des Armskeletes bis zur gegenseitigen Berührung der Knochen im Munde, wie sie die Ophiuren kennzeichnet, als Andeutung anfangs wirklich getrennter Arme oder Individuen nehmen wollte.

Ueber die Bedeutung der Armbauchplatten und ihre Homologa bei andern Stachelhäutern siehe das Ende des nächsten Capitels.

### Zweites Capitel. Histologie des Skeletes. Haut. Bänder.

Da man das gewebliche Material der Bänder nicht, wie etwa bei den Wirbelthieren, von den Knochen trennen kann, weil es zugleich auch einen Bestandtheil dieser ausmacht, so mag man auch nicht gut die Bänder für sich beschreiben, ohne vorerst die Skeletstücke in ihre histologischen Elemente aufzulösen, um daran dann anzuknüpfen. Dabei kann man sich der Erleichterung genügend erfreuen, welche aus der Umbildung der gesammten Haut zu Knochenplatten erwächst. Es ist mir unmöglich zwischen den Theilen des Hautskeletes und den Wirbeln in ihrem feineren Bau irgend welchen principiellen Unterschied aufzufinden, von jener feinen Haut allein abgesehen, die gleich die erste Rubrik der verschiedenen Gewebelemente des Skelets ausfüllen soll. Diese sind nämlich:

1. Die Cuticula. Die von EHRENBURG entdeckten und von J. MÜLLER, LEYDIG, HOFFMANN u. a. wiedergefundenen Wimpern der äusseren Haut, von denen eine besondere Zartheit gerühmt wird, habe ich bei meinen Spiritusexemplaren, wie erklärlich, nicht beobachten können, woraus natürlich keineswegs ihre Nichtexistenz gefolgert werden kann; vielmehr mögen sie die gesammte Körperoberfläche, vielleicht auch hier mit Ausnahme der Stachelenden, bekleiden, wie bei Asterien und Echiniden. Die feine Cuticula dagegen, der sie aufsitzen sollen, konnte ich meist wahrnehmen, wie sie denn z. B. in Fig. 34 sehr deutlich hervortritt.

Nur wenigen Stellen darf ich sie mit Bestimmtheit absprechen, so der gewölbten (Verwachsungs-) Stelle in derselben Figur. Sie ist es,



welche am constantesten als feiner, homogener, doppelt contourirter Saum erhalten bleibt, da wo die darunter liegenden Elemente der Haut schwinden (es hat dies Bezug auf den oberen Rand der Ossa peristomialia). Die Wimperepithelzellen, zu denen die Cuticula gehört, zählen, da sie nicht ein von der Grundsubstanz des Skeletes völlig getrenntes Lager bilden, unter die dritte Rubrik.

2. Die Kalktheile. Es reicht aus, nur an wenigen Sprengstücken gar nicht oder an einzelnen Schnitten schwach entkalkter Thiere den Kalk des Skeletes zu untersuchen, da man sich bald zur Genüge überzeugt, dass das Balkennetz aus der Verschmelzung jener embryonalen Kalkbälkchen, -Gabeln und -Anker, wie sie z. B. THOMSON so genau beschrieben hat (XX), hervorgegangen ist. Durch eine mässige Kalkentziehung werden häufig die dünneren Verbindungsstücke aufgelöst, und die massiveren Reste geben jene ursprünglichen Formen, aus denen das Ganze entstand, direct wieder. Die Bälkchen sind am stärksten in den dicken Innenknochen, besonders in den Mundeckstücken. Aus einer einfachen Ueberlegung geht das Gesetz hervor, dass an allen freien Flächen der Knochen die Kalkbälkchen, da sie von innen hierher gedrückt wurden, ohne entweichen zu können, sich zu gleichmässigen Platten verbinden mussten, wie eine solche etwa GEGENBAUR'S Fig. 75 (II) vorführt. Es findet diese Regel besonders Anwendung auf die innere Seite der Hautplatten, welche bei kurzer Chromsäurebehandlung schöne gefensterte Kalktafeln liefern, mit regelmässig runden Fensterausschnitten. Die gewöhnliche Zusammensetzung der Hautplatten ist die, dass einer regelmässigen inneren Tafel eine ähnliche äussere aufliegt, deren Knotenpunkte die Granulationen der Haut hervorrufen und mit jener durch Querbälkchen sich verbinden. Späterhin schiebt sich in der Mitte, den Rand verschonend, eine kleinere dritte oder vierte Tafel dazwischen, mit derselben Verbindung; und bei recht alten Platten, zumal am Rücken der Scheibe, nimmt die Verkalkung so überhand, dass mehrere Täfelchen durch Verdickung der Verbindungsbälkchen mit einander verschmelzen. Einen gegentheiligen Mangel fester Kalkverbindungen bemerkt man an den Bauchplatten der Scheibe. Alle diese Verhältnisse sind übrigens nicht schwierig hergestellten Schliffen oder den meist zertrümmerten Kalkresten eines Schnittes durch halb entkalktes Gewebe, sondern hauptsächlich den Lücken entnommen, welche der fehlende Kalk bei lange mit Chromsäure oder Holzessig behandelten Thieren zurückliess. Direct an Kalkstücken muss man bestimmen, dass die dichteste Kalkverbindung die kleinen Gelenkflächen und Höcker herstellt, mit welchen die Wirbel gegenseitig ineinandergreifen. Diese erscheinen bei einer Vergrösserung (I/II), welche das



schneeweisse Kalknetz der Knochen selbst noch nicht weiter aufzulösen vermag, als compact, glasig und durchsichtig, und entbehren in der That aller organischen Einschlüsse. Ein Gleiches gilt von den Buckeln, welche die Stacheln stützen<sup>1)</sup>. Durch Anschleifen getrockneter Stacheln constatirt man, dass diese, wenigstens die grösseren an den ersten zwei Dritteln eines Armes etwa, nicht massiv sind, also nicht durch und durch aus einem Kalkgerüst bestehen, sondern einen Hohlraum einschliessen. Die äussere Kalkbekleidung baut sich auf aus weitläufig gefiederten Längsstangen, deren Fiedern oder Queräste sich verbinden und so Leiterformen herstellen; ein Stachel aus dem Anfange eines Armes setzt sich aus einer grossen Anzahl solcher Längsgitter zusammen (vergl. Fig. 9), während mit vielleicht zwei oder vier einer an der Spitze sich begnügt. Das Kalkgerüst der Stacheln geht, etwas verdünnt, direct in die Gelenkmembran und von dieser in die Seitenplatten der Arme über. Das äussere Gerüst der Stacheln macht etwa die Hälfte eines Querdurchmessers aus, indem es ein Viertel jederseits von aussen eindringt; so wenigstens gegen die Wurzel hin; denn da oben das Gerüst sich an Stärke gleich bleibt, der ganze Stachel aber sich verjüngt, so muss jenes über den Innenraum mehr und mehr überwiegen und ihn in entsprechender Entfernung von der Spitze abschliessen. Aeusserlich zeigen sich die Stacheln mit kleinen Papillen besetzt, die sich gegen die Spitze zu auswärts gekrümmten Häkchen verlängern (Fig. 9). — Das Kalkgerüst der Zähne, von dem bei den Echiniden VALENTIN, WALDEYER und HOFFMANN eine ganz besondere Structur nachgewiesen haben, weicht bei der *Ophiactis* in keiner Weise von den Formen ab, welche in den übrigen Knochen die kalkige Masse beherrschen; nur muss darauf aufmerksam gemacht werden, dass sich ihre Bälkchen durch hervorragende Zartheit, Zierlichkeit und Gedrängtheit auszeichnen.

3. Das Zellgewebe. Als eigentliche organische Grundlage nicht nur des inneren Skeletes, sondern eines jeden Gewebes, das der Verkalkung unterliegt, also auch der ganzen Haut, soweit sie von Bändern frei bleibt, sehe ich das Zellgewebe an, oder exacter, wenn man mir den mangelnden Nachweis der Zellenisolirung anrechnen will, das Kerngewebe, bestehend aus einer protoplasmatischen Grundmasse mit eingelagerten Kernen. Man könnte recht wohl zu dem Schluss kommen, dass dieses Gewebe, nicht nur hier, sondern bei allen Echinodermen, allein einer Epithelwucherung sein Dasein verdankt, und die Gründe sollen unten angegeben werden; zunächst ist hier zu bemerken, dass

1) HOFFMANN meldet dagegen, dass die Stachelwarzen der Seeigel (VII, p. 6) aus Kalknetzen, und zwar besonders feinen, sich aufbauen.

diese zellige Schicht unmittelbar unter der obbeschriebenen Cuticula ein gleichmässiges Stratum bildet, noch ausserhalb der äussersten Kalktafel, und dass zwar meist auch hier, wie in den tieferen Theilen dieses Gewebes, die Kerne aufrecht oder liegend, dünn oder dicht gestellt sind, dass sie aber an manchen Theilen der Oberfläche, so meistens an den Zähnen und den anliegenden Hauttheilen, oft eine solche regelmässige Nebeneinanderlagerung erkennen lassen, wie sie die Kerne eines cylindrischen oder cubischen Epithels characterisirt. HOFFMANN giebt von Asterien an (VIII), dass die äusseren Körperwimpern bald cylindrischen Epithelzellen, bald direct dem Bindegewebe aufzusitzen scheinen. Man kann bei der Ophiactis ein gleiches Verhältniss annehmen; dann wären die erwähnten, regelmässig gestellten Zellen das wimpernde Cylinderepithel, welches an andern Körpertheilen direct in das unregelmässige, zellige Bindegewebe, das vom fibrillären (4) wohl zu unterscheiden, überginge. Schon dieser Umstand der fehlenden Grenze zwischen beiden zelligen Geweben und die Vertretung des Epithels durch Bindegewebszellen lässt letztere wohl auf erstere zurückführen. Und so erfüllt denn dieses Gewebe überall gleichmässig die Zwischenräume zwischen den Kalknetzen der Skeletstücke, es beherrscht sie allein im Innern und theilt sich darein nur an den innern Grenzen mit dem fibrillären oder Bandgewebe. Wo durch Mangel häufigerer Bewegung (an den Scheibenknochen nämlich) der Verkalkung Raum geboten wird, von einem Knochen auf den andern überzugreifen, — wie denn die Haut eine erhebliche Tendenz zeigt, durchweg eine einheitliche Knochenplatte herzustellen, woran sie nur durch die fortwährende Verschiebung der einzelnen Stücke aneinander gehindert wird, — da verdrängt das Zellgewebe die Bindegewebsfibrillen (Fig. 24 z. B.) und bewährt sich auch hier als eigentlichen Träger des Verkalkungsprocesses. Ebenso ist es auch allein der Sitz des Pigments, dessen Verbreitung nach den Körperregionen schon in der Diagnose geschildert wurde. Das Pigment, das bald nur in ganz feinen Körnchen besteht (Fig. 22), bald in grösseren Anhäufungen und Klumpen (Fig. 24), fehlt den innern Knochen fast ganz, während es die äusseren durch und durch durchdringt, mit wechselnder Dichtigkeit, je nach den helleren oder dunkleren Leibesgegenden. — In den Stacheln verhält sich das Zellgewebe etwas anders als in den übrigen Knochen, indem es wohl an den Stacheln der Armenden, der Kalkanordnung gemäss, nichts als mehrere Kernreihen aufweist (Fig. 35—37) und an den Stacheln der vorderen Armglieder diese Reihen auf einen bedeutenden Numerus steigert, indem es aber bei diesen letzteren im Hohlraum eine Umbildung erleidet. Worin die bestehe, kann ich nicht genau definiren; man erkennt Pigment, man er-



kennt auch Kerne und, wie es scheint, feinste Fasern, aber das Gewebe macht hier den Eindruck einer grösseren Zartheit als zwischen dem Kalk (Fig. 42 oberer Stachel). Es möchte ein dickschleimiger Pfropf sein, der, in der Stachelmitte solid, nach unten in mehrere Füsse ausläuft, nach den Bändern zu (4). Schleift man einen getrockneten Stachel an, so findet man darin einen etwa auf die Hälfte des Hohlraumes geschrumpften Faden, der gerade so im Stachel verläuft, wie die Seele des Federkieses in diesem.

4) Bindegewebsfasern. Diese von QUATREFAGES (XVI. p. 40) als »fibreux elastique« bezeichneten Fibrillen, an welchen HOFFMANN (VIII, p. 2) die optische Uebereinstimmung mit den Bindegewebsfasern der Wirbelthiere, von denen sie sich chemisch als nicht leimgebend unterscheiden, nachwies, bilden eigentlich die unterste Schicht der Haut, von der sie sowohl zwischen die Skeletstücke dieser, nur deren äussere Ränder verschonend, eindringen, wie auch nach dem Innern des Körpers, um theils die Verbindung zwischen den Wirbeln zu vermitteln, theils wirkliche Ränder zu formiren. SEMPER giebt an (XVII, p. 442), dass ein untrügliches Mittel zur Abgrenzung von den feinen Muskelfasern die Alkalien seien, welche ich nicht erprobt habe; als bestes, wenn auch weniger sicher, wird noch Carmin gerühmt. Nach meinen Erfahrungen wendet man am practischsten zu diesem Zweck das Picrocarmin möglichst lange an, da dann die Bindegewebsfasern sich mit grosser Gier des rothen Farbstoffes bemächtigen, die Muskeln aber der gelblichen Picrinsäure. — Ueberall, wo das Bindegewebe ohne Kalk auftritt, entbehrt es auch der Zellen; es ist in dieser Form der alleinige Vermittler der Gelenkverbindungen und Synostosen. Als solcher erfüllt es in dichten Zügen mit meist parallelem Faserverlauf alle Gelenkräume zwischen den Knochen. Aus den Bündeln strahlen die Fasern, sich fortwährend vom Stamme abzweigend, in die Knochen selbst aus, hier in verworrenstem Geflecht das nächste Kalkstäbchen vor- und rückwärts umschlingend und meistens damit endigend. In den Wirbeln pflegen sie weiter vorzudringen als in den Hautplatten (Fig. 32). Die Richtung der Fasern kann so bestimmt werden, dass die Fibrillen da, wo zwei Knochen sich mit schmalen Rändern berühren, direct von dem einen zum andern hinüberstreben (Fig. 47, 32, 33), da aber, wo die Knochen grössere Contactflächen einander zuwenden, der Richtung dieser Flächen parallel hinziehen, um seitlich in die Knochen abzubiegen. Im Einzelnen kann man folgende Bandverbindungen unterscheiden :

α. Die Synosten der Scheibenrückenplatten untereinander.



β. Die Synosten der Rückenplatten der Scheibe mit den Dorsalplatten des dritten Armwirbels.

γ. Die Synosten der ventralen Scheibenplatten unter einander.

δ. Die Synosten derselben Platten mit Genitalspangen, Mundschildern, Bauch- und Seitenplatten der beiden ersten Armglieder.

ε. Die Ligamente zwischen Zähnen und Torus; die Bänder der Zähne gestatten mit denen der Stacheln die grösste Veränderung der Lagebeziehungen der durch sie verbundenen Knochen, und zwar den unteren Zähnen bedeutende seitliche Verschiebungen, den oberen ausserdem noch ein Aufrichten der freien Zahnränder nach oben, dem Magen zu (s. Cap. III).

ζ. Die Synostosen zwischen Torus, Tectorium tori, Tectorium angularis adorale und aborale, Os peristomiale und dem Mundschilde.

η. Die Synostosen, welche die Dorsalplatten der Arme sowohl unter sich, wie mit den Seitenplatten, — die Seitenplatten ferner unter sich, wie mit den Bauchplatten und Schüppchen — und endlich die Bauchplatten unter sich und mit den Schüppchen verbinden.

θ. Die peripherischen Verbindungen der Wirbel und Mundeckstücke. Diese verknüpfen sämtliche Wirbel ausser dem ersten und zweiten vorn und oben an beiden Seiten mit den Dorsal- und Lateralplatten der Arme, — die unteren Wirbelfortsätze mit den Schüppchen und Bauchschildern der Arme, — die Mundeckstücke mit dem Os peristomiale und dem Tectorium angularis aborale und adorale, — die seitlichen Flügel der drei ersten Wirbel endlich mit den anliegenden Genitalspangen.

ι. Die Verbindungen der Wirbelgelenkflächen unter einander. Dies sind die Bindegewebszüge, welche in mannigfacher Verflechtung zwischen den Gelenkhöckern der vorderen und hinteren Wirbelfläche einherziehen (Fig. 32). Da oben gemeldet wurde, dass nur die vordere Fläche bis zu den Rückenplatten hinaufreicht, die hintere tiefer endigt, dem Abfall der oberen Wirbelfläche zufolge, so müssen von jenen Verbindungen getrennt werden:

α, die eigentlichen Zwischenwirbelbänder, zwei hohe und schmale Ligamente von gestrecktem Faserverlauf (Fig. 15 u. 32 *Lig.*), welche jene Unvollständigkeit des Wirbels an seiner Hinterseite ergänzen.

λ. Die Synostosen, welche die benachbarten Mundeckstücke verschiedener Arme zusammenhalten (die Seite *cd* im Holzschn. Cap. I, 7).

μ. Zwölf frei in die Leibeshöhle hineinragende Bänder, je eines an jeder Seite des zweiten Wirbels, von den darüberliegenden Scheibenrückenplatten schräg nach unten zu ihm herabsteigend (Fig. 17 *Lig.*). Da diese Bänder gefaltet sind, so kommen im Schnitt nur die vorsprin-

genden Falten zum Vorschein, und das Band hat das Ansehen, als ob es in mehrere getheilt oder durchbrochen wäre. Je zwei solche benachbarte Bänder sind bestimmt, eine Darmausbuchtung zwischen sich aufzunehmen.

v. Die Bänder zwischen den Stacheln und den Seitenplatten (Fig. 44 *Lig.*). Wie schon gesagt wurde, ruht jeder Stachel auf zwei vertical übereinanderstehenden Buckeln. Nun entspringen drei Bänder so an der Seitenplatte, dass die drei Insertionspunkte ebenfalls in eine verticale Ebene fallen, der eine oberhalb des oberen Buckels, der zweite zwischen beiden Buckeln und der dritte unterhalb des unteren (Fig. 42). Die drei Bandmassen verbreitern sich aber sogleich, um ausstrahlend ineinander überzugehen und ihre Fasern zu einem dichten Polster zu verbinden, das als vorzügliche Gelenkfläche sich eng den Buckeln anschmiegt und nur eine geringe Reibung bei der Bewegung der Stacheln an den glatten und glasigen Buckeln setzt. Nach aussen steht dieses Faserpolster, wie mit jedem Knochen seine Unterlage, so mit den Stacheln in fester organischer Verbindung, indem die Fibrillen zwischen die Kalkstäbe und Zellen eindringen. Die Form der Knochen- und Bandverbindung macht das Stachelgelenk zu einem sehr schönen Ginglymus, welcher die Bewegungen des Stachels auf eine einzige Ebene reducirt, auf die Aufrichtung nämlich nach vorn (nicht oben), bezw. die Zurückbeugung. Bei dieser ganz ausgezeichneten Gelenkverbindung würden die Bewegungen der Stacheln auf den Buckeln ungemein leicht ausführbar sein, wenn nicht diese Gelenke eine festere kalkhaltige Kapsel besässen (s. oben), die bei grösseren Verschiebungen sehr hinderlich werden muss.

Will man sich nach diesem ein Schema der Hautschichten der verschiedenen Echinodermen construiren, so kann das meiner Meinung nach nur so ausfallen:

Die oberste Schicht ist die Cuticula mit den Wimpern. Darunter folgen Zellen, welche aus dem äusseren Keimblatt des Embryo stammen. Diese Zellen persistiren entweder überall als Wimperzellen oder, wo Skeletbildung vorkommt, als Knochenzellen. Unter ihrer Lage folgen endlich als tiefste Schicht die Bindegewebsfasern. Sie dringen da, wo mehrere Knochenplatten übereinander liegen, zwischen diese ein; da wo Verknöcherung fehlt, liegen sie direct der Epithelschicht an, die selbst wieder, wie uns HOFFMANN von den Asteriden berichtet, zu rudimentären Brocken zusammenschrumpfen kann. In der HOFFMANN'schen Darstellung von der Asteridenhaut, welche mit den meisten Lehrbüchern übereinstimmt und welche diese Haut ausser dem Epithel lediglich aus Bindegewebsfasern bestehen lässt, muss hinzugefügt wer-



den, dass, meinem Schema entsprechend, alle Verknöcherungsstellen eine Zelleninfiltration aufweisen, wie ich denn an den Hautknochen tafeln von *Asteracanthion tenuispinus* und *rubens* in entkalkten Schnitten überall trotz einem gewissen Ueberfluss an Bindegewebsfasern deutliche Kerne in den Knotenpunkten beobachtete.

Fasst man das hier aufgestellte Schema der Hautschichten ins Auge und bedenkt man, dass es Hauttheile giebt, welchen die Cuticula fehlt (Stachelspitzen), andere, an welchen das Epithel und die totale Zellenlage verkümmert, und dass die Bindegewebsfasern, wie überall, so auch hier schwerlich zu den wesentlichen Theilen der Haut gerechnet werden dürfen, so wird man nicht leugnen können, dass die Haut auch zu einem Stadium zurückzusinken vermag, wo sie nur noch eine Cuticula vorstellt, dass also das Vorhandensein einer solchen Cuticula an Stellen der Körperoberfläche, welche einer wohl ausgebildeten Haut ermangeln, genügen kann, um als Vertreter oder Rest einer solchen zu gelten. Wir werden nun weiter unten sehen, dass die Epithelzellenschicht des Darmrohres im Grunde des Mundes unmittelbar in die Zellenschicht des Nervensystems übergeht, woraus mehrfache Schwierigkeiten erwachsen (an getheilten Thieren z. B. verklebt die Magenwand unmittelbar durch ein festes Narbengewebe mit den Rückenplatten der Scheibe). Wenn also hier das ursprüngliche Verhältniss des Embryo, wo Haut und Darm eine continuirliche Membran bilden, durchbrochen erscheint, so muss der verdünnte obere Rand der Ossa peristomialia um so mehr Gewicht erlangen, da er die anfängliche Norm restaurirt. Dieser verdünnte Rand ist aber weiter nichts als eine Cuticula, welche, jener Verbindungsstelle von Darm und Nervenring aufliegend, bis in den Magen anfang, der im übrigen einer solchen Membran entbehrt (Fig. 18 u. 23) hineinreicht. Das Nervensystem besitzt ebensowenig eine Cuticula; zudem macht jenes Häutchen, wenn zufällig die Epithelübergangsstelle sich etwas faltet (dieselben Figuren), die Biegungen nicht mit, sondern verläuft glatt darüber hinweg nach oben zum Magen, nach unten zum Skelet. Es kann daher wohl keine Frage mehr sein, dass dieses Häutchen der wirkliche Rest der äusseren Haut ist. Kann aber das Integument bei der *Ophiactis*, — wo es doch am ganzen Körper so sehr zur Ossification inclinirt, — in so rudimentärer Form auftreten, so finde ich keinen Grund, warum es nicht bei den Seesternen, bei deren viel biegsamerer Haut jene Tendenz ungleich weniger bestimmt ausgesprochen ist, nicht in grösserer Ausdehnung als hier, in der ganzen Ambulacralrinne nämlich, dieselbe Beschaffenheit angenommen haben sollte. Ich behaupte also (und folge darin der verbreitetsten Anschauung der Lehrbücher), dass das feine, oft noch reducirte Flimmerepithelium in der



Ambulacralrinne der Asterien dieselbe Berechtigung hat als äussere Haut zu gelten, wie die dicke Hautschicht am Rücken mit ihren Knochenplatten, Stacheln, Pedicellarien etc. Andererseits habe ich die Bauchplatten der Ophiurenarme, welche J. MÜLLER als superambulacral bezeichnet (XIV, p. 173), ohne damit eine Erklärung abzugeben, als homodynamische Theile der *Ossa peristomialia* aufgestellt und muss jetzt diese Homologie weiter auf die cuticulare Verdünnung derselben Knochen ausdehnen. Aus diesem zusammen aber folgere ich, dass die Bauchplatten sammt diesen Knochen jenem Epithelüberzug in der Ambulacralrinne der Seesterne homolog seien, und nehme die gleiche Homologie für die die Längsnervenstämme der Holothurien bedeckende Hautschicht in Anspruch. Will man mir aber in diesen Anschauungen beistimmen, so wird man mir auch die Richtigkeit meiner Skeletteintheilung zugeben, wenn sie die Wirbel und Munddeckstücke der Ophiuren und damit zugleich die Armwirbel der Asterien als innere Skeletstücke allen übrigen als äusseren contraponirt, wie dies GEGENBAUR u. a. andeutet, ohne es streng durchzuführen (II, p. 308 ff). Noch mehr aber ist die Homologie der Bauchhaut der Arme bei den verschiedenen Echinodermen zu erweisen gesucht, um den Ableitungen GREFF's entgegenzutreten (V, p. 165—169). GREFF schliesst bekanntlich so: bei Ophiuren und Holothurien soll sich zwischen ambulacralem Nervenband und Haut, bezw. den Armabdominalplatten der ersteren, ein Canal befinden, und dieser wird als Homologon der offenen Ambulacralrinne der Asterien genommen. Es sollen daher jene Typen (von den Seeigeln sehe ich ab) aus den letzteren sich entwickelt haben, indem die adambulacralen Platten Fortsätze über die Rinne ausschickten, die sich verbanden und sie überwölbten, woraus die Ophiuren entstanden, — indem sich unter gleicher Ueberwölbung die Rinne auf die aborale Seite fortsetzte bis zum oberen Pole, mit gleichzeitiger Verlängerung der Mundscheitelachse, um so die Holothurien ans Licht zu fördern; — oder der umgekehrte Weg führte von den Holothurien, als den früheren, zu den Asterien, als den späteren Thiergestalten. — Abgesehen davon, dass die letzte Entscheidung über die verwandtschaftlichen Verhältnisse der Entwicklungsgeschichte anheimzugeben ist, so müssen doch, will man fertige Thiere aufeinander beziehen, die Theile, deren Umbildung dabei in Frage kommt, noch möglichst ein Gepräge haben, welches den bei der Verwandlung vorgegangenen Process andeutet. Man hätte also zu erwarten, dass in unserem Falle die Ambulacralplatten der Ophiuren entweder noch continuirlich mit den Seitenplatten, den Homologis der Adambulacralplatten der Seesterne, aus denen sie doch hervorgesprosst sein sollen, zusammenhängen, oder dass sie wenigstens, ihrer bilateralen

Anlage zufolge, in der Mitte als der Verwachsungsstelle eine Naht zeigten. Beides findet indess nicht statt, sondern die erwartete Naht in der Mitte fehlt, die unerwartete aber an der Berührungsstelle mit der Seitenplatte ist vorhanden. Endlich habe ich noch ganz besonders nachdrücklich zu betonen, dass ich von einem Zwischenraum oder Canal zwischen Nervenband und Bauchplatte bei meiner *Ophiactis* nicht nur nichts fand, sondern sogar einen ziemlich festen Zusammenhang zwischen beiden, so zwar, dass eine Trennung, die bei zu hohem Hitzegrade eindringendes Wachs erzwingen wollte, nur auf Kosten des zerstörten, lockeren Knochengewebes der Platten geschehen konnte (Fig. 32), während das Nervenband immer noch fest an den Ligamenten zwischen den Bauchschildern anhaftete (das Nähere über diese Lagerungsverhältnisse s. Cap. V. C).

### Drittes Capitel. Stamm- oder Skelettmuskeln.

Ich setze den verschiedenen zarten Muskelfasern, die in den Weichtheilen sich finden und bei diesen erwähnt werden sollen, die Skelet- oder Stammuskeln entgegen und verstehe darunter alle die Muskeln, welche sich mit beiden Enden an Skelettheilen inseriren und ausschliesslich zu deren Bewegung dienen. Man kann ihnen im Allgemeinen nachsagen, dass in der Ruhelage die Fasern sämmtlich einen geraden Verlauf haben und dass alle Fasern eines Muskels parallel gerichtet sind, mit einziger Ausnahme derer der *Musculi spinales*, welche einen sehr regelmässigen Conus formiren.

#### A. Muskeln der Arme.

1. Zwischenwirbelmuskeln, *Musc. intervertebrales* (Fig. 44, 45, 33, 36 *M. iv*). Diese Muskeln kommen an den vorderen Armgliedern den aboralen interradiären Muskeln, den stärksten des Thieres, beinahe gleich. Zu jedem Armgliede gehören zwei, einer zu jeder Seite. Die weitere Trennung in obere und untere, die J. MÜLLER vornimmt (XIV, p. 473), hält bei genauerer Untersuchung nicht Stich, denn es findet sich, dass sie die ganze seitliche Höhlung zwischen Wirbel und Seitenplatte vollständig ausfüllen. Ein etwas seitlich fallender, verticaler Längsschnitt zeigt ihre totale Höhengausdehnung (Fig. 33). Sie setzen sich an der Rückseite der Wirbelflügel und der hinteren unteren Fortsätze mit ihren vorderen Enden an und finden ihre hintere Begrenzung an der Vorderseite der Flügel und der vorderen unteren Fortsätze des nächstfolgenden Wirbels. Da aber die Entfernung zwischen den unteren Fortsätzen eines Wirbels auf jeder Hälfte grösser ist

als die Dicke seines Flügels, so müssen die Muskelfasern, welche die Zwischenräume zwischen den Wirbeln einnehmen, oben länger sein als unten. Je weiter nach unten, um so kürzer werden sie, und die kürzesten liegen direct neben dem Nervenstamme, wo sie den betreffenden Muskelnerven aufnehmen. Gegen das Ende der Arme werden diese Muskeln natürlich schwächer und schwächer, an den vorletzten Gliedern erkennt man nur reducirte Bündelchen zwischen Nerven- und Gefäßstamm (Fig. 36), und am allerletzten gelang mir gar nicht mehr sie wahrzunehmen. Die Richtung der Zwischenwirbelmuskelfasern fällt durchweg mit der des Armes zusammen, und nur das erste Paar macht eine unerhebliche Ausnahme, da es vom ersten Wirbel divergirend zu den hinteren Flächen der Mundeckstücke gelangt (Fig. 15 *M. iv*).

2. Stachelmuskeln, *Musc. spinales* (Fig. 14, 41, 42 *M. sp*). Die Anzahl der jeden Stachel der vorderen Armglieder bewegenden Muskeln wechselt von eins bis drei, dem einen Hauptmuskel können sich noch ein Paar schwächere Nebenmuskeln mit gleicher Wirkungsfähigkeit zugesellen. Der Hauptmuskel (wie ähnlich die Nebenmuskeln) besteht aus nicht gerade zahlreichen, ziemlich feinen Fasern, welche einen sehr regelmässigen Kegel construiren. Dessen Basis wurzelt an der Innenfläche der Seitenplatten, während die Spitze im mittleren Stachelbände sich verliert. Hier wäre ein solcher Fall, wo uns mit SEMPER die Unterscheidung zwischen Bindegewebs- und Muskelfibrille zur Unmöglichkeit würde, wenn uns nicht die Contractionszustände derselben Muskeln aus der Noth hülften; so hat ein solcher Muskel in Fig. 44 (rechts oben) seine Conusgestalt verlassen und sich zu einem Flaschenbauche verdickt, dessen Hals von dem bindegewebigen Ligamente gebildet wird. Leider liegen die Muskeln immer so dicht im Knochengewebe der Lateralplatten vergraben, dass man einen Canal nicht nachweisen kann; doch wird jeder einzelne seinen eigenen Canal besitzen müssen. Wie der Hauptmuskel zum mittleren Stachelbände, so verhalten sich die schwächeren Nebenmuskeln (Fig. 42) zu den äusseren Bändern ober- und unterhalb der Buckel. Die Muskeln gehören der vorderen Stachelseite an und ihre Basis liegt dem Munde näher als die Spitze (Fig. 14). So werden sie allein das Aufrichten der Stacheln besorgen können, während die Aufgabe des Zurückbiegens der Elasticität der Bandmasse zufallen muss (dasselbe Verhältniss, wie bei den Muscheln zwischen Schalenschliesser und elastischem Bände). Ob an den Spitzen ausgewachsener Arme, wo die Stacheln von den Seitenplatten abgegliedert sind, sie noch von besonderen Muskeln regiert werden, scheint mir mehr als zweifelhaft; sind welche vorhanden, worauf vielleicht der vorletzte Stachel in Fig. 37 hinweist, so durchsetzen sie doch sicher



nicht die ganze Seitenplatte, sondern entspringen aus dieser dicht am Stachel.

### B. Muskeln der Scheibe.

Streckten sich die Hauptmuskeln des Armes, die Zwischenwirbelmuskeln, nach der Armrichtung, also radiär, so spannt sich zwischen den Mundeckstücken ein Kranz von achtzehn Muskeln aus, deren Fasern senkrecht zu jener Richtung, also circular verlaufen, wozu die Divergenz der ersten Zwischenwirbelmuskeln den Uebergang bildete. Diesem äusseren Muskelkranz läuft ein innerer parallel (6), während die Zahnmuskeln wieder die radiäre Richtung einhalten. Wir erhalten so folgende Muskeln:

Zwischen den einander zugekehrten Mundeckstücken verschiedener Arme:

3. *Musc. interradians aboralis* (Fig. 44, 45, 46, 20, 24, 27 *M. ab*), der stärkste aller Muskeln, dem die totale äussere Fläche der Mundeckstücke zum Ansatz dient.

Zwischen den Mundeckstücken desselben Armes:

4. *M. radialis superior*<sup>1)</sup> (Fig. 45, 46, 48, 20, 23, 27 *M. r. s*).

5. *Musc. radialis inferior* (Fig. 48, 20, 21 *M. r. i*). Diese Muskeln stehen so genau übereinander, und ihre Insertionsflächen (s. Holzschn. Cap. I, 7) bilden eine so zusammenpassende Figur, ein unterbrochenes Dreieck nämlich, wo der obere Muskel die viereckige Basis, der untere die Spitze einnimmt, dass man sich schwer von der Duplicität des Muskels überzeugen mag. Schnitte lassen indess keinen Zweifel; so giebt ein Verticalschnitt, parallel mit der Armrichtung, aus der Mitte des Armes (Fig. 48) das Verhältniss direct, ebenso ein solcher transversal zum Arme (Fig. 20); und in Reihen von Horizontalschnitten haben die ersten Schnitte die fraglichen Muskelfasern, den nächsten fehlen sie, um in den folgenden wieder zu erscheinen. Man braucht nur einen Querschnitt anzusehen, um zu erkennen, dass der obere Muskel den unteren weit an Masse überwiegt (Fig. 48). Die Fasern des oberen sind überdies gleich lang, während die des unteren nach unten an Länge abnehmen (Fig. 21). Bemerkt sei noch, dass ich, allerdings nur ein einziges Mal, die Andeutung eines entsprechenden Muskels (den morphologischen Werth s. u.) im zweiten Armgliede traf (Fig. 48 rechts unten, mit als *M. sp.* bezeichnet). Kurze und schwache, aber deutliche Fasern, setzen sich seitlich am Nerven an und verlaufen transversal zum Arme.

1) Unter dem Ausdruck »radialis« ist hier natürlich nicht die Richtung, sondern nur die Lagerung im Radius zu verstehen. Die Richtung ist senkrecht zum Radius.

Der innere Kranz kommt zu Stande durch Versechsfachung eines kleinen Muskels, des

6. *Musc. interradians aboralis inferior* (Fig. 14, 16, 18, 19, 24 *M. ad. i*). Dieser schmale, hohe Muskel (seine Höhe gleicht der unteren Hälfte des Torus) mit circulärem Faserverlauf verbindet die aneinander gelagerten adoralen Enden der Mundeckstücke verschiedener Arme. Der horizontale Schnitt giebt, wie beim vorigen der verticale, ein Paralleltrapez oder selbst ein gleichschenkliges Dreieck (Fig. 16), dessen Basis der Torus, dessen Seiten die Mundeckstücke bilden.

7. Die Zahnmuskeln, *Musc. interradians adorales superiores* (Fig. 15, 18, 19 *M. ad. s*). Hiervon kommen auf jeden Interradius zwei, nicht zwei Paare, denn ein jeder erscheint im Horizontalschnitt (Fig. 15) solid und nicht in zwei getheilt (woraus ich oben die einfachen Oeffnungen des Torus folgerte, Cap. I, 44). Sie stehen genau über den vorhergehenden, aber ihr Faserverlauf kreuzt den jener. Dabei steigen sie nach dem Munde zu ein wenig auf, zumal der oberste. Sie entspringen an denselben Mundeckstückseiten, welche die Insertionen des vorigen enthielten. Von hier treten sie durch je eine Oeffnung des Torus zu den beiden obersten Zähnen, welche also allein eine eigene Muskulatur bekommen.

Es ist nicht ganz leicht, sich von der Wirkungsweise aller dieser Muskeln eine sichere Vorstellung zu machen. Am ehesten gelingt dies bei den Armen. Einseitige Muskelcontraction muss den Arm in der Horizontalebene (das Thier flach liegend gedacht) nach derselben Seite krümmen, welche Bewegung man als die Hauptbiegung der Arme mehrfach hervorgehoben hat. Die meisterhafte Geschicklichkeit aber, mit der sich die Thierchen durch die complicirtesten Labyrinth von Schwamm-skeleten und Wurmrohren hindurchwinden, verlangt auch noch eine Krümmung der Arme in der Verticalebene; und wenn auch diese nicht so ausgiebig ist als die in der horizontalen, so ist sie doch sicher da, und das setzt die Möglichkeit einer partiellen Contraction desselben Zwischenwirbelmuskels in seinen oberen oder unteren Theilen. Damit aber die daraus resultirende Bewegung einigermassen beträchtlich werde, ist die Zusammenwirkung gleicher Muskelpartien aus beiden Armhälften erforderlich; und man sieht, dass die Compositionen, in denen die Muskeltheile desselben Armgliedes ihre Thätigkeit oder Ruhe verbinden können, ziemlich mannigfache sind, woraus wohl eine ähnliche Complication des Armnervensystems erwächst (s. Cap. V. C).

Zu der Wirkung der Stachelmuskeln ist kaum etwas Weiteres hinzuzufügen, als was sich aus der Bezeichnung der Stacheln als »aufrichtbar« (I, p. 251) unmittelbar ergibt.



Die sämmtlichen übrigen Muskeln haben wohl lediglich die Aufnahme und Zerkleinerung der Nahrung zur Aufgabe; und man könnte sie daher als Kaumuskeln von den beiden ersten Classen, als den locomotorischen Muskeln, principiell nach der Function absondern. Die gemeinsame Wirkung des äusseren Kranzes (3, 4, 5) wird durch Verkürzung seiner Peripherie eine Verengerung der Mundhöhle im Gefolge haben; und das ist vielleicht die Hauptthätigkeit dieser Muskeln, da dadurch die Zähne einander bis zur Berührung genähert und in Action versetzt werden können. Ein solches abwechselndes Vorstossen und Zurückziehen der Zähne könnte vielleicht als wirksamste Kaubewegung gelten, wenn nicht die überwiegende Länge der beiden oberen Zähne den festen Schluss der unteren unmöglich machte. Dieses Hinderniss zu beseitigen, dienen die Muskeln dieser oberen Zähne (7), welche sie in die Höhe heben und so ihre Spitzen in die gleiche verticale Linie mit denen der unteren bringen. Auf diese Weise können dann die sechs Zahnreihen fest aneinander schliessen und so zunächst den einwandernden Bissen ergreifen und festhalten. Und in der That glaube ich, dass die plötzliche gemeinsame Contraction des äusseren Muskelkranzes zunächst zu solchem Zweck ins Werk tritt. Um den festgehaltenen Bissen zu zerkleinern wird bei der Kleinheit und Festigkeit der Nahrungsstoffe eine feine, reibende, nagende Bewegung der einzelnen Zahnreihen am dienlichsten sein. Diese können die Muskeln unter Nr. 6 erzeugen, denn wenn sie sich zusammenziehen, werden sie ihre Insertionspunkte, die Endflächen der Mundeckstücke, einander nähern, was nach deren Form nicht ohne ein gewisses Verschieben nach dem Munde zu geschehen kann. Die Mundeckstücke werden so auf den Torus drücken und mit diesem die Zähne vorstossen, die durch Erschlaffung desselben Muskels wieder zurückgehen. Die oberen beiden Zähne aber werden durch ihre Muskeln gut befähigt sein, durch Auf- und Niederklappen die zerkauten Nahrungstheile in den Magen hineinzuschaukeln. Es bleibt dabei eine gegenseitige Reibung benachbarter Zahnreihen aneinander durch partielle Contraction des äusseren Muskelkranzes (3, 4, 5) nicht ausgeschlossen; und diese ist allein im Stande, den einzelnen Eventualitäten, welche ein etwaiges Verschieben des Bissens in die Mundwinkel setzt, genügend zu begegnen.

Noch muss auf eine äusserst zweckgemässe Einrichtung hingewiesen werden, welche sich mit der auffälligen Länge der oberen Zähne, den unteren gegenüber, verbindet. Man könnte fragen, wozu diese Complication, welche doch eine besondere Abänderung im Plane der Muskelanlage dazu verlangt, nothwendig sei. Und doch ist der Nutzen, der dadurch erreicht wird, auffällig und die Nothwendigkeit einleuch-



tend genug. Wenn nämlich die gesammte Kaumusculatur erschlafft und in den Ruhezustand zurücksinkt, so wird durch die Verlängerung der Fasern des äusseren Muskelkranzes die Mundöffnung erweitert werden, und diese Erweiterung wird sich steigern durch Erschlaffung der Muskeln 6 und daraus folgendes Zurückschnellen des Torus. So würde denn ein freier, offener Eingang in den Magen geschaffen, der dem Wiederaustreten der aufgenommenen Speise nichts in den Weg legte. Jetzt erschlaffen aber zugleich die Zahnmuskeln, dadurch fallen die oberen Zähne aus ihrer aufgerichteten Stellung in die horizontale herab, und ihre Länge genügt, um auch bei diesem Ruhezustand der gesammten Kaumusculatur einen vollständigen Verschluss des Magens ohne allen weiteren Kraftaufwand herbeizuführen. Ich erblicke hierin einen ähnlichen Mechanismus wie den, der den Fuss des schlafenden Vogels rein durch den Sehnenverlauf noch fest den stützenden Zweig umklammern lässt, und daneben einen physiologischen Ersatz für die membranöse Bauchscheibe der Asterien, die *Membrana buccalis* Autt.

Diese hübsche Einrichtung drückt ferner die zum Auswerfen der Faecalreste nöthigen Bewegungen auf ein minimales Maass herab; denn allein die Contraction der kleinen Zahnmuskeln wird bei völliger Ruhe der übrigen Kaumusculatur durch Aufrichten der oberen Zähne den Mund- und Mageneingang wieder passabel machen.

Von der Histologie der Skeletmuskelfasern finde ich Folgendes bemerkenswerth: Sie haben stets die volle Länge des Muskels, den sie aufbauen (Fig. 30 A). Ihre Stärke correspondirt im Allgemeinen mit der des Muskels, aus dem sie stammen, und zwar in der Weise, dass die kleinen Muskeln (6, 7) nur schwache Fasern haben, den grossen aber häufig dünnere unter die dicken beigemischt sind. Auf Schnitten (Fig. 23, 40, 41) sieht man die Fasern, die einen rundlichen oder meist polygonalen Querschnitt besitzen, sich gern zu mehreren aneinanderlegen, um so kleinere Bündel im ganzen Muskel zu bilden. Auch sind mir fast nur ganz gerade, gestreckte Fasern vorgekommen, was mit TIEDEMANN übereinstimmt (XIX, p. 28).

Ein *Sarcolemm*, das HOFFMANN und SCHWALBE u. a. (VIII, p. 9 u. 24) deutlich, SEMPER (XVII, p. 112) weniger klar sahen, konnte ich an solchen Fasern ziemlich sicher constatiren, welche bei der tetanischen Zusammenziehung von ihrem einen Insertionspunkte losgerissen waren (Fig. 30 C); es blieben dann an diesem Ende zarte Häutchen, welche in das fibrilläre Bindegewebe des Knochens übergingen oder doch daran sich ansetzten. Ob ovale Kerne, die man zwischen den Muskeln hier und da antrifft (Fig. 30 A, 42) zu dem *Sarcolemm* gehören, will ich nicht entscheiden; in den völlig soliden und gleichmässigen Muskel-

fasern selbst habe ich nur selten ein Kernrudiment wahrgenommen. In der Frage nach der Quer- oder doppelten Schrägstreifung stelle ich mich auf die Seite derer, welche sie leugnen, wie v. SIEBOLD (XVIII, p. 84 Anm.), SEMPER (XVII, p. 112), QUATREFAGES an den transversalen Muskeln der Synapten (XVI, p. 42), HOFFMANN (VII, p. 3, VIII, p. 9 u. 24). Von den gegentheiligen Angaben QUATREFAGE'S an den Längsmuskeln der Synapten (XVI, p. 45), LEYDIG'S (XI, p. 135, XII, p. 306), VALENTIN'S (XXI, p. 101), SCHWALBE'S (VII, p. III, VIII, p. 9 u. 24) u. a. ist mir besonders die Bemerkung SCHWALBE'S auffällig, wonach er eine schöne doppelte Schrägstreifung an der Kaumusculatur der *Ophiolithrix fragilis* zu Gesicht bekam. In der Alkoholbehandlung kann deren Fehlen bei meinen Präparaten schwerlich liegen, da LEYDIG diese gerade gebrauchte, um die Querstreifung an Muskelfasern zu verdeutlichen (XI, p. 142), und ich weiss daher die Disharmonie der Angaben nicht aufzulösen. Der Inhalt der Muskelfasern der *Ophiactis* war überall gleichmässig homogen, womit ich nicht behauptete, dass sich nicht eine stärkere diffuse Ansammlung an einzelnen grösseren Stellen durch dunklere Schatten documentirt hätte (Fig. 3 A); eins aber bemerkte ich daran, was ich noch nirgends erwähnt finde, das ist die besenartige Ausfransung der Fasern an den Insertionsenden. Nur selten bekommt man so glatt einsetzende Fasern, wie die in Fig. 32 B, die fibrilläre Auflösung an den Enden beschränkt sich vielmehr oft nicht auf diese, sondern ergreift besonders in Muskel 6 die Fasern in ihrer ganzen Länge; und ich habe Fasern gesehen, an denen sich in ganzer Länge einzelne Fibrillen vollkommen frei abgespalten hatten. Bei genauem Einstellen auf den glatt abgeschnittenen Rand einer durchgerissenen Faser (Fig. 30 B) erscheint dieser bisweilen sehr zart gefranst, was wohl einen ähnlichen, noch feineren Fibrillenzerfall anzeigt.

#### Viertes Capitel. Verdauungsorgane. Leibeshöhle. Genitalien.

Es kann kein Zweifel sein, dass man physiologisch den Beginn des Verdauungsapparates, also die Mundöffnung, in die untere Scheibenfläche selbst, da wo die äussersten Zähnchen sich entgegenstehen, zu setzen hat; dass dies keineswegs bei allen Ophiuren, morphologisch bemessen, der gleiche Punct, werden wir später sehen. - Die in der Ruhe weit klaffende Mundöffnung führt in die Mundhöhle und diese in den Magen; und damit wären wir mit aller Eintheilung des Darmcanales zu Ende.

A. Die Mundhöhle. Die Mundhöhle der *Ophiactis* kann ähnlich bestimmt werden, wie die der Echiniden, nur dass es hier mehr je eine



ebene Fläche ist, welche die obere und untere Begrenzung bildet, während bei den Igelu der Schlund sich in der Mitte der Mundhöhle herabsenkt (VII, p. 26). Man wird die gleiche Grenze erhalten, wenn man bei letzteren diesen Schlund in die Höhe zieht, bis seine Oeffnung in die Basalfläche der Laterne zu liegen kommt. Dann hat man als obere Begrenzung des Echinemundes ein Fünfeck, welches durch ein kleineres Pentagon, gebildet durch die fünf interambulacralen Wülste des Schlundanfanges, sich nach oben öffnet. Gerade so ist die obere Fläche des Ophiactismundes beschaffen (natürlich sechs- statt fünfeckig). Der Magenbeginn besteht nämlich auch hier aus sechs vorspringenden, interradialen Wülsten, welche auf den Zahncolumnen ruhen (wie man es häufig an Präparaten sieht), oder wenigstens mit geringem Abstände sich darüber befinden (Fig. 19). Wie nun der Echinemund, bezw. das Kaugerüst, eine regelmässige fünfseitige Pyramide vorstellt, indem die unteren Zahnsitzen sich berühren, so liegt uns im Kaugerüst der *Ophiactis*, deren unterste Zähne in der Ruhe nicht unerheblich von einander absteheu, ein sechsseitiges Prisma vor, mit grösserer Basal- und Endfläche als Höhe (den weiteren Vergleich beider Kauapparate siehe Theil II, Cap. III). Ich hätte das Kauprisma, vom Vergleich absehend, genauer als ein zwölfseitiges bezeichnen müssen, dessen Seiten gebildet werden von den kurzen Schenkeln conjugirter Mundeckstücke und von den *Musculis interr.* (Cap. III, 3). Als Gerüst des Kauapparates ist also hier aufzuführen, was schon unter dem Skelet beschrieben wurde, die Mundeckstücke und deren Bekleidung, das *Os tectorium tori* und die *Ossa peristomialia*; als eigentliche Kaumuskeln sind zu nennen die im vorigen Capitel als Muskeln des äusseren Kranzes unter 3, 4 und 5 geschilderten, dazu als Hülfsmuskeln die unter 6 und 7. Das Lumen der Mundhöhle ist im Horizontalschnitt stets ein sechsstrahliger Stern von sich gleich bleibendem Durchmesser (dem Prisma entsprechend), dessen mittlere Scheibe oben kleiner als unten. Die Begrenzung der Höhle kommt an den Seitenwänden überall durch Harttheile zu Stande, mindestens durch eine *Cuticula*, den oberen Rand der *Ossa peristomialia*; die Mundhöhlendecke, die mit dem Beginn der Darmwand identisch, entbehrt der *Cuticula*. Ihr Epithel ist ein mehrschichtiges, aus kurzen Zellen zusammengesetztes, wodurch es sich wesentlich von dem der Magenöhle unterscheidet, aber mit dem von SEMPER für den *Holothurien*-Schlund und -Kaugagen (XVII, p. 142), von GRABER für den Darmanfang von *Schizaster canaliferus*, merkwürdigerweise als »Endothel« (III, p. 53) beschriebenen Epithel übereinkommt. Zu bemerken ist, da GRABER nicht bei allen den von ihm untersuchten Echinodermen Kerne im Darmepithel finden konnte, dass *Picrocarmin* solche an den



hier besprochenen Zellen, wie noch mehr an denen des Magens sehr deutlich hervortreten lässt.

B. Der Magen. Dieser ist im Grossen und Ganzen von einer Form, wie sie im Allgemeinen beschrieben wird, ein flacher Sack mit Einschnürungen. Der letzteren werden gewöhnlich fünf angegeben, denen hier natürlich sechs entsprechen; sie bringen, namentlich an der Unterseite, sechs Ausbuchtungen hervor, die in den Räumen der Scheibe zwischen den Wirbelreihen liegen. Zu diesen sechs grossen Aussackungen kommen sechs kleinere, welche mit jenen alterniren, aber weniger tief herabsteigen. Es sind nämlich die schon in Cap. II genannten, welche sich auf den Armwirbeln zwischen die die Wirbel und Scheibenrückenplatten verbindenden Bänder (Cap. II, 4  $\mu$ ) hineinlegen. An der Bauchseite schmiegt sich die Magenwand weniger dicht den dort befindlichen Organen an als am Rücken, wo sie fast durchweg eng die Scheibendecke berührt.

Der Mageninhalt ist immer ein spärlicher und füllt das Lumen nur zum kleinsten Theile aus; es sind nicht entfernt jene Sandmassen, welche den Echinendarm in so überschwänglichem Maasse beschweren (VII, p. 96). Nach der Entkalkung bleibt ein schwärzlicher, krümeliger Brei übrig, der etwa von den Schwämmen, auf denen die Thiere vorzugsweise leben, abgeweidet sein mag; nur ausnahmsweise traf ich darin glashelle Blättchen, Schalenreste von Diatomeen oder anderen winzigen Organismen.

Die Structurelemente der Darm- oder Magenwand sind an meinen Spiritusexemplaren sehr schwierig aufzulösen. Ich werde sie am besten nur in drei Häute eintheilen dürfen, aussen das Mesenterium, das zur Leibeshöhle verwiesen werden soll, innen das Epithel, dazwischen die Bindegewebs- und Muskelhaut, über welche letztere ich sehr wenig auszusagen weiss. Meine Beobachtungen zwingen mich leider, mit diesem Schema mich zu bescheiden; das geht aber über das alte LEYDIG'sche (XI, p. 330) kaum weiter hinaus, als dass es an Stelle der homogenen Tunica propria ein stark kernhaltiges Bindegewebe setzt. Die Fibrillen, die SEMPER auch hier fand, konnte ich nicht constatiren. Um die Wahrheit zu gestehen, habe ich mich auch von der Existenz einer Muskulatur nicht überzeugen können; und um der negativen Beobachtung einige Beweiskraft zu verschaffen, weise ich auf die verhältnissmässig ausserordentliche Schwäche der betreffenden mittleren Schicht hin, die in den GRABER'schen Figuren (III, Taf. I, Fig. 9, Taf. II, Fig. 4) der Länge der Epithelzellen mehr als gleichkommt, bei meinen aber (Fig. 24, 27, 31) um ein mehr-, ja vielfaches von ihr übertroffen wird. Auch hätten mir an solchen Tangentialschnitten des Magens, wie Fig. 45,

die Fasern schwerlich entgehen können, da mir doch dergleichen sehr feine Fibrillen, wie im Wassergefässsystem (Cap. V, A) deutlich wurden. Die mittlere Bindegewebsschicht, die somit jedenfalls nur sehr spärlich mit Muskelementen bedacht ist, bildet ausser einer völligen Hüllmembran des Magens weiter noch das Gerüst der Zotten, die an allen Magentheilen, besonders aber an der Unterseite, vorkommen (Fig. 24, 27, 31). Man kann zum Vergleich die citirten GRABER'schen Figuren heranziehen und wird finden, dass wiederum bei der *Ophiactis* das Gerüst gegen das Epithel zurücksteht. — Das Epithel bildet eine einfache Schicht langer Cylinderzellen, deren grundständige Kerne durch Picrocarmin sehr deutlich werden (bei GRABER stehen sie in der Mitte, III. Taf. II, Fig. 2, oder sie fehlen gänzlich, beim *Psammechinus*, p. 54). Die Zellen sind durchweg sehr lang, ausser am Eingange, wo sie in das oben beschriebene mehrschichtige Epithel sich verflachen. Sie sind meist etwas kürzer in den Vertiefungen zwischen den Zotten, besonders lang auf deren Spitzen, wo sich ihre freien Enden ein wenig erweitern und fächerartig ausbreiten (Fig. 31). Die Zellen in der Tiefe zwischen den Zotten zeigen gern bei sonst gut erhaltenem Epithel ihre Ränder zerrissen, die Aussentheile erscheinen abgefallen oder abgequollen, woraus man vielleicht auf ihre Drüsennatur schliessen kann; auch sonst sieht man im Inneren der Epithelzellen oft feine Körnchenreihen (Fig. 31 links), die ihnen gleichfalls das Aussehen von Drüsenzellen geben, wiewohl man sie ebensogut auf resorbirte Molecüle beziehen könnte. — Die äusserste Schicht, die mesenteriale, gehört zur Wandung der

Leibeshöhle. Ihrer Entwicklung aus einer abgeschnürten Darmausstülpung, die sich zwischen Darm und Integument aufbläht, entsprechend, überzieht die Leibeshöhlenwand als feine Membran alle Organe in der Scheibe. Könnten wir sie abziehen, so würden wir einen genauen Abguss aller der Theile erhalten, die vom Innern des Thieres aus zu erblicken sind; wir erhielten aber noch mehr, sechs Canäle nämlich, die mit ihrem Lumen communiciren und zwischen der oberen Armwirbelfläche und der Unterseite der Armrückenplatten bis zu den Armspitzen verlaufen. Da wo die Armwirbel vorn und oben mit den Seiten- und Rückenplatten zusammenhängen, ist ein solcher Canal auf die freigelassene Lücke beschränkt; ob er aber in der zweiten Hälfte des Wirbels, wo der Weg zwischen Lateralplatten und Intervertebralmuskeln offen steht, jederseits nach unten hinabsteige, ist die Frage; dass er es thue, beweist die Entwicklungsgeschichte (Theil II). Die gewebliche Grundlage der Leibeshöhlenwand mag überall eine feine, hyaline, bindegewebige Haut mit eingestreuten Kernen sein, die andererseits oft



auch den ganzen Rest vorzustellen scheint. Sie hängt an der Scheibendecke mit dem fibrillären Bindegewebe zusammen, das, als deren innerste Schicht, vielleicht zum Mesenterium gehört; als ebensolcher Ueberzug lockeren Bindegewebes hüllt sie alle Organe ein, die vom Innern des Thieres sichtbar. Dass sie Wimpern trage, ist mehr als wahrscheinlich; diese bewegen durch ihren Schlag das Seewasser, das durch die Genitalspalten eindringt. Durch letztere steht die Membran jetzt direct mit der äusseren Oberfläche des Integuments in Verbindung, zu dem man im Embryo nur auf Umwegen durch die später geschlossene Communication der Höhle mit dem Darm gelangen konnte. Die Wimperung wird also jetzt continuirlich von der äusseren Haut auf die Leibeshöhle übergehen. Eine Art von Wimperzellen hat mit besonderer Genauigkeit GRABER von dem Mesenterium der *Holothuria tubulosa* nachgewiesen (III. Taf. I, Fig. 6) unter der Form eines feinen Plattenepithels. Ein solches kommt auch hier vor, und zwar unter Verhältnissen, welche auf eine ursprüngliche Zusammensetzung der ganzen Auskleidung des Cavums aus solchen Zellen hinweisen. Man findet ein solches reguläres einschichtiges Plattenepithel in vorzüglich schöner Ausbildung z. B. zwischen den Munddeckstücken (Fig. 16), ebenso in den Canälen der Arme, namentlich an den oberen Platten an den Dorsalschildern. Alle diese Localitäten sind gewissermassen stille ungestörte Winkel, die vor den gröberen Bewegungen der Leibescontenta geschützt bleiben. Da nun andere Stellen, welche dieses Vortheils sich nicht erfreuen, zumal die Oberflächen der bewegten Organe selbst, des Magens, der Muskeln etc. auch von der Vollkommenheit der Endothel- oder Epithelauskleidung keine Spur zeigen, so wird man annehmen können, die passiven Bewegungen seien der Grund dieser Trübung, und man hat die im Allgemeinen beschränkte Plattenepithelform als den eigentlichen Character des Mesenteriums gelten zu lassen.

Noch will ich hier besonders der muskulösen Bänder Erwähnung thun, welche, gleichfalls vom Mesenterium überzogen, zur Befestigung des Magens sich durch das Cavum ausspannen. Sie sind kurz und wenig bestimmt an der Decke, lang aber und sehr regelmässig am Boden, wo die Magenausackungen sich weiter von den Hartgebilden entfernen. Als sehr constant nenne ich zwei Bänder, welche sich von den vorstehenden Kanten der Munddeckstücke, und zwei andere, welche sich vom dritten Armwirbel oder dem Ursprunge der Genitalspangen zu je einer Magenausbuchtung hinüberspannen (Fig. 15). Auch sie erhält ausserdem noch zartere, weniger geregelt erscheinende Suspensorien.

Ueber die Geschlechtsorgane habe ich wenig zu sagen. Ihre An- oder Abwesenheit wird uns mehr im zweiten Theile interes-



siren. Hoden habe ich gar nicht wahrgenommen. Die Ovarien halten die übliche Stelle ein. Nicht alle Individuen (während der ersten Jahresmonate in Neapel gesammelt) besitzen sie; und die vorhandenen wechseln in der Ausbildung. Gut entwickelte mögen eine contrahirte POLI'sche Blase um das doppelte und dreifache übertreffen. Eine grosse Anzahl kleiner Eikügelchen baut in dichtem Gedränge den Ballen auf, der durch wenige Einschnitte in spärliche Lappen zerfällt. Instructiver sind kleine Eierstöcke (Fig. 43). Man sieht (rechts) das bekannte Ligament dem Munde zustreben. Bindegewebe, und zwar fasriges, scheint es durch und durch zu bilden. Doch liegt wohl eine andere Hypothese näher. Sollten nicht etwa diese Zipfel Gefässe sein vom oder zum Blutgefässringe, welche die Generationsorgane zu gleichen Annexen der Blutbahn herabdrückten, wie nach HOFFMANN bei den Seesternen? Nächst dem Mesenterialüberzuge umhüllt eine mehr oder weniger homogene, vielfach gefaltete Haut ohne Muskelfasern den eibildenden Inhalt. Der scheint aus einem vielschichtigen, kleinzelligen Epithel zu bestehen, aus dessen innersten Elementen die Eier durch Verschmelzung hervorgehen möchten, durch Verschmelzung, weil die Kerne nicht gleichmässig rund oder oval, sondern an der Peripherie mannigfach ausgebuchtet sind. Je weiter nach der Mitte zu, um so voluminöser die nascirenden Eier. Wenn, durch Alkoholcontraction, der Innenkörper, wie in Fig. 43, sich von der Wand löst, so bleibt er doch an der aboralen Seite, die der Genitalspalte anliegt, suspendirt. Vielleicht darf man daraus folgern, dass hier, an der Stelle der engsten Verbindung mit der Wand, auch der Eiaustritt stattfindet, dass also die Geschlechtsproducte nicht erst durch Dehiscenz in die Leibeshöhle, sondern direct durch die Genitalspalten nach aussen gefördert werden.

Jedenfalls muss die Differenz mit der gewöhnlichen Angabe der Lehrbücher betont werden, welche die Zeugungsdrüsen als gelappt und aus Blindschläuchen zusammengesetzt beschreibt; bei der *Ophiactis* bestehen sie nicht aus einzelnen Schläuchen, sondern bilden einen soliden Ballen, den einige Einschnitte in höchstens drei wenig gesonderte Lappen abtheilen.

### Fünftes Capitel. Die röhrenförmigen Organe.

Durch SEMPER's, GREEFF's und HOFFMANN's Untersuchungen an *Holothurien*, *Seesternen* und *Seeigeln* hat sich neuerdings das Nervensystem der *Echinodermen* (vielleicht von dem der *Echinen* abgesehen) überall da, wo man genauer nachforschte, als aus einer oder mehreren Röhren bestehend erwiesen. Für die *Ophiuren* fehlt mit der Unter-

suchung die Erkenntniss. Ich bin in Betreff der Ophiactis zu Resultaten gekommen, die mit dem Bauplane der übrigen Stachelhäuter harmoniren. Dabei war ich zugleich auf das Blutgefässsystem hingewiesen, und fand auch auf diesem wenig angebauten Felde mit den übrigen übereinstimmende Thatsachen. Nicht weniger liessen die bisher sehr vernachlässigten Wassergefässe genug des Neuen aufdecken.

#### A. Das Wassergefässsystem.

Von dem Wassergefässsystem der Ophiuren kenne ich ausser dem allgemeinen Schema, dass ein Ringcanal und radiale Stämme in den Armen vorhanden seien, mit Seitenästen zu den Tentakeln, ohne Ampullen, nur die positive Angabe J. MÜLLER'S (XIV. Taf. VI, Fig. 40), dass sich mit dem Ringcanal vier POLI'Sche Blasen verbinden, während die fünfte als Stein canal (durch Kalkeinlagerungen in der Membran als solcher characterisirt) zur Madreporenplatte herabsteige. Von der Madreporenplatte bemerkt ferner BRONN Folgendes (I, p. 253): »Bei den Ophiuren fällt die Madreporenplatte mit einem der fünf in den Winkeln zwischen den Armen auf der Scheibe liegenden grösseren Mundschilder zusammen, welches sich durch eine mittlere Erhöhung oder Vertiefung seiner Oberfläche (einen Umbo) vor den andern auszeichnet, aber nicht selbst siebartig durchlöchert, sondern ihr von aussen aufgewachsen ist. Die Platte liegt also versteckt darunter und communicirt nach aussen nur durch einen Porus auf dem linken Rande des Mundschildes dicht am Vorderende der angrenzenden Genitalspalte«. Das Schema J. MÜLLER'S würde nun recht gut auf das, welches GEGENBAUR (II, p. 334) von den Seesternen aufstellt (man braucht nur die Madreporenplatte von dem Rücken nach dem Bauche wandern zu lassen), und so in den allgemeinen Bauplan passen, wenn nicht der letztere durch HOFFMANN'S Untersuchungen inzwischen mancherlei Abänderungen erfahren hätte. Ich gebe daher jetzt, was ich bei der Ophiactis durch die verschiedensten Schnitte eruirte.

4. Der Wassergefässstamm eines jeden Armes, *Vas ambulacrale brachiale horizontale* (Fig. 32, 36, 39, 40, 44 V. h) ist eine horizontale Röhre von durchweg kreisförmigem Querschnitt, die in den Armen dicht an die untere Wirbelfläche angedrückt ist. Dass die Wirbel aber nur in ihrer aboralen Hälfte, wo ihre Fortsätze nach den Bauchplatten hinunterstreben, eine wirkliche Rinne bilden, habe ich in Cap. I zu zeigen gesucht. Die Gefässwände liegen also allemal unter dem Wirbelgelenk und von diesem ein Stück rückwärts weniger dem Knochen an, als vor dem Gelenke, so dass eine regelmässige Reihe abwechselnd freier und den Knochen berührender Gefäss-



abschnitte entsteht, was für die Histologie weitere Folgen hat. Eine merkliche Abnahme des Lumens mit der Entfernung vom Munde kann ich nicht finden. Zu jedem Armgliede gehören zwei genau symmetrische Seitenäste, *Vasa ambulacralia tentaculorum* (Fig. 32, 33, 36, 40, 41 *V. t.*), welche am Hauptstamm beginnen und am Tentakel-anfang aufhören, sich frei ins Füsschen öffnend. Gegen die Spitze der Arme entspringen sie seitlich aus dem Hauptstamm (Fig. 36), um ein wenig divergirend, fast ohne eigenen Verlauf, sofort mit dem Füsschen sich zu verbinden. Gegen die Basis jedoch werden sie länger und nehmen einen verwickelteren Weg. Zunächst rücken die beiden Anfangsstücke am Hauptgefäßstamm von dessen Seiten auf die Dorsalfläche, wo sie sich zu einer gemeinsamen, kurzen, senkrecht emporsteigenden Wurzel verbinden (Fig. 40 u. 41). Diese theilt sich bald in die zwei Zweige, die jetzt anfangs divergirend, dann wieder sich einander zuneigend, mit einer Beugung nach vorn (Fig. 32, 39, 41) in die Höhe streben, wodurch eine Ypsilon- oder Leierform herauskommt. Die Schenkel derselben entsprechen aber nur den aufsteigenden Schenkeln der brachialen Seitenwassergefäße, von denen je ein absteigender zu unterscheiden; denn wenn das Gefäß mit der Richtung nach vorn und oben ziemlich die ganze Wirbeldicke durchklettert hat, so biegt es schleifenartig um (Fig. 41), um etwas nach aussen (später sich wieder einwärts wendend) und unten den Wirbel weiter zu durchbohren, an der unteren Fläche von dessen Flügel herauszutreten und hier unmittelbar in den Tentakel sich zu öffnen (Fig. 39). Das ganze Seitengefäß liegt also in einem Wirbelcanal; sein Lumen steht dem des Hauptstammes nur wenig nach, alle Aussackungen oder Erweiterungen fehlen ihm. Der unpaare Hauptstamm läuft am Armende in das dortige unpaare Füsschen aus (siehe D), in dem er blind endigt; vorn biegt er unter völlig rechtem Winkel um in

2. das radiale aufsteigende Wassergefäß, *Vas ambulacrale brachiale (s. radiale) ascendens* (Fig. 16, 18, 20, 23, 27 *V. as.*). Dieses Gefäß, von verticaler Richtung und gleichem Lumen mit dem unter 1 beschriebenen, dessen vorderer Theil es ist, liegt zwischen den aneinander stossenden Flächen zweier Mundeckstücke desselben Armes, soweit diese von den die Synostosen vermittelnden Bindegewebsfibrillen frei bleiben, d. h. zwischen ihren adoralen Theilen (Fig. 16). Da aus diesem Stamm bisweilen die Gefäße zu den Mundtentakeln, wenigstens zum unteren Paare, hervorkommen, so folgt, dass es zum radialen Stamm gehört, was sich an und für sich von selbst versteht.

3. Der Wassergefäßring, *Vas ambulacrale anulare*



(Fig. 15, 19, 20, 24, 27 *V. an*). Dieser stellt weder einen kreisförmigen Ring, noch ein regelmässiges Sechseck dar, was vielmehr dahin zu modificiren ist, dass die Spitzen des Sechsecks, bezw. die Verbindungsstellen mit den Gefässen unter 2, sich zu rundlichen Bogen abstumpfen, die zugleich Erweiterungen oder Ausbiegungen des Ringes sind (Fig. 15). Die Bogen ruhen auf den in Cap. I beschriebenen Rinnen der oberen Mundeckstückflächen, der Ring scheint im ganzen Umkreise eine feine, knöcherne Stützlamelle zu bekommen. Von dem Ring ist weiter nichts zu melden, als dass er eine ganz ausserordentlich grosse Zahl von Gefässen aufnimmt (man wird mit 50—70 kaum zu hoch greifen). Ich nenne vor der Hand nur die zwölf Gefässe zu den Mundtentakeln (zwei in jedem Radius), deren gesammte Canalisirung ich hier vornehmen will. Von den Mundeckstücken habe ich gesagt (Cap. I, 7), dass sie eine senkrechte Durchbohrung haben. Dieser Canal ist der ständige Weg für die Wassergefässe zu den Mundsaugern, *Vasa ambulatorialia tentaculorum oris* (Fig. 16, 20, 27 *V. o*). Die Gefässe, welche die Durchbohrung ausfüllen, steigen perpendicular vom Ringcanal herab, um unten in die unteren Mundtentakel zu münden. Da die Ecken des Ringgefässes zu sehr flachen Bogen abgestumpft sind, so fallen diese beiden Gefässe, die doch parallel mit dem aufsteigenden, unpaaren Hauptgefässstamm verlaufen, mit demselben beinahe in eine Ebene, daher man alle drei in einen Verticalschnitt, transversal zur Armrichtung, bekommen kann (Fig. 20), als drei parallele Canäle, einen stärkeren mittleren und zwei schwächere seitliche, die oben durch das entsprechende Stück des Ringcanales communiciren. Von diesen schwächeren seitlichen Canälen, welche die unteren Mundtentakel versorgen, tritt in mittlerer Höhe, wiederum unter einem Winkel von 90°, ein gleich starker, horizontaler, kurzer Seitenast ab (Fig. 20 *V. o. s*), welcher dem Munde zustrebt und in den oberen Mundsauger führt. Die beiden übereinander stehenden Mundsauger werden also in der Regel, wie ich mich überzeugt zu haben glaube, von einem einzigen Gefäss gespeist, das aus dem Ringcanal kommt. Falls dies richtig, kann ich dazu eine interessante Variante berichten (Fig. 27). Während der Norm nach der aufsteigende Wassergefässstamm gar keine Seitenzweige abgiebt, so schickte er in der Ausnahme in mittlerer Höhe einen horizontalen Seitenast ab (natürlich mit entsprechend abweichender Durchbohrung des Mundeckstücks), der sich bald nach unten umbog und in den unteren Mundtentakel überging. Aus dem Ringcanal kam dabei das übliche Gefäss gleichfalls herab; ob es sich aber mit dem eben besprochenen verband und bis zum unteren Mundsauger fortsetzte, oder nur zu dem oberen ablenkte, will ich nicht entscheiden. Das Interesse, das

dieser Fall uns abverlangt, bezieht sich auf die Auffassung je eines Mundeckstückpaares als zweier Wirbel. Während diese Zusammensetzung durch den gewöhnlichen Gefässverlauf verwischt ist, hat sich in der Abweichung doch noch eine Andeutung erhalten.

4. Die POLI'schen Blasen, *Vesiculae Poli* (Fig. 15, 24 27 Vs. P). Sie liegen in den Interradien oder Interbrachien der Scheibe. Nach dem bisher üblichen Schema, nach welchem den fünfarmigen Ophiuren vier POLI'sche Blasen zukommen, müssten hier fünf vorhanden sein, oder bei ausgewachsenen Exemplaren, die schon Theilung erlitten haben und mehrere Steinanäle besitzen, auch nur vier und weniger. Statt dessen hat aber die *Ophiactis* regelmässig sechs. Es sind einfache ovale Blasen, an Spiritusexemplaren von der Farbe und Consistenz kleiner Hirsekörner. Jede hängt an einem Stiel oder Ausführungsgange, der wiederum noch andere Canäle aufnehmen kann (s. u.), so zwar, dass der Ausführungsgang bald oben, bald unten an der Blase ansetzt. Die anderen Enden der Ausführungsgänge münden in den Ringcanal ein.

5. Der oder die Steinanäle, *Ductus ossei* (Fig. 24, 26, 27 D. o). Ich will hier vorwegnehmen, dass die grosse Blase, welche, durch ihre Kalkeinlagerungen zu dem Irrthum verführend, bisher als Steincanal angesehen wurde, sich zusammensetzt erstens aus einer echten POLI'schen Blase, die zweitens in einem dünnhäutigen Schlauche, dem Herzen, steckt. Ihm seitlich an- oder eingedrückt verläuft drittens ein feiner Canal, der als eigentlicher Steincanal angesehen werden muss. Der Canal ist kaum von der Stärke des Ringgefässes. Ich konnte mit aller Deutlichkeit seine freie Oeffnung in das Labyrinth der Madreporenplatte wahrnehmen (Fig. 24); die andere Einmündung freilich, die in das Ringgefäss, entging mir, da in meinen besten Präparaten die beweiskräftigen Stellen durch übergeschobenen Darminhalt getrübt waren. Indessen das überall sich gleichbleibende Caliber des Canals, die Mündung in der Madreporenplatte, das überaus schöne und regelmässige Epithel, das lebhaft an die Gleichmässigkeit der Kalkringe des Asteridensteincanals erinnert, lassen keinen Zweifel, dass wir es hier in der That mit dem echten und wahren Steincanal der *Ophiactis* zu thun haben. Ich sagte schon, dass den erwachsenen Thieren zwei und mehr solche Steinanäle eigen sind. Dass andere fünfarmige Ophiurenarten nur einen besitzen, ist mehr als wahrscheinlich.

6. Die Madreporenplatte (Fig. 24—27). Der Zahl der Steinanäle correspondirt in der *Ophiactis* die der Madreporenplatten. Es ist unrichtig, wie ich schon in Cap. I bemerkte, sie mit BRONN einem Mundschilde aufgewachsen sein zu lassen; wenigstens ist hier die Ver-



wachung eine so vollständige, dass die Grenzbestimmung fehlt; und da die labyrinthische Durchbohrung die ganze Platte durchsetzt, so bleibt überhaupt gar kein solider Rest mehr, den man als Mundschild bezeichnen sollte. Wie es sich mit dem äusseren Kennzeichen der Platte, dem Umbo, verhält, wurde auch schon in Cap. I bemerkt. Die Madreporenplatte hat zwei Oeffnungen, eine äussere und eine innere, erstere am aboralen, die letztere mehr am adoralen Theile. Die innere nimmt die beiden Lumina des Herzens und des Steincanals auf (Fig. 24 u. 26), die äussere gestattet dem Seewasser freien Eintritt. Die beiden Oeffnungen stehen in Verbindung durch einen Canal, der von der äusseren zunächst horizontal und unverzweigt nach dem Munde zu sich richtet, dann aber allerlei Ausbuchtungen entsendet und endlich sich aufwärts umbiegt zur inneren Oeffnung.

7. Die Wassergefässe der Bauchhöhle, *Vasa ambulacralia cavi* (Fig. 15, 20, 24, 27, 31 V. c). Spät erst habe ich erkannt, dass diese Gefässe theils in den Wassergefässring, theils in die Ausführungsgänge der Polr'schen Blasen einmünden (Fig. 15, 24); es werden sich aus der Histologie weiterhin Merkmale ergeben, welche sie unfehlbar dem Wassergefässapparat einordnen; endlich ist mir auch die Spur ihrer Homologieen bei anderen Stachelhäutern entgegengetreten. Der Ursprung derselben aus dem Ringcanale beschränkt sich ausser je einem Gefäss, das nahe an dem für die Mundtentakel austritt, auf dessen zwischen den Mundeckstücken in den Interbrachien gelegene Theile (Fig. 15); daneben kommen, wie gesagt, einzelne aus den Ausführungsgängen der Polr'schen Blasen heraus (Fig. 24). Es mögen gewiss sechs bis zehn auf jedes Interbrachium fallen. Sie verlaufen in allen möglichen Windungen und Ebenen zunächst in den Interbrachialräumen unter den Magenausbuchtungen frei in der Leibeshöhle, weiterhin über den Armwirbeln der Scheibe, und einzelne drängen sich zwischen Magen und Integument bis zum Rücken der Scheibe (Fig. 31). Eine bestimmte Anordnung habe ich nicht wahrnehmen können. Theilungen schienen sie nicht zu vermehren, ausser etwa ganz an der Wurzel. Da mir niemals ein wesentliches Herabsinken des Durchmessers unter den etwa des Ringes oder eine Erweiterung aufgestossen, und da ebenso alle Beziehungen zu anderen Organen zu fehlen scheinen, so glaube ich sie für blindgeschlossen halten zu müssen.

Die Histologie des Wassergefässsystems ist verhältnissmässig einfach. Ein äusseres Flimmerepithel wird es überall da einhüllen, wo es freie Flächen bietet, welche in die Bauchhöhle hineinragen und einen Mesenterialüberzug bekommen. Alle übrigen Theile finden ihre Begrenzung in festen Skeletstücken, welche jene Umhüllung von selbst aus-



schliessen. Der wimpernde Ueberzug besteht nirgends aus regulären Epithelzellen, sondern es sind durchgehends die zelligen Bindegewebsformen, wie sie der Auskleidung der Leibeshöhle, soweit sie von beweglichen Organen begrenzt wird, zu Grunde liegen. Die gewebliche Differenzirung der Gefässwände selbst fällt im Allgemeinen mit dem Schema zusammen, das schon LEYDIG in seiner Histologie für Würmer und dergleichen aufstellt (XI, p. 392): »Die Strecken des Wassergefässcanals, welche blos aus der homogenen Haut und noch höchstens dem zarten Wimperepithel bestehen —«. Die Grundmembran der Gefässe ist in der That nicht, wie sie von neueren Forschern an grösseren Echinodermen geschildert wird, aus dem fibrillären Bindegewebe zusammengesetzt, sondern sie ist eine sehr feine, völlig homogene Haut, überall von zwei ganz parallelen Contouren begrenzt (Fig. 29). Die zarte Membran schliesst die Einlagerung von Kalk und Pigmenten (VII, p. 69) von selbst aus. An den Stellen, wo keine Muskeln (s. u.) ihr innen aufliegen, folgt auf die Membran unmittelbar das innere (Flimmer-) Epithel. HOFFMANN setzt bei den Ambulacralcanälen der Echinen vorher erst noch (l. c.) »eine mit zahlreichen Zellen und Kernen durchsetzte Schicht, auf welcher das innere Flimmerepithelium ruht«. Von dieser habe ich nichts gefunden. Bei alten Gefässen sieht man vielmehr, wenn man eine angeschnittene Röhre vor sich hat (Fig. 29 C), nur in einfacher Schicht spärliche Kerne, welche gestreckten Epithelzellen anzugehören scheinen; Querschnitte lassen die Kerne (Fig. 29 D) ein wenig ins Lumen vorspringen, ähnlich wie bei einer Wirbelthiercapillare. Junge Gefässe (Fig. 29 E) zeigen im Querschnitt, dass die homogene Röhre von einem echten cubischen Epithel ausgekleidet ist, welches dann durch Streckung und Abflachung die verdrückten Zellformen der alten Gefässe entstehen lassen kann und wird.

Dieser allgemeine Typus der Wassergefässzusammensetzung aus homogener Grundmembran mit flachem Epithel ändert in den einzelnen Theilen mannigfach ab.

In den radialen Wassergefässstämmen lässt HOFFMANN bei den Echinen (VII, p. 69) eine circuläre Muskelschicht vorhanden sein. Eine gleiche fand ich bei der *Ophiactis*, doch nicht durch die ganze Länge. Und das scheint damit zusammenzuhängen, dass die homogene Hüllhaut überall da, wo sie mit Knochentheilen in Berührung kommt, mit ihr in festere Verbindung tritt, als ein Periost. Hier aber wird ihr jede Contractilität fehlen. Aus gleichem Grunde finden sich an den Tentakelgefässen keine Muskeln, sie sind nach dem allgemeinen Schema gebaut. Ebenso fehlen die contractilen Elemente allen den Theilen des Hauptstammes, die den Wirbeln anliegen, d. i. ausser dem aufsteigenden

Aste jedesmal der hintere Abschnitt unter jedem Wirbel, wo dessen untere Fortsätze entspringen. Unter den Wirbelgelenken bleibt die Röhre völlig frei. Und an diesen Stellen lagert sich jedesmal zwischen Hüllhaut und Epithel ein zarter Sphincter ein, bestehend aus einer Anzahl in einfacher Lage nebeneinander das Gefäss umkreisender Zirkelfasern. Die Fasern (Fig. 29 A, B) gehören zu den feinsten, die ich bei der *Ophiactis* auffand. Sie bilden so viel Sphincteren als Wirbelgelenke da sind, und stellen so einen propulsatorischen Apparat in den Gefässen her, der entweder durch regelmässige Aufeinanderfolge der Contractionen der einzelnen eine fortschreitende Strömung des Inhalts nach der Längsrichtung des Gefässes bewirkt, oder durch gleichzeitige Contraction zweier Nachbarn ein Ausweichen der Flüssigkeit in die Tentakelgefässe, bezw. in die Tentakeln selbst. In der letzteren Einrichtung erblicke ich ein physiologisches Aequivalent für die Action der hier fehlenden Ambulacralampullen anderer Echinodermenklassen, zumal wenn ich die von HOFFMANN ganz abgeänderte Ansicht über deren Bedeutung hinzunehme (VII, p. 73). Die Stelle lautet so: »Wenn man die äusserst zarte Muskelhaut der Ambulacralbläschen mit der starken Muskulatur der Ambulacralfüsschen vergleicht, so erhellt, dass die Ambulacralbläschen wohl schwerlich das Vermögen haben können, die Füßchen zu erigiren; die schwache Muskulatur der Bläschen kann wohl nicht die starke Muskulatur der Füßchen überwinden. Zerschneidet man einen lebendigen Seeigel, wirft man die Stücke ins Seewasser und zerstört die Ambulacralbläschen, so haben die Saugfüßchen doch das Vermögen sich auszustrecken und sich einzuziehen noch nicht verloren. Lässt man die Stücke ruhig im Wasser liegen, so erigiren sich die Saugfüßchen; bei leiser Berührung contrahiren sie sich sofort. Die Bewegungen sind aber nicht so lebhaft und so vollkommen wie an dem ungestörten Thiere. Ich glaube daher, dass das umringende Seewasser als der Reiz für die Bewegungen der Ambulacralfüßchen anzusehen ist; die Ambulacralbläschen werden wahrscheinlich nur die Bedeutung von Behältern haben, derart, dass sie bei einer Einziehung der Saugfüßchen sich füllen und bei einer Ausstreckung derselben zunächst das nöthige Wasser liefern«, und (möcht' ich hinzufügen) durch ihre doch einmal vorhandene Muskulatur die Streckung unterstützen und ausgiebiger machen. Erinnert man sich des enormen Unterschiedes in dem Volum eines ausgestreckten und eines zusammengezogenen Füßchens bei einem Seestern und noch mehr bei einem Seeigel, so erscheinen die Ambulacralbläschen als Reservoirs unerlässlich. Bei einer Ophiure bräucht sich ein berührtes Füßchen nur wenig zu contrahiren, um sich innerhalb der rings festen Armbewaffnung zu sichern; eine bedeutende Verlängerung fällt wohl andererseits hinweg



wegen der Kürze der Stacheln. Es wird also auch das Wasserquantum, das in den verschiedenen Zuständen die Füßchen füllt, nicht erheblich variiren; daher der jedesmalige Abschnitt des Hauptgefäßes selbst als Reservoir hinreicht. Dessen Inhaltsschwankungen aber zu regeln und dadurch die Füßchen in ihren An- und Abschwellungen zu unterstützen, werden die Sphincteren des Hauptgefäßes ebensogut genügen wie die schwache Muskulatur der Ambulacralbläschen bei Sternen und Igeln. — Von der Uebergangsstelle der Tentakelcanäle in die Tentakeln ist noch anzuführen, dass das Endothel als innere Auskleidung des Füßchens sich fortsetzt, die homogene Membran aber am Knochen sich erweitert, um sich alsbald zu verlieren.

Am Ringcanale fand ich blos die homogene Membran mit dem Endothel (Fig. 15). An den Wassergefäßen der Leibeshöhle scheinen hier und da Ringmuskelfasern vorzukommen. An den POLI'schen Blasen habe ich mich von dem Vorhandensein einer Muskelschicht nicht überzeugen können. Ich stimme darin mit HOFFMANN's Angabe über die Echinien überein (VII, p. 69), während GRABER (III, p. 50) an den POLI'schen Blasen der *Holothuria tubulosa* sowohl eine starke Quer- wie eine schwache Längsmuskulatur beschreibt.

Wer sich aus den Schilderungen der Steincanäle eine bestimmte Form zur Vergleichung mit dem der *Ophiacis* herausuchen will, hat sich zu den Seesternen zu wenden. 50—60 Ringe (aus Kalk freilich) stellen hier ein festes Gerüst her, welches das Zusammenklappen der Wände mit Vernichtung des Lumens bei Pumpbewegungen hindert. Bei der *Ophiacis* sind es zwar keine Kalkringe, wohl aber sehr derbe cubische oder cylindrische Epithelzellen (ihre derbe Consistenz bezeugen sie durch intensive Carminaufnahme), welche auch etwa 50—100 fest aneinander geschlossene Ringe bilden, um ein zwar feines, aber sehr constantes Lumen aufrecht zu erhalten. 16—20 Zellen kommen auf einen Querschnitt des Canals. Die Bindegewebshaut, der sie aufsitzen, ist sehr fein und kaum bemerkbar, schwerlich geeignet Kalkstützen zu bergen. Unten setzen sich die Epithelzellen direct in alle Höhlen und Gänge der Madreporenplatte bis zur äusseren Oeffnung fort, bald ihre cubische Form wahren, bald (an den Communicationsstellen mit den Aussackungen der Blutbahn) sich mehr abplattend.

Als Inhalt des Wassergefäßsystems finde ich die Anhäufung nur eines geformten Elementes. Es sind dieselben Körperchen, welche neben vielen andern von fast allen Forschern am constantesten ange-  
troffen wurden. Sie erfüllen bei mir das gesammte Wassergefäßsystem, und zwar meist in einer Gedrängtheit, welche dessen Canälen ein solides Aussehen giebt. Die Farbe bemisst man am besten nach dem ganzen



Gefäss, wie ich denn die POLI'schen Blasen, die dicht von ihnen vollsitzten, an Farbe etc. mit Hirsekörnern verglich. Die Körperchen variiren unbedeutend an Umfang; sie erscheinen im Innern oft heller als an der Peripherie, diese ist fein granulirt, was sie wohl den eingezogenen Ausläufern verdankt. Die Körper fehlen meist nur im Steincanal; in der Madreporenplatte sind sie selten, mindestens vereinzelt. Da sie kernlos sind, passt besonders gut GREEFF's Vergleichung mit Lymphkörperchen. Sie erweisen sich übrigens ausserordentlich resistent gegen das Picrocarmin und haben oft an sonst durch und durch stark gefärbten Präparaten noch nichts vom Farbstoff aufgenommen; einzelne, die endlich durchdrungen wurden, sehen schmutzig purpurroth aus.

Ausser diesen geformten Elementen führt das Wassergefässsystem noch gerinnungsfähiges, an meinen Spiritusexemplaren natürlich geronnenes Plasma. Man kann es, ohne es gesehen zu haben, schon erschliessen, daraus, dass ein Erguss der braunen Körperchen in einem Ambulacralfüsschen, wo dessen Wände auseinander weichen, auch in ganz feinen Schnitten in allen Theilen fest erhalten bleibt, so dass die Körperchen gleichsam in der Luft schweben. Einem aufmerksamen Studium gelingt es dann auch wohl, das eine oder andere Plasmafädchen glücklich wahrzunehmen.

Endlich noch einige Worte zum Verständniss der Wassergefässschläuche in der Leibeshöhle! Ich citire dazu zwei Stellen, die eine aus GEGENBAUR (II, p. 338): »Variabel an Grösse und Zahl sind die POLI'schen Blasen bei Chirodota. Gegen 50 sind bei Synapta Beselii und *S. serpentina* vorhanden. Bei *Cladolabes* sogar gegen hundert«; die andere aus HOFFMANN's Asteriden (VIII, p. 18): »Mit dem Wassergefässringe stehen ferner die auch schon von TIEDEMANN beschriebenen zehn braunen Körperchen in Zusammenhang. Diese Körperchen zeigen eine drüsenähnliche Structur und sind aus einer sehr grossen Zahl Schläuche zusammengesetzt. Letztere bestehen aus einer mit Wimperhaaren versehenen, sehr zarten, bindegewebigen Hülle und einem Inhalt, welcher, wie starke Vergrösserungen lehren, aus mit zahlreichen Ausläufern versehenen Zellen besteht, die in histologischer Beziehung vollkommen mit den Formelementen übereinstimmen, welchen man in der im Leibesinnern und im Ambulacralsystem strömenden Flüssigkeit begegnet. Die Vermuthung liegt also vor der Hand, die drüsenförmigen Körperchen als die Bildungsheerde der zelligen Elemente, welche man im Wassergefässsystem antrifft, anzusehen. Sie sind vielleicht dem Wassergefässherz der Echinien und Spatangien homologe<sup>1)</sup> Organe, die, ihrem histo-

1) Hier liegt eine der häufigen Verwechslungen zwischen Analogie und Homologie vor.

logischen Bau nach, höchst wahrscheinlich auch als die Bildungsstätte der im Wassergefässsystem strömenden zelligen Elemente aufzufassen sind. Nach SEMPER sind sie bei dem philippinischen Pteraster sehr gross, er sagt darüber: »sie sind eine in einzelne Theile zerfallene Schlundkrause, denn ihre Verbindung mit dem Blut- und Wassergefässsystem ist hier genau die gleiche, wie ich sie oben für die Holothurien angegeben habe. Durch Injectionen des Herzens bei jenem Seestern gelang es mir leicht, einmal den Gefässring, und von ihm aus ein dichtes Gefässnetz in jenen braunen, drüsigen Körperchen TIEDEMANN'S zu füllen. J. MÜLLER hat ihre Homologie erkannt. Er nennt sie traubige Anhänge, aber er sagt meines Wissens nirgends etwas über ihre Verbindung mit dem Blutgefässsystem.«

Hierzu wolle man sich erinnern, dass bei manchen Seesternen u. a. die POLI'Schen Blasen ganz fehlen können, während sie bei anderen sich theilen und zu Träubchen werden.

Diese Bemerkungen als Einleitung benutzend, schliesse ich nun so:

Diejenigen Vasa cavi meiner *Ophiactis*, welche unmittelbar aus dem Ringcanale entspringen, sind mit jener Schlundkrause des Pteraster zu vergleichen, von dessen Schläuchen sie sich nur durch eine ganz auffällige relative Länge unterscheiden. Durch diese Beziehung werden sie zugleich Homologa der braunen, drüsigen Körperchen der Seesterne. — Eine andere morphologische Parallele geben diejenigen Gefässe an die Hand, welche in die Ausführungsgänge der POLI'Schen Blasen münden. Wir haben in einer solchen Gruppe weiter nichts, als eine getheilte Blase, wovon freilich nur ein einziger Schlauch seine Erweiterung behalten oder bekommen hat, während die übrigen Theiläste Blindschläuche von durchweg gleich starkem Lumen blieben oder wurden. Die sämtlichen Vasa cavis sind so in zwei Gruppen vertheilt, von denen die eine den braunen Drüsen der Seesterne, die andere den POLI'Schen Blasen selbst homolog ist. Da nun aber diese Unterscheidung weder durch Form, noch Zahl, noch Ausdehnung der fraglichen Gefässe sich rechtfertigen lässt, sondern allein auf ihre Ansatzstelle an den Hauptgefässen sich gründet, so wird sie schwerlich aufrecht erhalten werden können. Wird sie aber hinfällig, so kann unmöglich die principielle morphologische Differenz zwischen den kleinen Schläuchen der braunen Drüsenkörperchen und den grossen POLI'Schen Blasen länger bestehen. Wir erhalten aus diesen Schlüssen zusammen ein allgemeines Gesetz, das ich so definiren möchte:

Jeder auf einen Interradius oder ein Interbrachium kommende Abschnitt des Wassergefässringes, der bisweilen ohne Anhang bleibt, hat



die Fähigkeit einen bis viele Blindschläuche nach der Leibeshöhle zu treiben, deren Ausbildung sowohl an Länge, wie an Erweiterung des Lumens sehr variabel ist. Wo nur ein Blindschlauch vorhanden, baucht er sich aus zu einer POLI'schen Blase. Wo die Anzahl steigt, kann das Schicksal der einzelnen sehr mannigfaltig ausfallen. Entweder nur ein einziger wird zur POLI'schen Blase ausgeweitet, während die anderen unverändert bleiben (Ophiactis, Pteraster), — oder alle werden zu POLI'schen Blasen (die oben genannten Holothurien). Dies sind die indifferentesten Fälle. Complicationen kommen dadurch zu Stande, dass entweder ein Schlauch zur POLI'schen Blase sich erweitert und die übrigen zu zwei Gruppen (braunen Körperchen) sich verbinden (Seesterne mit einer POLI'schen Blase), oder dass die zwei Gruppen (braune Körperchen) mehrere Schläuche freilassen, die sich zu einem Bündel POLI'scher Blasen vereinigen (Seesterne mit mehreren POLI'schen Blasen), oder dass endlich alle Schläuche zu den beiden braunen Körperchen verbraucht werden (Seesterne ohne POLI'sche Blase).

Gestützt wird eine solche Auffassung durch ein Exemplar meiner Ophiactis, welches in einem Interradius zwei POLI'sche Blasen besass. (Ueber den Werth des hier gezogenen vergleichend-anatomischen Schlusses siehe Theil II.)

Ob die physiologische Function der Bauchhöhlenwassergefäße der Ophiactis, wie es HOFFMANN von den braunen Körperchen der Seesterne annimmt, wirklich in der Bildung verästelter Zellen besteht, scheint mir zweifelhaft wegen einzelner bisweilen leerer Strecken an diesen Organen. Die grosse Fülle der Lymphkörperchen, welche von so umfangreichen Drüenschläuchen geliefert werden müssten, passt freilich ausgezeichnet zu dem enormen Reichthum in allen Theilen des Wassergefässsystems, und noch besser zu deren rapider und massenhafter Erzeugung beim Beginn der Regeneration (Theil II).

## B. Das Blutgefässsystem.

Die älteren Beschreibungen des Blutgefässsystems von TIEDEMANN und J. MÜLLER mit denen SEMPER's hat GEGENBAUR zusammengestellt (II, p. 330). Sie haben durch die Untersuchungen HOFFMANN's und GRABER's Modificationen erlitten. Danach besitzen die Echiniden einen Circulus dorsalis (analis) und oralis, beide verbunden nicht nur durch einen weiteren Schlauch, das Herz, sondern auch durch die Darmarterie oder das sogenannte Bauchgefäß (VII, p. 55 ff); eine Darmvene oder Rückengefäß entspringt aus dem Circulus oralis, ohne den analis zu erreichen. Eine Communication mit dem Wassergefässsystem ist sicher



an der gemeinsamen Ausmündungsstelle des Herzens und des Stein-  
canals in der Madreporenplatte, eine zweite zwischen dem Wasserge-  
fässringe und der Darmvene (VII, p. 84) folgte aus Injectionen durch  
die Madreporenplatte, ohne dass der Weg direct nachgewiesen werden  
konnte. — Bei den Spatangen hat HOFFMANN nur Darmblutgefäße be-  
schrieben (VII, p. 64 ff). Das Herz fehlt den Spatangen, dagegen wird  
an dem kalklosen Stein canal eine Erweiterung, ein Wassergefäßherz  
oder eine Wassergefäßdrüse beschrieben. Bei den Echinern führt die  
Madreporenplatte das Wasser direct auch in die Leibeshöhle (VII, p. 94).

Bei den Holothuriern hat nach SEMPER (XVII, p. 5) und GEGENBAUR  
(II, p. 330) der Darm zwei Gefäße, genau ventral und dorsal, dazu ein  
ringförmiges Gefäßgeflecht dicht am Wassergefäßringe (»das Ringgefäß  
um den Schlund scheint aufgelöst zu sein«. GEGENBAUR). GRABER in-  
dessen hat später wieder bei der *Holothuria tubulosa* (III, p. 49) einen  
vollständigen oralen Blutgefäßring beschrieben, und das mit aller Be-  
stimmtheit. Ausserdem entdeckte er aber ein schlauchförmiges Organ,  
das mit dem Ringe durch ein Blutgefäß in Verbindung steht; seine  
Begrenzung oder Fortsetzung nach der andern Seite wird nicht ange-  
geben.

Für die Seesterne ist neben GREEFF's vor Allem HOFFMANN's Arbeit  
zu citiren (VIII, p. 12 ff.) Das Wesentliche ist dies: Ein oraler und ein  
dorsaler Gefäßring hängen durch ein schlauchförmiges Herz zusammen;  
der Schlauch öffnet sich ausserdem in der Madreporenplatte nach aussen.  
Der dorsale (anale) Ring liefert zehn Gefäße für die Geschlechtsdrüsen.  
Der orale (Haupt-) Ring liegt nach innen vom Wassergefäßring; zwi-  
schen beiden spannt sich der solide Leistenring aus, hervorgegangen  
aus dem Längsseptum, das den radialen Wassergefäßstamm von der  
Nervenblutbahn trennt, und aus der senkrechten Leiste derselben Ner-  
venblutbahn. Aus dem oralen Hauptblutgefäßringe entspringen fünf  
radiale Hauptstämme, einer zu jedem Arme. Dicht neben und nach  
aussen von diesen, auf dem Querschnitt mit ihnen je ein gleichschen-  
kliges Dreieck formirend, verlaufen in jedem Arme zwei radiale mediale  
Nebenstämme. Durch seitliche Gefäßzweige, welche die Saugfüßchen  
umspannen und sich verbinden zu je einem radialen lateralen Neben-  
stamm, communicirt das unpaare mittlere Gefäß mit den radialen me-  
dialen. Indem aber am Rande der Scheibe die benachbarten radialen  
lateralen Nebenstämme sich je einen Verbindungsast entgegenschicken,  
wird endlich noch ein oraler lateraler Gefäßring gebildet. — Eine Com-  
munication des äusseren Seewassers mit dem Bauche durch die Madre-  
porenplatte findet sich nicht, das Seewasser gelangt nur durch Endos-  
mose in den Leiberraum. Eine Communication zwischen Blut- und

Wassergefässsystem in der Nähe der Mundringe wird schliesslich wahrscheinlich gemacht.

Das Constanteste in diesen Beschreibungen dürfte der orale Blutgefässring sein, der indess von HOFFMANN bei den Spatangen nicht angegeben wird. Eine fernere Ausnahme machen dieselben Spatangen durch den Mangel des Herzens, wie ebenso durch den starken Verbindungsast zwischen Wasser- und Blutgefässsystem. Wenn man überhaupt dem Blutgefässsystem einen festen Typus absprechen darf und daher in der Deutung von Accommodationen an andere Organe eine grosse Freiheit genießt, so scheint mir bei den Spatangen, deren Stein canal die harten Kalkstützen verloren und sich erweicht hat, der propulsatorische Apparat für die Ernährungsflüssigkeit lediglich dem Wassergefässsystem (Wassergefässherz!) übertragen zu sein, das seine Wirkung durch den weiten Verbindungscanal leicht auch den Blutbahnen mittheilen kann; diese selbst sind daher weniger vollständig und verrathen in ihrer Ausbildung eine starke physiologische Beeinflussung und Unterdrückung vom Wassergefässsystem aus.

Den übrigen aufgezählten Echinodermen möcht' ich durchweg ein Herz vindiciren. Wenn ich darin auch die Holothurien, von denen es bis jetzt nicht bekannt war, einschliesse, so stütze ich mich auf den von GRABER gefundenen oben erwähnten Schlauch, den er selbst freilich, da er frei in die Leibeshöhle hineinragt, als ein räthselhaftes Organ hinstellt. Seine freie Suspension und Selbstständigkeit darf indess nicht stören. Bei Echininen und Seesternen verläuft das Herz mit dem Stein canal zur Madreporenplatte und fügt sich mit dieser der Leibeswand ein, um von aussen Seewasser schöpfen zu können. Wenn nun bei den Holothurien der Stein canal mit der Madreporenplatte seine Insertion verlässt, ohne seine Homologie einzubüssen, so kann die gleiche Ablösung des Herzens auch dessen Bedeutung nicht verändern.

Der dorsale Blutgefässring scheint von einem am Rücken des Thieres gelegenen After abhängig zu sein.

Für das Blutgefässsystem der Ophiuren, speciell der Ophiactis, ist offenbar die Anknüpfung bei den Seesternen mit zwei Füsschenreihen in den Armen, für die freilich die Untersuchungen noch fehlen, zu suchen. Ich erhielt da nach vieler vergeblicher Arbeit endlich einen Schnitt (Fig. 23. — Injectionen waren nicht angezeigt), an dem wir Folgendes erkennen:

1. Ein mittleres Armblutgefäss, *Vas sanguinigerum brachiale medium* (*Sg. m*).

2. Zwei seitliche Armblutgefässe, *Vasa sanguinigera brachialia lateralia* (Fig. 16, 18, 24, 39, 40, 41 *Sg. l*). Die bei-



den letzteren kommen am häufigsten zum Vorschein; das mittlere wahrzunehmen, gelingt nur ausnahmsweise. Diese Blutgefässe zeigten sich in der ganzen Länge des Armes, soweit ich ihn untersuchte. Sie steigen mit dem schräg aufsteigenden Nervenstamm zwischen den Mundeckstücken empor (Fig. 48, 23). Wie HOFFMANN von den Asteriden beschrieben hat, hilft auch hier das Nervenband die Gefässwandungen bilden. Aber ein Vergleich der Figuren (VIII, Taf. II, Fig. 44 u. 42) ergibt bedeutende Unterschiede. Gleichmässig verhält sich nur mein Mittelgefäss, HOFFMANN's radialer Hauptstamm. Sein Lumen ist ein kleines Dreieck, dessen Basis oben dem Wassergefäss anliegt. Bei den Seesternen aber spannt sich zwischen beiden ein starkes elastisches Band aus, das jene Basis zu einer ganz geraden Linie verflacht. Bei der *Ophiactis* fügt sich die zarte Blutgefässwand direct der (im Schnitt) kreisförmigen Wand des Wassergefässstammes an; das elastische Band fehlt. Bei den Seesternen bilden die beiden radialen medialen Nebentämme wieder zwei congruente gleichschenklige Dreiecke, die sich mit dem radialen Hauptstamm zu einem grossen gleichschenkligen Dreieck zusammenlegen. Dessen Schenkel werden von den beiden Nervenblättern gebildet. Diese aber setzen sich auch auf die senkrechte Leiste (Halbirungslinie des Winkels an der Spitze) fort. Anders bei der *Ophiactis*. Die *Vasa lateralia*, HOFFMANN's radiale mediale Nebentämme, bilden im Querschnitt keine Dreiecke, sondern rundliche Röhren, die sich jedoch entsprechend, wie bei den Seesternen, dem Mittelgefäss anlegen. Der Unterschied kommt daher, dass sich der Nebentamm hier nicht (wenigstens im äusseren Umrisse nicht) in zwei Blätter spaltet, sondern als breites, seitlich nach oben ein wenig verschmälertes Band den Bauchplatten, die den Seesternen fehlen, fest andrückt, so dass er (mit den Blutgefässen zusammen) zwischen den Wirbelfortsätzen die Ambulacralrinne, bezw. den Raum zwischen dem Wassergefässstamm, den Wirbelfortsätzen und den Bauchplatten total ausfüllt. Die Nervensubstanz unterlässt es auch an der senkrechten Leiste zwischen den beiden lateralen Blutgefässen emporzuklettern, sie bleibt vielmehr auf das Band beschränkt, worin ein zweiter Unterschied von den Asteriden gegeben ist. — In den Armen fehlen jetzt noch HOFFMANN's radiale laterale Nebentämme. In der Ambulacralrinne der *Ophiactis* bleibt für sie kaum Platz; auch müsste ihr Verlauf, an der Seite um die Füsschen, welche hier hoch am Wirbel sich ansetzen, herum und wieder zwischen die Wirbelfortsätze hinein (Fig. 39) ein ausserordentlich complicirter und gewundener sein, wenig dienlich die Circulation zu unterstützen. Ich glaube daher, dass es mit den drei Blutgefässstämmen in jedem



Arme der Ophiactis, dem mittleren und den seitlichen, sein Bewenden habe.

Alle drei erreichen mit dem aufsteigenden radialen Nervenstamm die obere Fläche der Mundeckstücke. Hier wird, wie ein Nervenring, so auch ein Blutgefässring, *Vas sanguinigerum anulare* (Fig. 19, 23, 24 *Sg. an*) gebildet, welcher von der Mundhaut nur durch den Nerven getrennt ist, auf der anderen Seite aber dem Wassergefässring, nicht überall, wie bei den Seesternen, sondern nur da anliegt, wo auch Wassergefäss- und Nervenring sich berühren (s. o.). Der Querschnitt des Blutgefässringes ergibt (Fig. 19, 24 *Sg. an*), dass die äussere Hohlkehle von dem Nervenringe, die innere von einer feinen Membran gebildet wird. Ein Blut- und Wassergefässring trennender Leistenring, wie ihn HOFFMANN bei den Seesternen schildert (s. o.), fehlt, der Abwesenheit eines in den Armen beide Systeme trennenden starken Längsseptums entsprechend; doch scheint sich hier und da ein zartes Kalkbälkchen einzuschieben. Es kann sich nur noch darum handeln, aus welchem der Armgefässe, dem mittleren oder dem lateralen, der Blutgefässring hervorkommt. Beide Gefässe sah ich an der Uebergangsstelle in den letzteren bisweilen sehr erweitert (Fig. 23 *Sg. an* u. *Sg. l*), den ferneren Uebergang des einen oder des andern konnte ich nicht verfolgen. Das Verhältniss des Blutgefässringes zum Nervenringe würde, der gleichen Relation in den Armen zufolge, am natürlichsten auf den Ursprung des ersteren aus dem seitlichen Stamm hinweisen, aber die Beziehungen bei den Seesternen zwingen doch wohl, ihn auch hier mit dem radialen Hauptstamm in Verbindung zu bringen.

Einen Verbindungsast zwischen Blut- und Wassergefässring war ich nicht in der Lage an meinen Schnitten zu ermitteln; ebensowenig erkannte ich einen oder mehrere Zweige, die ich indess bestimmt annehmen muss; es sind die zu dem ein- oder mehrfachen Herzen.

Der Herzschnlauch, *Cor* (Fig. 24 — 27 *C*) ist dieselbe Blase, welche J. MÜLLER als Steincanal beschrieben hat (XIV, Taf. VI, Fig. 10), oder doch ein Theil von ihr. Nach seiner Schilderung erhält sie durch rings stützende, eingelagerte Kalkplatten eine regelmässige Form. Von diesen Kalkplatten sah ich nur an der adoralen Seite Andeutungen. Mit ihnen fehlt das Ebenmaass der Form. Vielmehr liegt in einem weiten Schlauche, der sich mehrfach an der inneren Begrenzung der Bauchscheibe anheftet (Fig. 27), nicht nur der Steincanal, sondern auch eine POLI'sche Blase, wie oben schon ausgeführt wurde. Ob aber der Schlauch nur eine Mesenterialbildung, in der zugleich noch ein besonderes Herz, oder ob er selbst dem Schlauche bei Asterien und Echinen homolog, kann ich nicht völlig ausmachen. Doch ist mir das erstere sehr wahr-

scheinlich. Man sieht ihn nämlich nach unten sich zuspitzen, um mit dem Steincanal zusammen zur Madreporenplatte zu treten (Fig. 24) und hier dicht neben dem Steincanale in das Labyrinth sich zu öffnen. In einzelnen Verticalschnitten steigt das Lumen, wie man es in Fig. 24 erblickt, bis über den interradialen aboralen Muskel empor; in anderen (Fig. 47) sieht man ein gleiches Lumen auf beiden Seiten des Steincanals unter sonst gleichen Verhältnissen. Daraus schon lässt sich vermuthen, dass das Herz ein Schlauch sei, in den sich von einer Seite (von der äusseren) der Steincanal eindrückt. Und in der That stimmen damit die Querschnitte (Fig. 46). Hier wird der Steincanal vom Herzen umfasst, während von diesem zwei Zipfel über ihn hinausgreifen nach der Körperwand. Die beiden Zipfel, zwei Blindsäcke, scheinen jenen beiden paarigen Drüsen zu entsprechen, welche HOFFMANN und GREEFF vom Herzschnauche der Asterien beschrieben haben. Das Herz besteht aus einer zarten, bindegewebigen, kernhaltigen Membran, der innen ein plattes Endothel aufliegt. Beim Eintritt in die Madreporenplatte spaltet sich der Herzschnauch in eine oft sehr gesteigerte Anzahl von Schläuchen und Kammern, während der Steincanal mit nur wenigen Ausbuchtungen bis zur äusseren Oeffnung verläuft. Man erkennt das an dem sich wenig verflachenden cubischen Epithel des Steincanals und an dem platten der Herzausbuchtungen (Fig. 44). Je älter freilich die Platte, bezw. die Körperhälfte, um so mehr verwischt sich der Unterschied, indem auch das Steincanalepithel mit der Zeit sich abplattet (Fig. 45). Zwischen den Kammern des Herzens und dem Steincanal in der Madreporenplatte finden an den zahlreichen Berührungspuncten Communicationen statt, mit Uebergängen vom platten zum cubischen Epithel; die auffälligste Communication ist die beim Eintritt des Steincanals und Herzens in die Platte (Fig. 24), wo der Uebergang der Epithelformen sehr schroff bleibt. Alte Platten werden fast ganz von Blutgefässkammern ausgehöhlt, mit sehr reducirtem Knochengerüst (Fig. 47); und die Kammern entspringen hier nicht aus dem einheitlichen Herzschnauche in der Madreporenplatte, sondern dieser hat sich schon ein Stück über der Eintrittsstelle in mehrere aufgelöst, schwächere Seitenäste abgebend (dieselbe Figur). Ausserhalb der Eintrittsstelle bleibt die innere Fläche der Madreporenplatte immer geschlossen, daher ich das unmittelbare Eindringen des Seewassers in die Leibeshöhle auf diesem Wege leugnen muss; genügen doch auch die Genitalspalten über das nöthige Maass hinaus.

Die Histologie der Blutgefässe der *Ophiactis* gestaltet sich viel einfacher als bei den anderen Echinodermen. GRABER (III, p. 48), HOFFMANN (VIII, p. 46, VII, p. 55), SEMPER (XVII, p. 118) lassen überall auf



eine äussere Wimperhaut eine dickere oder dünnere Muscularis folgen, meist nur aus circulären Fasern bestehend, bei Spatangen und Holothurien darunter auch aus longitudinalen. Dann kommt eine Bindegewebsschicht mit geformten Elementen zwischen den Fibrillen, auch wohl Kalktheile einschliessend, endlich das innere Epithel, nicht wimpernd, wie denn das Vorhandensein oder Fehlen von Cilien in ihnen einen durchgreifenden Unterschied zwischen Wasser- und Blutgefässen darstellt (II, p. 334).

Bei der Ophiactis folgt auf die äussere (wimpernde) Mesenterialhaut als Bindegewebsschicht eine feine homogene Membran; von der Muscularis habe ich gar nichts wahrnehmen können, sie fehlt in der That. An allen peripherischen Gefässen bildet jenes zarte homogene Häutchen ganz allein die Gefässwand; denn kaum ist dort ein ganz flaches, vereinzelt Epithel sichtbar (Fig. 21), dessen Elemente nur an erweiterten Stellen etwas mehr sich drängen (Fig. 23).

HOFFMANN fand die senkrechte Leiste der Nervenblutbahnen bei den Asterien von Muskelfasern durchweht (VIII, p. 8), woraus er ein propulsatorisches Moment herleitet. Hier indessen fehlt dieser Leiste wie der Nervenbeleg so auch die Muskulatur; sie ist ein eben solches feines Häutchen wie die übrigen Wandungen (ausser der unteren). Man hat daher die Frage aufzuwerfen, auf welche Weise bei dem Mangel der Muskeln (und Cilien) eine genügende Circulation ermöglicht werde. Bei der Enge der peripherischen Blutbahnen und dem etwas weiteren Lumen des Ringgefässes ist wohl schon die Verkürzung des letzteren bei den Kaubewegungen der Scheibenmuskeln hinreichend, um eine gehörige Blutmasse in die peripherischen Gefässe einzutreiben; die Ruhe aber jener Muskeln und das Zurückspringen der Mundeckstücke müssen den Blutgefässring wiederum erweitern, und das fordert, dass umgekehrt das gleiche Quantum aus den radialen Stämmen in ihn eingepumpt werde. Doch glaube ich auch bei den letzteren selbst einen treibenden Apparat zu finden in ihrer festen Verwachsung mit dem Wassergefäss (ohne zwischengeschobenes elastisches Band). Wenn das Wassergefäss verengert wird, wie in Fig. 29 A, so müssen sich die Blutbahnen erweitern und umgekehrt.

Von den verschiedentlichen Blutkörperchen, welche die Beobachter, besonders HOFFMANN, in eine Menge von Categorien getheilt haben, konnte ich nichts entdecken.

Zum Schluss dieses Abschnittes weise ich nochmals darauf hin, dass auch bei den Ophiuren eine principielle Trennung zwischen Blut- und Wassergefässsystem nicht durchführbar ist. Zunächst mindestens ist dem directen Uebergange ihrer Contenta in der Madreporenplatte



eine Stelle gelassen, in deren Labyrinth bei der beschränkten Oeffnung Stauung genug statthaben wird, um eine innige Mischung hervorzurufen. Eine weitere Communication, etwa zwischen den Ringen, habe ich nicht gefunden.

### C. Das Nervensystem.

Seit KROHN (X) TIEDEMANN'S orangegelbes Gefäss (XIX) in den Nerven umgesetzt hat, und zwar bei Echiniden, Spatangen und Holothurien zu gleicher Zeit, ist an dem allgemeinen Schema nichts weiter geändert, um so mehr aber an dem Verhalten der Nerven zu den Blutbahnen; und hier bestehen auch jetzt noch Differenzen genug, um zu erneuter Untersuchung herauszufordern. Ich habe mich im vorigen Abschnitt an die HOFFMANN'Schen Arbeiten, als die neuesten und ausführlichsten, gehalten, ohne die GREEFF'S zu berücksichtigen. GREEFF giebt (V, p. 155 ff.) ausser dem oralen Blutgefässring noch einen zweiten Nervenblutgefässring um den Mund der Asterien an. HOFFMANN hat, wie wir sahen, blos einen<sup>1)</sup>. Der von mir beschriebene Blutgefässring würde ein Nervengefäss sein, der andere Gefässring, so wie bei HOFFMANN, fehlen.

Bei den Seesternen lässt GREEFF (IV, p. 6) die radialen Nervenstämme unter dem Integument (Wimpern, Cuticula, feines Plattenepithel, das direct in die Haut der Füsschen übergeht) sich aus Fasern und Zellen zusammensetzen, er lässt die so gewonnene Substanz theils den Boden der Blutbahn bilden, theils an dem mittleren, trennenden Septum sich erheben.

»Der Nervenring und die radialen Nervenstämme der Holothurien (V, p. 165) verhalten sich vollkommen wie die der Asterien. Es sind breite, platte Bänder, die nach aussen mehr oder minder leisten- oder röhrenartig sich erheben und so in ihrer ganzen Ausdehnung Canäle umschliessen, einfache oder durch ein mittleres Längsseptum in zwei Hälften getheilte. Die Radialcanäle liegen wie bei den Asterien nach aussen von den hier zwischen den Längsmuskelbändern der Leibeshöhle verlaufenden Radialcanälen des Wassergefässsystems, nur durch ein häutiges Septum von diesem getrennt. Auch das Nervenband selbst scheint bei einigen Holothurien (*Stichopus regalis*) canalartig durchbrochen zu sein, woraus man vielleicht schliessen darf, dass von den Hauptcanälen aus Zweige in die Nervensubstanz eindringen«.

Auch bei den Echiniden und Ophiuren (V, p. 169) »treffen wir nach aussen vom radialen Wassergefäss dieselben Lagerungs- und Formver-

1) Es wird mir bei HOFFMANN nicht ganz klar, ob er unter dem Leistenring ein Gefäss oder ein solides Band versteht. Ich habe, in Uebereinstimmung mit meiner Ophiure, das letztere angenommen.

hältnisse des Nervenbandes, das nach innen einen Canal umschliesst, nach aussen von einem solchen umschlossen ist<sup>4)</sup>.

Bei den Echiniden sind nach HOFFMANN (VII, p. 47 ff) die radialen Nerven stärker als der Schlundring (daher J. MÜLLER's Ambulacralgehirne), sie geben regelmässige Zweige ab. »Durch eine Medianfurche wird jeder Ambulacralnerv gewöhnlich in zwei Seitenhälften getheilt«. Einen ununterbrochenen Achsencanal, den BAUR von der *Synapta digitata* beschrieb, fand HOFFMANN nicht. Die Ganglienzellen liegen mehr in der Peripherie, die Fasern mehr im Centrum. Bei *Spatangus purpureus* übertreffen (p. 50) die Ambulacralnerven den Ring nicht an Stärke; sonst stimmt das System mit dem der Echiniden überein. Diesen spärlichen Mittheilungen hat der Autor die Abbildung eines Ambulacralnerventheiles von *Sphaerechinus esculentus* hinzugefügt (Taf. VIII, Fig. 64), welche mir weit mehr zu besagen scheint als die Schilderung im Texte.

An Seesternen hat derselbe Beobachter die Radialstämme auf Querschnitten untersucht (VIII, p. 7). Die Hauptsache habe ich schon beim Blutgefässsystem citirt. Zwei »Nervenblätter« bilden die gleichen Seiten des gleichschenkligen Hauptdreiecks, bezw. die Basen der dreieckigen radialen medialen Blutbahnen, sie gehen in die Saugfüsschen über. »Die in den Nervenblättern enthaltene »Nervensubstanz setzt sich andererseits auch auf die senkrechte Leiste theilweise fort«.

SEMPER endlich standen, gleich mir, nur Spiritusexemplare zu Gebote. Trotzdem hat er die Kenntniss des Nervensystems der Holothuriiden, wie mir scheint, bei weitem am meisten gefördert. »Die Radialnerven oder Ambulacralgehirne sind breite in einer Scheide eingeschlossene Bänder, welche vom Ambulacralwassergefäss nur durch eine dünne Scheidewand getrennt sind«. Bei den Aspidochiroten (XVII, p. 147) sind es drei platte Bänder, durch ein bindegewebiges, dünnes Septum von einander geschieden; das äussere nennt er  $n_1$ , das innere  $n_2$ , und in  $n_2$  steckt eingekeilt noch  $n_3$  als eine Leiste, die zum Nerven gehört, »obgleich sie immer völlig homogen zu sein scheint«.  $n_1$  und  $n_2$  sind entschieden zellig. Im Leben scheinen Höhlungen zwischen den Bändern zu fehlen. »Das äussere Band  $n_1$ , doppelt so dick als  $n_2$ , enthält ausser Zellen auch Fasern. Die Zellen bilden eine äussere geschichtete Lage, die zwei oder höchstens drei kernhaltige Zellen enthält; nach innen, also gegen die Schicht  $n_2$  zu, laufen diese Ganglienzellen deutlich in feine Fasern aus, die parallel zu streichen und sich an die bindegewebige Membran zu setzen scheinen, welche  $n_2$  und  $n_1$  von einander trennt. An

4) Ueber den äusseren Canal und die daraus gezogenen Schlüsse siehe Ende von Cap. II.



gut gelungenen Schnitten sieht man, dass diese trennende Bindege-  
webslage eine von jeder Seite her direct aus der Cutis zwischen die  
beiden äusseren Blätter der Radialnerven eintretende Leiste ist. Bei  
den *Dendrochiroten* (*Cucumaria japonica* Semper, p. 448) ist  $n_3$  ein  
nicht homogenes, sondern fein gestreiftes Band, wohl auf einem Blut-  
gefässnetz aufsitzend. Merkwürdigerweise wird dieses fragliche Gefäss-  
netz in der betreffenden Figur (XVII, Taf. XXXVIII, Fig. 5) als  $n_4$  be-  
zeichnet. Die Füsschen werden von  $n_1$  und  $n_2$  zusammen, wahrschein-  
lich auch von  $n_3$  versorgt. Der Nervenring wird nur aus  $n_1$  gebildet  
(aussen Zellen, innen Fasern). Daraus erhalten wir ein Schema, das  
den Nervenring aus  $n_1$  bestehen lässt; dieser setzt sich in die fünf Am-  
bulacralstämme fort; wo diese vom Ringe abtreten, gesellen sich zu  
ihnen, gleichfalls an diesen sich ansetzend und nach innen von jenen  
verlaufend, die Bänder  $n_2$  und  $n_3$  (mit den Gehörblasen BAUR'S); alle  
Bänder zusammen versorgen die Füsschen, der Ring giebt ausserdem  
feine Schlundfäden ab.

Nimmt man dazu, dass das Band  $n_3$  in den Querschnittfiguren von  
*Holothuria erinaceus* Semper (XVII, Taf. XXXVIII, Fig. 2) ein T bildet,  
dessen senkrechter Theil sich in  $n_2$  einschiebt und auch dieses Band in  
zwei symmetrische Hälften theilt, und verbindet man diese Angaben mit  
GREEFF'S Behauptung, auch bei den Holothuriern sei oft eine doppelte  
Höhlung in den Stämmen, mit mittlerem Septum, vorhanden, so kann  
man daraus eine ganz ähnliche Bilateralität an jedem Nervenstamme  
ableiten, wie sie bei den Seesternen sich so scharf markirt.

Um bei der *Ophiactis* zu einem genügenden Einblick zu kommen,  
sind verticale und horizontale Längs- wie Querschnitte unerlässlich  
(die ersteren scheinen bisher leider versäumt zu sein).

Der Nervenring, *Nervus anularis* (Fig. 45, 49, 24 N. an)  
bildet hier ein regelmässiges Hexagon, was vom Wassergefässring nicht  
zu melden war. Er liegt zu innerst auf den Mundeckstücken, von der  
Mundhöhle selbst nur durch die hier das Integument vertretende Cuti-  
cula getrennt, nach oben unmittelbar in die umgeschlagene Magenwand  
übergehend. Die horizontale Ebene, die ihn aufnimmt, theilt mit der  
des Wassergefässringes eine höhere Lage über der Ebene gleicher Rich-  
tung, in welcher die radialen Nervenstämme, bezw. die radialen Was-  
sergefässstämme liegen. Es muss also von diesen ein aufsteigender Ast  
die jedesmalige Verbindung herstellen. Wir erhalten demnach an jedem  
radialen Nervenstamm einen

horizontalen Theil, *Nervus brachialis horizontalis*  
(Fig. 44, 20, 24, 22, 32, 39, 40, 44 N. h) und einen



aufsteigenden Theil, Nervus brachialis ascendens (Fig. 16, 18, 23, 27 N. as).

Beim Wassergefässsystem stand der aufsteigende Theil der Radialstämme senkrecht zum horizontalen, dem, wie bei den übrigen Echinodermen, die Blutnervenbahn unmittelbar nach aussen folgt. Der aufsteigende Nervenstamm bildet indessen mit dem horizontalen ungefähr einen Winkel von  $125^{\circ}$ , so dass also der aufsteigende Ast des Wassergefässes und des Nerven um einen nach oben offenen Winkel von  $35^{\circ}$  divergiren (Fig. 18). Der Winkel wird ausgefüllt durch den breiteren *Musc. radialis superior* und den schmälern *inferior*. Auf diese Art kommt es, dass der Wassergefässring nicht wie bei den übrigen Stachelhäutern sich dem Nervenblutringe dicht anschmiegt, sondern sich mit seinen bogenförmigen Erweiterungen, ausgefüllt von ersterem Muskel, von ihm entfernt; und damit hängt es theilweise weiter zusammen, dass der Leistenring der Asterien, der sich zwischen jenen beiden Ringen ausspannt, hier nicht zu Stande kommen kann. — Macht man jetzt Längsschnitte durch einen Arm und zwar verticale (Fig. 32), so zeigt das Nervenband, das, wie wir schon sahen, nur den Boden der Blutgefässe bildet, ohne sich an der senkrechten Leiste hinaufzuziehen, zwar eine fast vollkommen horizontale untere Grenzlinie (es sollte eigentlich in der Figur den Armbauchplatten fest anliegen), aber die obere wird zu einer Wellenlinie, mit je einem Berge über der Mitte jeder Bauchplatte und je einem Thale über den anstossenden Rändern. Das Nervenband bietet also in jedem Gliede eine Verdickung dar, ähnlich wie in dem perlschnurartigen Bauchmarke mancher Würmer (z. B. der *Lumbricinen*). Ein ganz ähnliches Resultat erhalten wir bei horizontalen Armlängsschnitten. Hier ist je eine seitliche Verdickung in jedem Armgliede zu verzeichnen (Fig. 14), eine Verdickung, welche in ihrer Längsausdehnung ziemlich der einer Bauchplatte entspricht und welche nur an den Uebergangsstellen einer schmälern Brücke Platz macht, — also wieder die Perlschnurform. Um die anatomische Construction der einzelnen Ganglien und ihre Verbindung kennen zu lernen, — die entwicklungsgeschichtliche Begründung s. Theil II —, sind vor Allem Querschnitte nöthig (Fig. 16, 24, 39, 40, 41). An gut gefärbten Präparaten, wo die Kerne dunkel abstechen, erkennt man sofort, dass aussen eine reiche Zellenanhäufung, innen eine dichte Fasermasse das Band ausfüllt. Erstere aber, welche die untere Hälfte in der ganzen Breite einnimmt, ist oben durch fünf nach unten convexe Bogen begrenzt, einen mittleren ( $n_3$ ), zwei mediale ( $n_2$ ) und zwei laterale ( $n_1$ ); und bisweilen gehen von den vorstehenden Zacken zwischen den Bogen nach oben feine Schattenlinien aus, welche die Fasermasse in entsprechende fünf Abschnitte

eintheilen, einen unpaaren mittleren, den kleinsten,  $n_3$ , zwei stärkere mediale,  $n_2$ , und zwei in der Stärke wechselnde laterale  $n_1$ . Die letzteren sind da am breitesten, wo die Anschwellungen in den horizontalen Längsschnitten am grössten (Fig. 40), am schmalsten und schwächsten wieder über den Ligamenten zwischen den Bauchplatten. Jene feinen Schattenlinien, welche die einzelnen Abschnitte auseinander halten und nach der Mitte, nach der Einsatzstelle der senkrechten Leiste zu, convergiren, halte ich für zarte bindegewebige Dissepimente. Die Felder  $n_3$  und  $n_2$  der Querschnitte können auch in horizontalen Längsschnitten sichtbar werden, wenn diese möglichst tief durch den Nervenstamm gelegt sind. Hier tritt an der tiefsten Stelle zwischen den Zellen zunächst der Faserstrang  $n_3$  hervor, an etwas höheren die beiden medialen  $n_2$  (Fig. 44). So an den vorderen starken Armgliedern. Der Eindruck der echten gegliederten Ganglienreihe wird erhöht, je weiter man gegen die Peripherie fortschreitet; und an den Armspitzen (Fig. 34) werden kräftige Ganglienknoten nur noch durch ziemlich feine und lange Commissuren verbunden. Man würde an den vorderen Gliedern ganz ähnliche Bilder mit verdünnter Commissur erhalten, wenn man die medialen Bänder  $n_2$  ( $n_3$  ist zu unbedeutend) auf ein minimales Maass reducirte.

Aus der Anschwellung jedes einzelnen Armgliedes entspringt nahe an der Scheibe deutlich vorn und nach vorn gerichtet ein starker Muskelnerve (Fig. 44), hinten und nach hinten gerichtet ein fast noch stärkerer Tentakelnerve, und zwischen beiden sieht man bisweilen noch ein zartes Fädchen abtreten, gerade seitlich gerichtet, etwa zu den Stachelmuskeln. An der Spitze der Arme wird bei entsprechender Muskelreduction auch der vordere Nerv bis zur Unsichtbarkeit verfeinert, vom mittleren sah ich hier nie etwas, der aborale Füsschennerv bleibt gleich stark. Durch diese verschiedene Ausbildung werden die Ganglien der vorderen Armglieder länger und oblonger als die mehr rundlichen der Armspitze, und das ist der anatomische Grund, warum die Commissuren zwischen den Ganglien an letzterer Localität länger erscheinen als an ersterer. Die Nervi tentaculares der Armspitze zeigen das von GREEFF und HOFFMANN betonte Verhalten am deutlichsten, dass sie direct in die Haut der Saugfüsschen übergehen, da diese hier ziemlich in gleicher Höhe mit dem Nervenbände einsetzen. An den vorderen Armgliedern jedoch, wo sie viel höher an den Wirbelflügelns entspringen, werden die Verbindungen mit den Ganglien zu wirklichen Nerven ausgezogen, obgleich auch die Nerven das Füsschen vollständig als besondere Hautschicht umspannen. Ich will gleich hier auf den Unterschied aufmerksam machen, dass bei den Asterien, wo das GREEFF'sche Pflasterepithel



mit Cilien über dem Nervenbände das Integument vertritt, die Haut der Füsschen allerdings in ihren Deckschichten eine unmittelbare Fortsetzung des Nerven bildet, während bei der Ophiactis die Nervenausbreitung nur ein subepitheliales Lager darstellt, zu dem sich erst später, nicht unmittelbar am Nervenbände, das Epithel gesellt. Das Nervenband selbst hat ja kein anderes Epithel oder Integument als die knöchernen Bauchplatten und die diese verbindenden Ligamente.

Die Bänder  $n_2$  und  $n_3$  verlaufen ununterbrochen durch die Nervenmasse, und ich bemerke, dass von  $n_2$  von Zeit zu Zeit ein feiner Faserstrang nach unten und aussen zu treten schien, um sich mit dem aus  $n_1$  austretenden Nerven zu verbinden.

Vorliegendes Material glaube ich nun zu folgendem Bilde von der Structur des radialen Armnervenstammes vereinigen zu können:

1. Zu unterst und äusserst liegt jederseits in jedem Armgliede ein Ganglion, bestehend aus Zellen und Fasern, welche die nervenbedürftigen Organe desselben Gliedes, Muskeln und Tentakel, versorgen. Diese einzelnen Ganglien der verschiedenen Glieder gehen mit verschmälerten Enden ineinander über. Sie stellen eine eigentliche Ganglien-kette dar und rechtfertigen so die MÜLLER'sche Bezeichnung der Radialnervenstämme als Ambulacralgehirne. Von den einzelnen Ganglien geht der nächste Impuls zur Bewegung der einzelnen Füsschen und Muskeln aus, sie sind deren Centralorgane. Die beiden Ganglien eines jeden Gliedes sind dabei nicht vollkommen getrennt, sondern sie verbinden sich durch eine untere, vielleicht auch durch eine obere Querbrücke.

2. Um die Wirkung der einzelnen Ganglien zu einer für die Gesamtzwecke des Organismus nöthigen einheitlichen Thätigkeit zu regeln, tritt ein Commissurensystem auf ( $n_2$ ). Aus jedem Einzelganglion zweigt sich ein Fädchen ab, das nach der Mitte des Armes zu einbiegt und von hier centripetal weiter zieht. Die beiden so entstehenden seitlichen Commissuren müssen von der Armspitze aus an Stärke in einer arithmetischen Progression, der Gliederzahl gemäss, anschwellen; so viel ich beurtheilen kann, thun sie es. Ob sich zwischen die Fasern einer solchen Commissur auch Zellen einlagern, bleibt mir ungewiss, aber wahrscheinlich. Die Commissur wird ihre Wirkung nur auf die eine Seite eines Armes auszudehnen vermögen, dadurch aber die allerwichtigste locomotorische Bewegung des Thieres auslösen, die seitliche Verbiegung des Armes. Durch diese Commissur wird der Arm allein ermächtigt einen einheitlichen Apparat vorzustellen.

3. Entweder um die scharfe Isolation beider Armhälften aufzuheben, oder um dem äussersten unpaaren Tentakel (dem Fühler der See-



sterne) eine seiner Stellung gemässe Bedeutung in der Gesamttorganisation zu verschaffen, legt sich noch zwischen die beiden seitlichen Commissuren eine dritte mittlere ( $n_3$ ). Ihre unansehnliche Stärke spricht wohl für die zweite Alternative, während die Theorie ein Organ für die erste fordert. Vielleicht sind beide Wirkungsweisen dem zarten Bändchen zugleich übertragen.

Es würde mit der hier vorgetragenen Auffassung der radialen Nervenstämmе der *Ophiactis* kaum sich vereinen lassen, wollte man dem Nervenringe, der innen Fasern, aussen Zellen zeigt, nur die den Einzganglien  $n_1$  entsprechenden Elemente zu seinem Aufbau zugestehen. So nöthig vielleicht auch hier eine solche Decentralisation seiner Theile ist, so ist doch eine Fortsetzung der Commissuren, wenigstens der mittleren oder der seitlichen theilweise, ein unumgängliches Postulat, nicht nur um die Kaumuskeln zu gemeinsamer Action zu veranlassen, sondern noch vielmehr, um eine zweckmässige Combination der Bewegungen verschiedener Arme im Dienste des Gesamttorganismus zu ermöglichen. Dieses Postulat, so bestimmt es künftigen Untersuchungen, wie ich meine, den Weg vorzeichnet, geht vor der Hand noch über die Beobachtungen hinaus, nicht nur über meine eigenen, sondern auch über die SEMPER's; denn der Leser hat inzwischen aus den Bezeichnungen der Nerventheile als  $n_1$ ,  $n_2$  und  $n_3$  erkannt, dass sie zur Uebereinstimmung mit denen SEMPER's gewählt wurden; und hiermit gehe ich zu dem Vergleich mit dem Nervensystem anderer Echinodermenklassen über.

Dass überall eine bilaterale Anlage der radialen Nervenstämmе zu verzeichnen, ist leicht zu erweisen. Für die Holothurien habe ich oben schon SEMPER's und GREEFF's Angaben in dieser Absicht combinirt, bei den Seesternen geht die Bilateralität aus der senkrechten Leiste hervor; für die Echinen zeigt sie theils HOFFMANN's Angabe einer Medianfurche, theils und noch klarer seine Figur 64 (VII, Taf. VIII). In diesem Radialnervenstamm von *Sphaerechinus esculentus* treffen wir in der That genau die Elemente dessen von der *Ophiactis* wieder an, eine unpaare (hier sehr starke) mittlere Commissur, jederseits eine mediale, und nach aussen folgen Massen von Ganglienzellen, welche am Ursprung eines jeden Nervenastes, die Decentralisation bekundend, sich zu einem dicken Haufen sammeln, durch geringere Zellenstränge aber sich verbinden.

Die Beziehung bei den Holothurien erkennt man sofort, wenn man SEMPER's Beschreibung durchliest und die Indices  $n_1$ ,  $n_2$  und  $n_3$  in demselben Sinne gebraucht, wie ich bei der *Ophiactis*. SEMPER's auch nicht gerade energisch hingestellter Behauptung, der Schlundring baue sich

allein aus  $n_1$  auf, kann ich mich aus den schon angegebenen Gründen nicht anschliessen.

Bei den Seesternen homologisire ich HOFFMANN'S Nervenblätter (VIII *h*; s. o.) mit  $n_1$ , die an der senkrechten Leiste sich hinaufziehende Substanz mit  $n_2$ ; für  $n_3$  ist noch kein Homologon angegeben, wiewohl es sicher zu fordern; wahrscheinlich ist diese Commissur innerhalb der Leiste eingeschlossen. Die Auffassung aber, dass das Nervencentrum eines jeden Füsschens unmittelbar daneben in  $n_1$  zu suchen, dass hier also eine sehr auffällige Decentralisation vorliege, wird sehr evident bestätigt durch ein Experiment, welches derselbe Autor in anderer Absicht anstellte. Er sagt (VIII, p. 7): »Die Nervenblätter hören beiderseits der Ambulacralrinne und am Grunde der Arme nicht auf; untersucht man nämlich an guten Querschnitten genauer, so bemerkt man, dass sie allmählig schmaler werdend umbiegen, direct in die Haut der Saugfüsschen übergehen und diese bilden. Sie sind, wie GREEFF vortrefflich bemerkt, »eigentlich nur als eine Fortsetzung oder Ausstülpung der äusseren Haut zu betrachten, in die sie sowohl durch Vermittlung der Saugfüsschen als auch an andern Stellen zwischen den Saugfüsschen direct übergehen«. Dass dies wirklich so ist, geht nicht nur aus der Structur der Saugfüsschen hervor, sondern auch aus folgendem kleinen Versuch. Reizt man den Nervenstamm an irgend einer Stelle, so ziehen sich die in der Umgebung der gereizten Stelle gelegenen Saugfüsschen zusammen. Reizt man eines der Saugfüsschen, so geschieht ganz dasselbe. Ob man den Nervenring oder die radialen Stämme reizt, bleibt sich gleich. Auf die weiter von der gereizten Stelle abgelegenen Saugfüsschen erstreckt sich die Wirkung des Reizes nicht«. Wäre HOFFMANN'S Experiment in dem Umfange giltig, wie er glaubt, nämlich in Bezug auf die gesammte Nervenmasse, so wäre dadurch die Möglichkeit, einen Seestern als einen einheitlichen Organismus sich zu denken, welcher durch Sinneseindrücke (von den Saugfüsschen etc. aus) Kenntniss von der Aussenwelt erhält und danach das Verhalten aller seiner Theile einrichtet und regelt, vollständig aufgehoben, denn es bestände nicht der geringste Rapport zwischen den Sinnesorganen und dem Ganzen; der Versuch würde die Decentralisation so weit treiben, dass der Organismus unfehlbar auseinanderfiel. Das aber beweist, dass die Beziehung, welche HOFFMANN daraus folgert, nur Giltigkeit hat für die anliegenden Nervenblätter; und darin liegt ein weiteres Argument für die Richtigkeit meiner Auffassung, welche die einzelnen Centren für die Armglieder in die Nervenblätter, bezw. die Theile  $n_1$  verlegt, für  $n_2$  und  $n_3$  dagegen verknüpfende Thätigkeiten in Anspruch nimmt.

Will man die Nervenbänder der verschiedenen Echinodermen nach



ihrer grösseren oder geringeren Complication in eine Reihe ordnen, so stellen sich Echinen und Ophiuren auf dieselbe Stufe mit plattem Nervenbände, welches die Commissuren umschliesst; bei den Seesternen ziehen sich letztere heraus und legen sich der Längsleiste an; und die Holothurien treiben diese Anordnung am weitesten, indem sich drei Blätter übereinanderlagern, nach aussen das der Einzelganglien  $n_1$ , in der Mitte die doppelte Commissur  $n_2$  und nach innen die unpaare  $n_3$ .

In Betreff der Histologie der Nerven stimmen meine Beobachtungen mutatis mutandis mit denen HOFFMANN's an Seesternen (VIII) überein, von den Stäbchenfasern abgesehen, die ich nicht fand. Nach den Figuren der älteren Arbeit von HAECKEL (VI, Taf. XI, Fig. 11 u. 12) scheint es fast, als seien seine starken Primitivröhren nur solche Stäbchenfasern gewesen. Ueberhaupt lassen die älteren Beschreibungen hier meist im Stiche. So heisst es bei VALENTIN (XXI, p. 99): »Ce qui étonne, c'est le peu de développement de la substance ganglionaire«. HOFFMANN giebt dagegen bei den Echinen einen grossen Nervenzellenreichtum an. Die Verbindung von Nervenfasern und Zellen scheint nur SEMPER bei den Holothurien und HOFFMANN bei den Asterien beobachtet zu haben; für die Echinen ist es noch keinem gelungen den Zusammenhang nachzuweisen. An ausserordentlich feinen Schnitten, in denen nur Theile des radialen Nervenstammes erhalten waren (Fig. 28), sah ich kleine, bipolare, gestreckte Zellen mit homogenem Plasma, wie es die übrigen Autoren beschreiben, und einem verhältnissmässig grossen, ziemlich blassen Kern, welcher die Zelle fast ganz ausfüllte. Die Fasern waren noch eine kurze Strecke weit zu verfolgen. Auch eine körnige Zwischensubstanz schien vorhanden. Von den Pigmenten, die fast überall beschrieben werden, war nichts wahrzunehmen; möglich, dass der Alkohol sie extrahirt hatte.

#### D. Die Tentakeln und (oder) die Sinnesorgane.

Den Namen »Ambulacralfüsschen« möchte ich für die *Ophiactis* zurückweisen, da eine locomotorische Thätigkeit schwerlich zu ihrer Aufgabe gehört; ich ziehe es vor, sie als Tentakeln zu bezeichnen. Man hat zwar nicht nach der Ausbildung, wohl aber nach der Lage zu unterscheiden

1. die oberen und unteren Mundtentakeln, *Tentaculi oris superiores et inferiores* (Fig. 14, 15, 16, 18, 23, 27 *T. s.* u. *T. i.*),

2. die paarigen Armtentakeln, *Tentaculi brachiales* (Fig. 14, 34—42 *T. br.*),



3. den endständigen, unpaaren Armentakel, *Tentaculus extremus* (Fig. 35, 36 *T. ex*).

Die Abgrenzung der ersten Categorie von der zweiten gründet sich lediglich auf das Kriterium der Richtung. Die oberen Mundtentakeln sind nach einwärts und aufwärts, die unteren nach einwärts und abwärts, die Armentakeln aber sämtlich nach auswärts und abwärts gewendet, der endständige horizontal nach auswärts (im ausgestreckten Zustande meist mit der Spitze nach abwärts).

BRONN beschreibt die Tentakeln der Ophiuren (I, p. 255) als »glatte und bei Ophiothrix warzig geschlossene Füsschen, *pedicelli*«. Richtiger ist es, wenn GEGENBAUR (II, p. 324) von einem Höckerbesatz spricht. Doch das ist besser bei den einzelnen Schichten zu erläutern. Diese stimmen mit denen überein, welche HOFFMANN u. a. bei Echinoiden und Asterien angiebt. Es folgen sich da von aussen nach innen

a, die Epithelschicht, b, die Nervenschicht, c, eine Bindegewebslage, d, die Muskelfasern, e, eine homogene Membran, f, das innere Epithel.

Die Epithelschicht hat mit der der Echinen das gemeinsam, dass sie nicht den ganzen Tentakel gleichmässig überzieht, sondern sich auf einzelne im ausgestreckten Zustande weiter voneinander entfernte, im contrahirten einander nahe gerückte Ringe beschränkt, während sie am blindgeschlossenen Ende einen dichten Knopf bildet (Fig. 38, 39). Die Ringe bleiben nur selten continuirlich, sie trennen sich entweder nur in Mondsicheln, wie an den Mundtentakeln, oder in einzelne Papillen, wie besonders an den äussersten Armgliedern. Die Tentakelhaut zwischen den Ringen muss sich mit einer einfachen Cuticula begnügen, die also hier wieder als einziger Vertreter der Epidermis dasteht. Die Epithelzellen im Knopfe und in den Papillen sind lang-cylindrisch, wie es scheint oftmals geschichtet.

Unter dem Epithel und der Cuticula folgt die Nervenschicht. Sie lässt sich nur an dem oberen, dem Ursprungsende der Tentakeln deutlich erkennen. Der Nerv umspannt hier den Tentakel ringsherum als ein an der Innenseite weit beträchtlicheres Polster. Ganglienzellen wie Nervenfasern bilden es.

HOFFMANN trennt die Bindegewebschicht in eine transversale und eine longitudinale Lage (VII, p. 74, 84; VIII, p. 49). Bei den Echinen liegt über ihnen noch eine Pigmenthaut, von der ich nichts erkannte. Die Trennung der Bindegewebschicht ist gewiss sehr unwesentlich, da bei den Seesternen die longitudinale, bei Echinen und Spatangen aber die transversale Lage die äussere sein soll. Ich sah besonders transversale, ausserordentlich zarte und feine, dicht gedrängte Bindegewebs-

fasern, schwer wahrnehmbar. Diese circulären Fasern sind wahrscheinlich von älteren Forschern, TIEDEMANN u. a. (XIX, p. 25) für eine Ringmuskelschicht gehalten, welche die neueren, wie HOFFMANN (l. c.), SEMPER (XVII, p. 159) völlig leugnen. Ich schliesse mich ihnen an, denn ich sah nur longitudinale Muskelfasern, und zwar, wie nach HOFFMANN bei den locomotorischen Füsschen der Spatangen, in einfacher Lage. Die Elemente sind sehr fein und scheinen die ganze Länge eines Tentakels zu durchmessen; Dichotomieen kamen vor, ja ich glaubte netzartige Verschmelzungen zu bemerken.

Die innere (homogene) Bindegewebsmembran ist schwer nachzuweisen. Das ihr aufliegende innere, ohne Zweifel wimpernde Epithel theilt die Eigenthümlichkeit des äusseren, nicht die ganze innere Oberfläche auszukleiden. Es beschränkt sich ebenfalls auf einzelne Ringe, die hier geschlossen bleiben und bei contrahirtem Tentakel sich verkürzen (Fig. 39). Die Zellen sind kürzer als aussen.

Den Inhalt bilden endlich die braunen Körperchen oder Wanderzellen, deren Bekanntschaft wir im Wassergefäss machten; sie erfüllen bald den Tentakel sehr dicht, bald fehlen sie, bald ist nur ein mässiger Erguss vorhanden, dessen einzelne Zellen durch geronnene Plasmafäden suspendirt sind.

Wie schon angedeutet, unterscheiden sich die Mundtentakeln in nichts von den Armtentakeln, als dadurch, dass sie den geringsten Papillenerfall ihres Epithels wahrnehmen lassen. Dieses nimmt, je mehr wir uns der Armspitze nähern, um so mehr zu, bis die Tentakeln die typische Form der Fig. 38 erreichen. Die gleiche Gestalt hat auch der endständige unpaare Tentakel, daraus uns kein Recht erwächst, ihn den übrigen als Fühler *καὶ ἐξοχήν* gegenüberzustellen, wie das bei den Asterien nach den Arbeiten von WILSON, GREEFF (IV, p. 4) und HOFFMANN (VIII, p. 9) geschehen muss.

Die äussere Gestalt der Tentakeln lässt sich mit der Füsschenform der übrigen Echinodermen nicht gut vergleichen, ausser etwa mit der der Crinoiden. Das Fehlen der Saugscheibe und der Papillenerfall des Epithels ergeben Unterschiede von allen anderen Ambulacralfüsschen. Die Form aber ermächtigt uns, sogleich auf die Function einen Schluss zu machen und die locomotorische Thätigkeit aus dem Register der specifischen Leistungen der Tentakeln zu streichen. HOFFMANN hat bei Echinen und Spatangen ganz ähnliche Consequenzen gezogen. Bei letzteren, die mehr oder weniger auf flachem Meeresgrund ihr Dasein führen, überträgt er wegen der Abwesenheit der Saugnäpfe an den Füsschen die Ortsbewegung fast allein den Stacheln (VII, p. 82); bei den Echinen sollen die Stacheln die gleiche Bewegung am Boden vermitteln,



die Saugscheiben der Füßchen aber befähigen die Thiere an steilen Wänden emporzuklettern. Die Lebensweise der *Ophiactis*, zwischen Wurmröhren und Kalkskeleten umherzukriechen, macht zu hauptsächlichsten Trägern der Locomotion sowohl die Intervertebralmuskeln, wie die Stacheln mit ihren conischen Muskelchen. Die Biegung eines oder zweier Arme bei aufgestützten Armspitzen wird allein schon hinreichen, das Thier bei grösserem Spielraum erheblich vorwärts zu treiben; noch dienlicher aber ist jedenfalls bei den engen Pässen, durch welche es meist sich hindurchwindet, das Aufrichten und Abspreizen der Stacheln, die seitlich sich an die Wand anstemmen und so das Thier, wenn auch langsam, fördern. Die Hülfe der zarten Tentakeln bei diesem Geschäft scheint mir nicht nur überflüssig, sondern in hohem Grade unthunlich.

Es bleiben daher für die Tentakeln nur noch zwei Functionen, nämlich Respiration und Perception; und beide, glaube ich, sind an einem und demselben Gebilde mehr oder weniger räumlich geschieden. HOFFMANN hat an den Ambulacralfüßchen der Echiniden gezeigt, dass sie auch ohne die Mitwirkung der Ambulacrallampullen sich erigiren können. Es geschieht dies ohne Zweifel durch partielle Contractionen der Muskelfasern in je einem Ringe, welche, von dem Fussende gegen die Spitze fortschreitend, das flüssige Contentum in diese hineinpressen und dadurch die Verlängerung des gesammten Füßchens erreichen. Gerade so vermuthlich beim *Ophiactis*-Tentakel. Ist der aber erigirt, so werden die nun verbreiterten epithellosen Stellen einem endosmotischen Strome zum Zwecke der Athmung vorzüglich durchgängig sein.

Um die Papillen und den Endknopf als Sinnesorgane zu deuten, ziehe ich die Tastpapillen heran, welche SEMPER von der Haut der Synaptiden beschreibt (XVII, p. 153). Aus einem kleinen Ganglion unter der Haut strahlen dort Nervenfasern aus, die sich mit hervorstechend dunkeln Epithelzellen verbinden. Es leuchtet ein, dass bei den Tentakeln der *Ophiactis* sehr analoge Verhältnisse vorliegen.

Von weiteren Sinnesapparaten; den BAUR'schen Ohren oder den Augen der Seesterne, habe ich bei der *Ophiactis* nichts wahrgenommen.

Naumburg a. S., den 23. Juni 1876.



## Citirte Schriften.

- I. BRONN, Classen und Ordnungen des Thierreichs. II.
- II. GEGENBAUR, Grundzüge der vergl. Anatomie. II. Aufl.
- III. GRABER, Beitrag zur Histologie der Stachelhäuter. Jahresber. des Gymnasiums zu Graz vom Jahre 1872.
- IV. GREEFF, Ueber den Bau der Echinodermen. Erste Mittheilung. Sitzungsber. der Gesellsch. zur Beförderung d. gesammten Naturwissensch. zu Marburg. Nov. 1871. Nr. 8.
- V. » Dritte Mittheilung. Ebenda. Nov. u. Dec. 1872. Nr. 11.
- VI. HAECKEL, Ueber die Augen u. Nerven der Seesterne. Diese Zeitschr. Bd. X. 1860. p. 183—189.
- VII. HOFFMANN, Zur Anatomie d. Echinin u. Spatangen. Haarlem u. Leipz. 1871.
- VIII. » Zur Anatomie der Asteriden. Leipzig 1872.
- IX. KOWALEWSKY, Sitzungsber. d. zoolog. Abtheil. der III. Versamml. russischer Naturf. in Kiew. Diese Zeitschr. Bd. XXII. 1872. p. 283.
- X. KROHN, Nervensystem der Echinodermen. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1844.
- XI. LEYDIG, Lehrbuch der Histologie.
- XII. » Kleinere Mittheilungen zur thierischen Gewebelehre. Archiv für Anat. u. Physiol. 1854.
- XIII. M. CHR. LÜTKEN, Description de quelques Ophiurides nouveaux ou peu connus avec quelques remarques sur la division spontanée chez les Rayonnés. Aftryk af Oversigt over d. K. D. V. Selsk. Forhandl. O. S. V. Nr. 2. 1872.
- XIV. J. MÜLLER, Ueber den Bau der Echinodermen. Abh. d. Berl. Akad. 1853.
- XV. » Anatomische Studien über die Echinodermen. Archiv f. Anat. u. Physiol. 1850.
- XVI. QUATREFAGES, Mémoire sur la Synapte de Duvernoy. Ann. des sc. nat. II. XVII. 1842.
- XVII. SEMPER, Reisen im Archipel der Philippinen. Tom. I. Leipzig 1868.
- XVIII. v. SIEBOLD und STANNIUS. Vergl. Anat.
- XIX. FR. TIEDEMANN, Anatomie der Röhrenholothurie, des pomeranzfarbenen Seesternes und des Stein-Seeigels.
- XX. W. THOMSON, On the embryogeny of Antedon rosaceus. Phil. Trans. 1865. II.
- XXI. G. VALENTIN, Anatomie du Genre Echinus, 1844 (AGASSIZ, Anatomie des Echinodermes).

---

## Erklärung der Abbildungen.

Die mikroskopischen Bilder sind nach einem GUNDLACH'schen Instrument, sämmtlich beim Ocular I, entworfen. Die römische Ziffer direct hinter der Nummer bedeutet das Objectiv, welches bei der Zeichnung benutzt wurde. Die unechten Brüche mit dem Nenner 4 an derselben Stelle geben die directen Vergrößerungen an.

Die folgenden Abkürzungen sind sämtlichen Figuren, bei denen sie vorkommen, gemeinsam. Wo ihnen ein † angefügt ist, bedeuten sie die junge, regenerirte Anlage derselben Organe.

## I. Skelet.

*Vr*, Wirbel,

*L. br. d.*, Armrückenplatte,

*L. br. v.*, Armbauchplatte,

*L. br. l.*, Armseitenplatte,

*Sp*, Stachel,

*Sg*, Schüppchen,

*An. o.*, Mundeckstück,

*L. d. d.*, Scheibenrückenplatte,

*L. d. v.*, Scheibenbauchplatte,

*Pr*, Peristomialplatte,

*J. o.*, Mundschild,

*T. ab*, aborale }  
*T. ad*, adorale } Deckplatte des Mundeckstückes,

*Tr*, Torus angularis,

*T. tr*, Deckplatte des Torus,

*D*, Zahn (hier ist ein Versehen vorgefallen in Fig. 40 u. 29, wo *D* eine andere Bedeutung hat),

*O. g.*, Genitalspange.

## II. Bänder.

*Lig*, Ligament.

## III. Muskeln.

*M. iv*, *Musc. intervertebralis*,

*M. sp*, *Musc. spinalis*,

*M. ab*, *Musc. interradians aboralis*,

*M. r. s*, *Musc. radialis superior*,

*M. r. i*, *Musc. radialis inferior*,

*M. ad. i*, *Musc. interradians adoralis inferior*,

*M. ad. s*, *Musc. interradians adoralis superior*.

## IV. Magen.

*Vn*, Magen.

## V. Röhrenförmige Organe.

*V. an*, Wassergefäßring,

*V. c*, Wassergefäß der Leibeshöhle,

*V. as*, aufsteigender }  
*V. h*, horizontaler } Theil des Armwassergefäßstammes,

*V. t*, Tentakelwassergefäß,

*V. o*, Wassergefäß der Mundtentakeln,

*V. o. s*, davon abgezwigter Ast zum oberen Mundtentakel,

*Vs. P*, Poli'sche Blase,

*D. o*, Steincanal,

*Sg. m*, *Vas sanguiferum brachiale medium*,

*Sg. l*, *Vas sanguiferum brachiale laterale*,

*Sg. an*, *Vas sanguiferum anulare*.

*C*, Herz (ausser in Fig. 40, 29 und 30),

*N. an*, Nervenring,

*N. h*, horizontaler

*N. as*, aufsteigender } Theil des brachialen Nervenbandes,

*n*<sub>1</sub>, Fasermasse der Ganglien der einzelnen Armglieder, bezw. der schwachen Verbindungsbrücken,

*n*<sub>2</sub>, laterale (paarige)

*n*<sub>3</sub>, mittlere (unpaare) } Commissur des brachialen Nervenbandes,

*T. s*, oberer Mundtentakel,

*T. i*, unterer Mundtentakel,

*T. br*, Armtentakel,

*T. ex*, unpaarer Tentakel der Armspitze.

#### Tafel XXXI.

Fig. 1. 44/4. Ausgewachsenes Exemplar der *Ophiactis virens* Sars, von oben.

Fig. 2. 44/4. Eine Körperhälfte kurz nach der Theilung.

Fig. 3. 47/4. Eine gleiche, längere Zeit nach der Theilung; die beiden äusseren jungen Arme sind als massive Höcker sichtbar.

Fig. 4. 47/4. Eine gleiche, wo zwischen den beiden äusseren jungen Armen auch der dritte mittlere als Höcker hervorgetreten ist.

Fig. 5. 47/4. Regeneration etwas weiter vorgeschritten als in Fig. 4.

Fig. 6—13 sind nach dem Objectiv II gezeichnet, aber ihre Grössenverhältnisse willkürlich behandelt.

Fig. 6. Isolirte Armabdomenplatten von unten.

Fig. 7. Armrückenplatte mit dazu gehörigen Seitenplatten und Wirbel, von einander gelöst, von oben.

Fig. 8. Armseitenplatte.

Fig. 9. Durch Soda isolirter Stachel.

Fig. 10. *b*, vordere untere, *c*, hintere untere Wirbelfortsätze.

*A*, Armwirbel von unten, *d*, das Loch, in welches die gemeinsame Wurzel beider Tentakelwassergefässe eintritt, *e*, deren Austrittsöffnungen.

*B*, Armwirbel von oben. *a*, vordere obere Verbindungsstellen zu den Seiten- und Rückenplatten.

*C*, Armwirbel von vorn.

*D*, Armwirbel aus der Scheibe (ohne Verbindung mit der Rückenhaut) von der hinteren, aboralen Seite.

Fig. 11. Die isolirten Hautplatten eines Armbeginnes von unten.

Fig. 12. Ein Mundeckstück von oben.

Fig. 13. Der Kauapparat mit den Wassergefässen von oben (innen), nach Wegnahme des Scheibenrückens und Magens und geringem Kochen in Soda. Von den Wassergefässen der Bauchhöhle (v. c.) sind nur die wenigsten erhalten.

#### Tafel XXXII.

Fig. 14. IV. Horizontalschnitt aus einem Thiere, das etwa mit dem in Fig. 2 dargestellten im Aeusseren übereinstimmt. Der Schnitt ist einer der ersten von unten und hat eben erst die brachialen Nervenstämmе gefasst.

Fig. 15. IV. Horizontalschnitt aus demselben Thiere; er liegt viel höher als der vorige und fällt in die Ebene des Wassergefässringes.



Fig. 16. V. Horizontalschnitt aus der mittleren Höhe der aufsteigenden Theile der brachialen Nerven- und Wassergefässstämme.

Fig. 17. IV. Verticalschnitt durch den Scheibenrand, wo er in einen Arm übergeht, parallel der Armrichtung, aber ziemlich am Rande des Armes, so dass er die Bänder, welche von den vorderen Wirbeln jederseits zum Scheibenrücken ziehen und eine Tasche für eine kleinere radiale Magenausbuchtung bilden, auf der einen Seite getroffen hat.

Fig. 18. IV. Verticalschnitt durch einen Armbeginn, median durch den Arm.

Fig. 19. IV. Interradialer Verticalschnitt durch eine Zahncolumne.

Fig. 20. IV. Verticalschnitt durch einen Armbeginn, senkrecht zur Längsrichtung des Armes, zwischen dem aufsteigenden Theile des Wasser- und Nervenstammes. Die linke Seite gehört einer regenerirten Hälfte an.

Fig. 21. VI. Die Mitte des unteren Theiles eines dem vorigen gleichen Schnitts.

Fig. 22. VI. Schnitt durch ein Stachelende.

#### Tafel XXXIII.

Fig. 23. V. Medianer Verticalschnitt durch einen Armbeginn.

Fig. 24. IV. Radiärer Verticalschnitt durch einen Interbrachialraum mit Madreporenplatte und Steincanal.

Fig. 25. V. Madreporenplatte mit Ausführungsgang. Verticalschnitt.

Fig. 26. IV. Verticalschnitt durch eine Madreporenplatte und ihre Poli'sche Blase, das Verhältniss des Mesenteriums demonstrirend.

Fig. 27. V. Verticalschnitt durch einen Armbeginn und den danebenliegenden Interbrachialraum mit Madreporenplatte und Steincanal, senkrecht zur Längsachse des Armes.

Fig. 28. VI. Horizontalschnitt durch den Anfang eines brachialen Nervenbandes.

Fig. 29. VI. *A—C*, Längs-, *D, E*, Querschnitte durch das Wassergefässsystem. *A, B*, je ein Sphincter aus einem Arm unter einem Zwischenwirbelgelenk, in *B* die Muskelfasern von der Hüllhaut losgelöst. *C* zeigt die länglichen, platten Endothelzellen. *D* dasselbe. *E* hat, als junges Gefäss, noch cubisches Epithel.

Fig. 30. Muskelfasern aus Zwischenwirbelmuskeln. *A*, die fibrillären Enden. *B*, feine Strichelung an der Bruchfläche. *C*, Sarcolemm.

#### Tafel XXXIV.

Fig. 31. VI. Längsverticalschnitt durch die Scheibenrückenhaut und die anhaftende Magenwand. Der Wulst in der Mitte entspricht einer Theilungslinie.

Fig. 32. IV. Verticaler Längsschnitt, median durch einen Arm, rechts adoral.

Fig. 33. IV. Verticaler Längsschnitt durch einen Arm, mehr seitlich. Richtung dieselbe.

Fig. 34—37. IV. Schnitte durch Armenden.

Fig. 34. Horizontal, unterhalb der Mitte.

Fig. 35. Vertical und seitlich.

Fig. 36. Horizontal durch die mittlere Höhe.

Fig. 37. Horizontal sehr tief, durch die Bauchhaut.

Fig. 38. V. Einer der äussersten paarigen Armentakeln, plastisch.

#### Tafel XXXV.

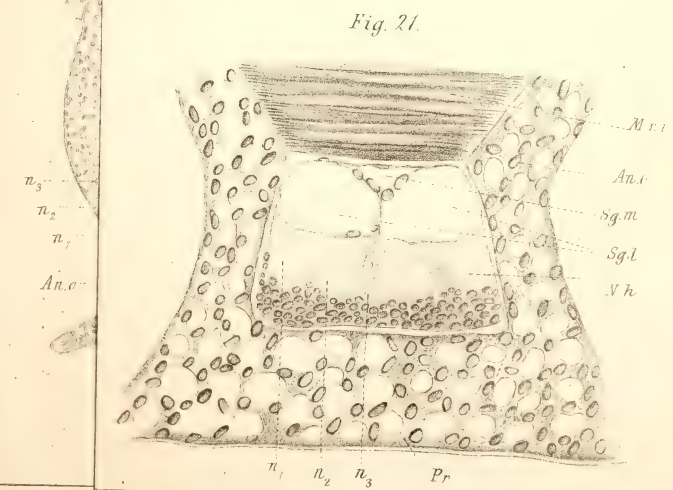
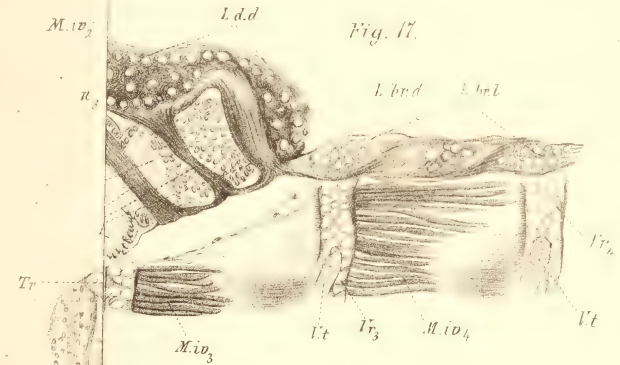
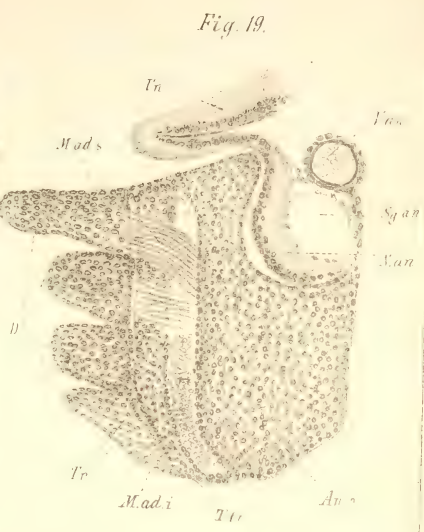
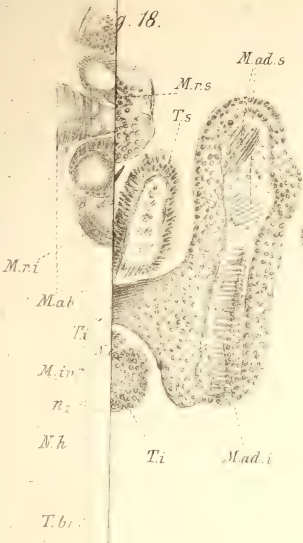
Fig. 39. V. Verticalschnitt durch einen Arm, senkrecht zur Längsachse.

Fig. 40. V. Ebenso, die Wurzel der Tentakelwassergefässe fassend.

















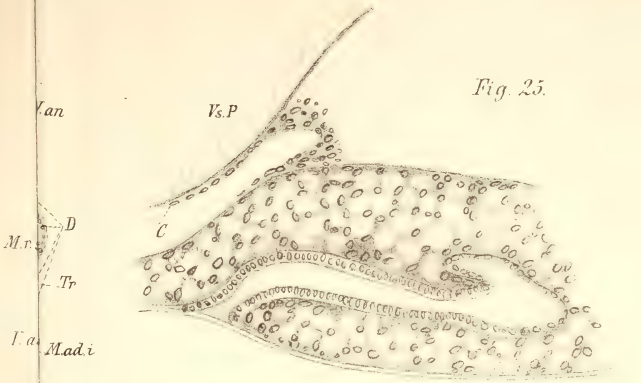
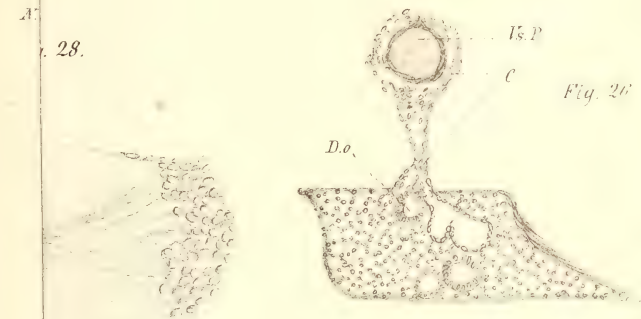


Fig. 25.



28.

Fig. 26

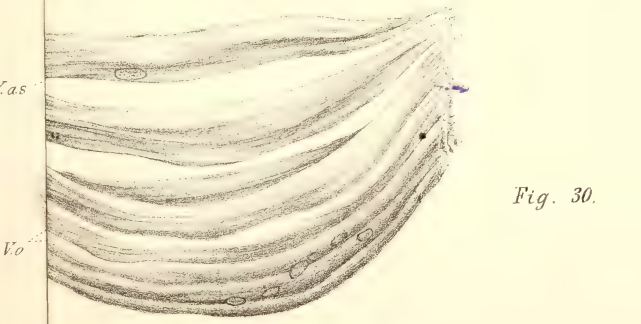
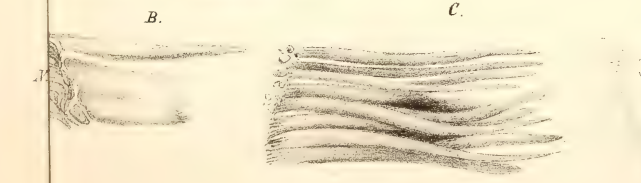
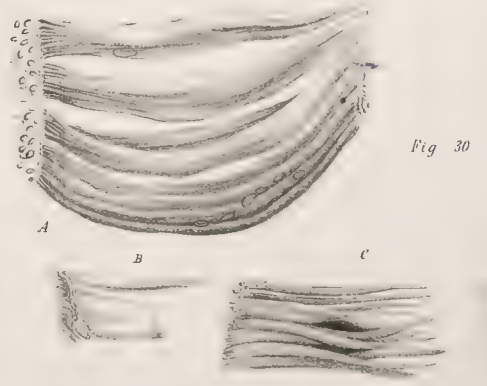
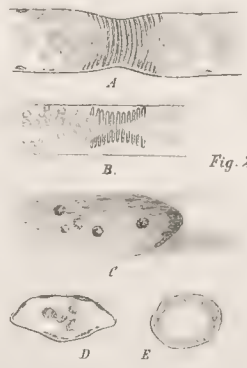
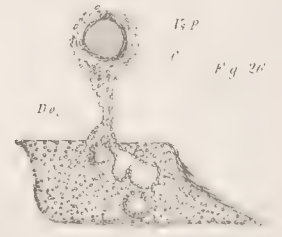
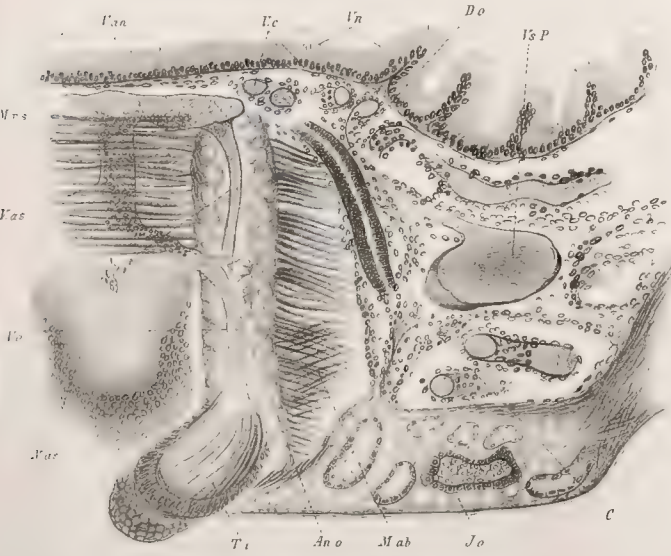
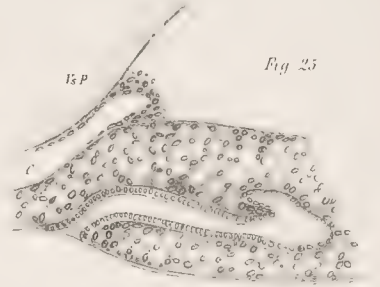
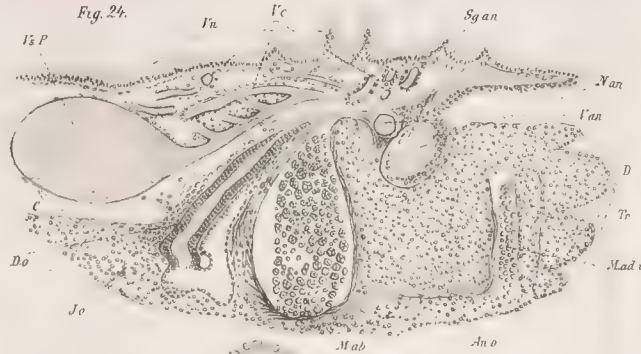
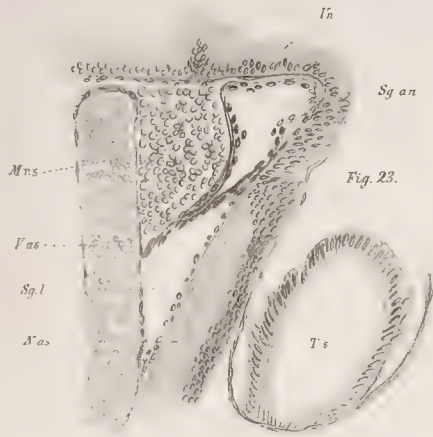


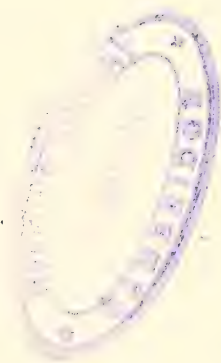
Fig. 30.

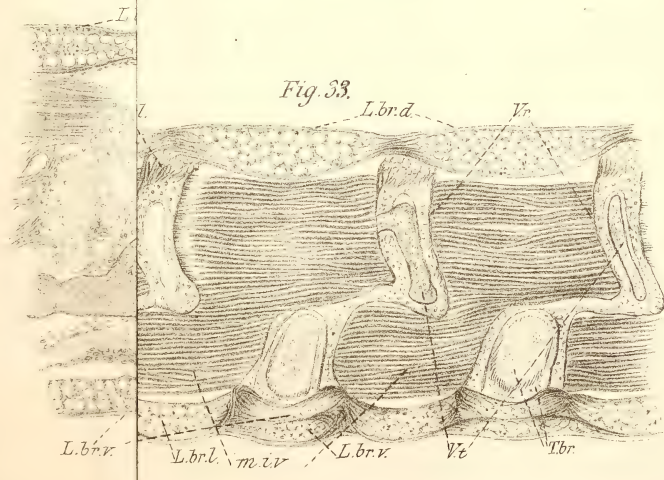
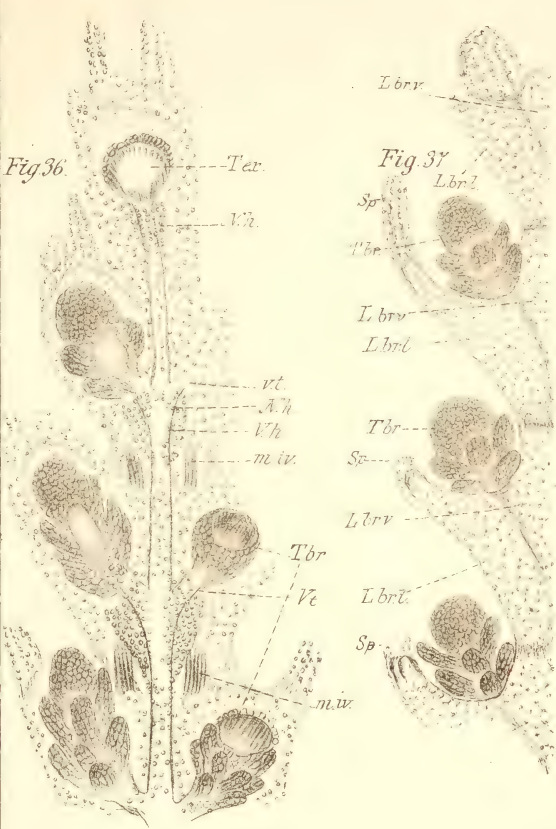






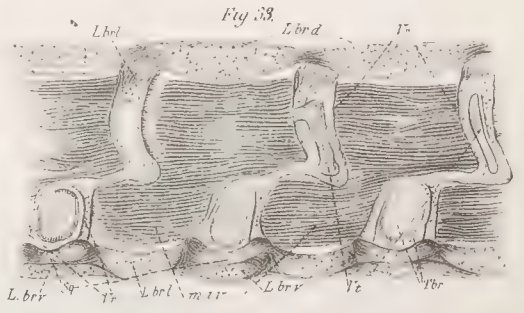
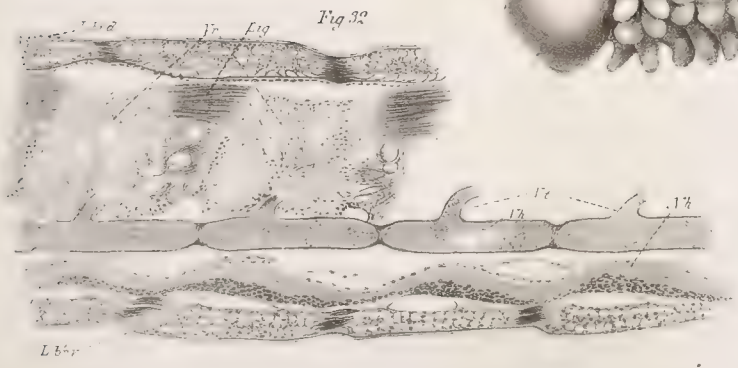
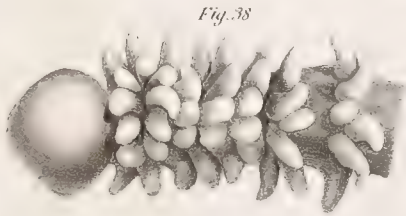
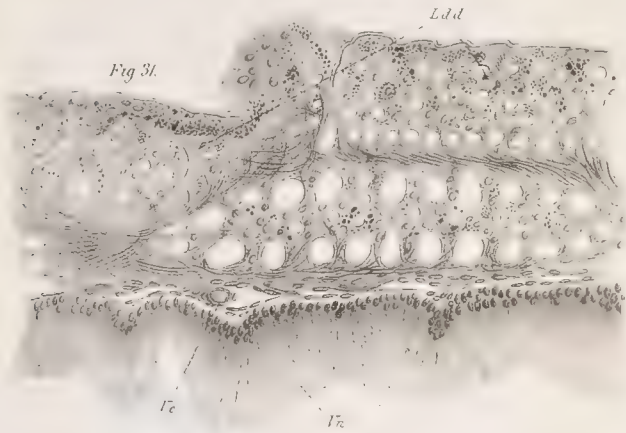






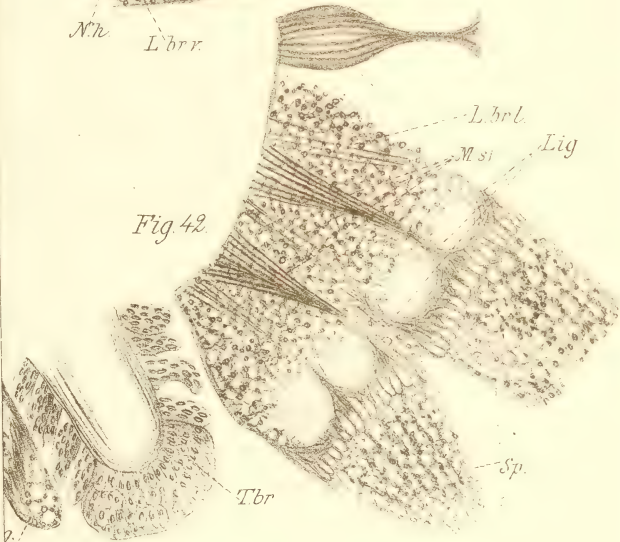
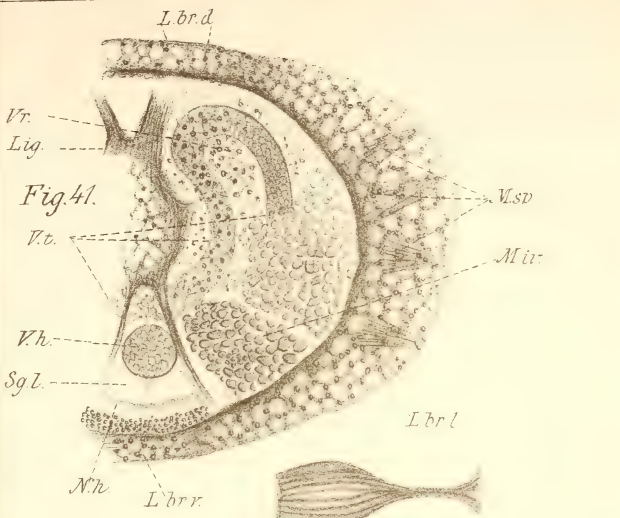














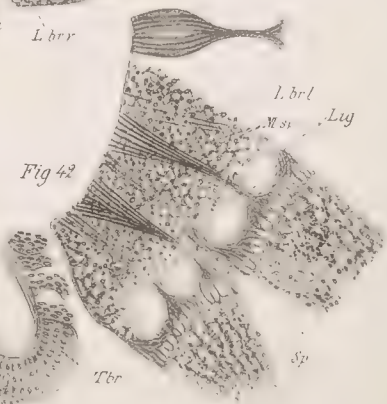
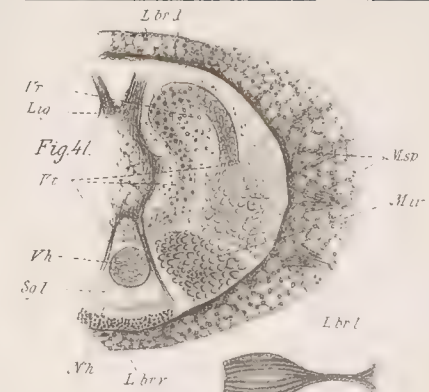






Fig. 44. IV. Armschnitt, der, senkrecht zur Achse, ein wenig von vorn und oben nach hinten und unten sich neigt, mit der Schleife des rechten Tentakelwassergefässes.

Fig. 42. V. Aus einem Verticalschnitt durch einen Arm, senkrecht zur Achse, die rechte Lateralplatte und ihre Stachelmuskeln, von denen der oberste contrahirt, die übrigen in Ruhe.

Fig. 43. VI. Verticalschnitt durch eine ziemlich entwickelte Geschlechtsdrüse; rechts das adorale, links das aborale Ende (an der Genitalspalte).

Fig. 44. V. Horizontalschnitt durch die mediale Madreporenplatte einer Körperhälfte, jünger als

Fig. 45. V. Horizontalschnitt durch die laterale, äussere, ältere Madreporenplatte desselben Thieres.

Fig. 46. V. Horizontalschnitt durch Herz und Steincanal einer regenerirten Körperhälfte.

Fig. 47. V. Verticalschnitt durch eine sehr alte laterale, äussere Madreporenplatte und den Anfang eines regenerirten Armes.

---

## Zur Entwicklungsgeschichte von *Sycandra*.

Von

Franz Eilhard Schulze.

Eine jüngst erschienene <sup>1)</sup> werthvolle Arbeit von CH. BARROIS, »sur l'embryogenie de quelques éponges de la Manche«, bringt neben anderen wichtigen Mittheilungen auch die Beschreibung der Entwicklung eines Kalkschwammes, *Sycandra compressa* Haeckel, welche mit der von mir im vorigen Jahre gegebenen Darstellung <sup>2)</sup> der Ontogenie von *Sycandra raphanus* Haeckel in solcher Uebereinstimmung steht, dass es eigentlich nur ein wichtiger Punct, nämlich die zeitliche Reihenfolge einiger Entwicklungsstadien ist, worin BARROIS' Untersuchungsergebnisse von den meinigen abweichen.

Da ich nun durch weitere eigene, im Frühling und Sommer dieses Jahres 1876 angestellte Untersuchungen schon vor der Lectüre von BARROIS' Aufsatz auch in jenem Puncte zu einer mit dessen Angaben übereinstimmenden Anschauung gelangt war, so will ich nicht säumen, meine frühere Darstellung hier jetzt selbst zu corrigiren und die dadurch hergestellte weitere Uebereinstimmung unserer beiderseitigen Beobachtungen zu constatiren.

Während ich nämlich früher annahm, dass jene halbkuglig gestaltete Larvenform, welche von mir in Fig. 17 meiner Tafel XX, von BARROIS in seiner Fig. 7 der Tafel 12 übereinstimmend dargestellt und nach HAECKEL'S Nomenclatur als *Amphiblastula* zu bezeichnen ist, durch Wachsthum der dunkelkörnigen (Entoderm) Zellen und durch Entwicklung von Geisseln auf den schmalen hellen (Ectoderm) Zellen der convexen Seite zu der längst bekannten freischwimmenden eiförmigen Larve sich entwickle und diese dann durch Einstülpung des dunkelkörnigen Zellenlagers zu der wahren *Gastrula* sich umbilde, habe ich mich später davon überzeugt, dass, wie es jetzt auch BARROIS angiebt,

1) *Annales des sciences natur. Zoologie*. VI. série. Tome 3.

2) Diese Zeitschrift Bd. XXV. Supplement.



aus jener Amphiblastula (Fig. 17, Taf. XX meines Aufsatzes) zunächst durch Einstülpung des dunkelkörnigen (Entoderm) Zellenlagers sogleich die Gastrula (Fig. 23 u. 24 der Taf. XXI, und Fig. 3 der Taf. XIX meiner Abhandlung) und aus dieser dann erst durch gewaltiges Auswachsen und Wiedernachaussendringen der dunkelkörnigen Zellen die oft beschriebene freie eiförmige Larve (Fig. 19—22 meiner Arbeit) entsteht.

Leider ist es mir auch in diesem Jahre ebensowenig wie BARROIS gelungen, den Act des Festsetzens und die eigentliche Metamorphose der Sycandralarve zum fertigen Schwamm direct zu beobachten.

Graz.

---

# Die Organisation des Arthropodengehirns.

Von

M. J. Dietl.

(Aus dem physiologischen Institute zu Innsbruck.)

---

Mit Tafel XXXVI—XXXVIII.

---

Die Studien, deren Resultate ich hier vorlege, wurden eigentlich im Dienste der Experimentalphysiologie unternommen.

Vor etwa zwanzig Jahren hatten zwei französische Forscher, YERSIN und FAIVRE, an Insecten interessante Versuche angestellt über den Effect der Verletzung bestimmter Partien der Nervencentren. Von diesen Untersuchungen verdient besonders die Arbeit FAIVRE'S<sup>1)</sup> um ihrer Präcision willen volle Beachtung. FAIVRE hat an Schwimmkäfern (*Dytiscus* lat.) sowohl das Oberschlundganglion wie das Unterschlundganglion entweder ganz oder theilweise exstirpirt, und definirt aus den Erfolgen die Beziehungen jener zu den psychischen Functionen. Aus der Reihe dieser Experimente vermag nun wieder eine Gruppe die Aufmerksamkeit des Physiologen besonders zu fesseln, ich meine jene, bei welcher durch einseitige Verletzung des Ober- oder Unterschlundganglions, sowie bei Durchtrennung der sie verbindenden Commissuren Coordinationsanomalien auftreten, die in den sogenannten Manègebewegungen im Sinne der unverletzten Seite ihren bestimmten Ausdruck finden. Ich hatte, ohne von den französischen Arbeiten Kenntniss zu haben, speciell derartige Versuche angestellt und zwar mit gleichem Erfolge bei allen Classen der Gliederthiere<sup>2)</sup>.

1) Annales des Scienc. nat. — Zool. T. 8. 1857.

2) Mitgetheilt in den Berichten des naturw. medicin. Vereins Innsbruck 1875, als Vortrag über Coordinationsanomalien symmetrischer Körperbewegungen.

Bei der Unklarheit, in der noch immer die Erklärungen solcher Drehbewegungen befangen sind, wie sie eben in Folge der Verletzung gewisser Hirnpartien auftreten, erscheinen nun vergleichende Untersuchungen an wirbellosen Thieren durchaus wünschenswerth; aber sie erfordern ihrerseits zugleich eine entsprechende anatomische Basis, die uns die vergleichende Anatomie bis jetzt noch nicht geliefert hat. Die allermeisten Beschreibungen des Centralnervensystems wirbelloser Thiere, besonders des Gehirns derselben, beschränken sich auf eine äussere Morphologie; über die innere Organisation sind die Angaben überaus spärlich; »die Studien über das Gehirn der Arthropoden nach dieser Richtung hin,« sagt LEYDIG, »haben noch kaum begonnen« und »es eröffnet sich ihnen hier ein weites unbebautes Feld«<sup>1)</sup>.

Selbst an den wenigen vorliegenden Beschreibungen der bestdurchforschten Objecte sind aber noch mannigfache Ergänzungen und Berichtigungen anzubringen, wie aus den vor Kurzem erschienenen Studien RABL-RÜCKHARD'S über Insectenhirne<sup>2)</sup> hervorgehen dürfte. Die Misserfolge, von denen die Arbeiten auf diesem Gebiete begleitet wurden, scheinen mir aber vornehmlich in der Untersuchungsmethode begründet zu sein. Die Objecte, zu klein für directe makroskopische Inspection ihres Innern, wurden zumeist mit Reagentien behandelt, deren Schlusseffect eine Aufhellung der Gewebe bildete und nun suchte man mit Hülfe des Mikroskops sie zu durchdringen, durch Betrachtung von verschiedenen Seiten und vermittelt methodischen Drucks die Organisation aufzuschliessen; dass auf diese Weise viele Verhältnisse verborgen bleiben konnten, andere von den natürlichen sich entfernen mussten, erscheint unausweichlich.

Muss nicht auch hier eine Methode am Platze sein, die bei der Erforschung des Centralnervensystems der Wirbelthiere so reiche Ergebnisse zu Tage gefördert hat? Ich dachte demnach durch systematisch angelegte Durchschnittspräparate einen Einblick in den inneren Bau der Nervencentren bei Evertebraten zu erlangen; je weiter aber die Studien gediehen, um so mehr verringerte sich die Aussicht auf die Erreichung meines eigentlichen Zweckes, der Aufstellung eines verwendbaren Schemas über den Ursprung und Verlauf der Nervenfasern im Gehirn der Arthropoden, und zwar darum, weil mir eben durch diese Methode ein so complicirter Bau des Gehirns erschlossen ward, dass ich wohl sagen darf, es sei vorläufig noch ebenso schwierig, die gegenseitige Lage der nervösen Elemente im Gehirn der Evertebraten zu definieren, wie bei den Vertebraten.

1) LEYDIG, Vom Bau des thierischen Körpers. 4. Bd. 4. Hälfte, 1864. p. 232, 238.

2) Archiv für Anatomie u. Physiologie, 1875. p. 480.



Wenn ich nun die Ergebnisse meiner Arbeit zur Publication bringe, so geschieht es vornehmlich aus dem Grunde, die Fachgelehrten auf ein Gebiet aufmerksam zu machen, wo der Forschung gewiss wesentliche Errungenschaften gesichert sind, so dass die vergleichende Anatomie wieder manchen neuen Anhaltspunct zu gewinnen vermag. Meine eigene Arbeit mag entsprechend ihrer ursprünglichen Intention immerhin ein Versuch bleiben, von dem ich lediglich wünsche, dass er in Bezug auf den Gegenstand selbst zu einer Anregung für die weitere Verfolgung desselben sich gestalte.

Die vorliegenden Untersuchungen über die Organisation des Arthropodenhirns beziehen sich auf folgende Species: *Apis mellifica*, *Acheta (Gryllus) campestris*, *Gryllotalpa vulgaris*, *Carabus viol.* und *Astacus fluviatilis*.

Bevor ich an die Einzelbeschreibung gehe, will ich die Untersuchungsmethode schildern. Es wurde durchgehends vom lebenden Thier der Kopf oder der ihm entsprechende Körpertheil getrennt, das Gehirn frisch herauspräparirt, durch einige Stunden in  $\frac{1}{4}$ — $\frac{1}{8}$  proc. Ueberosmiumsäure gelegt, dann in eine Wachs-Oelmischung eingeschlossen und nun in bestimmten Richtungen systematische Durchschnitte angefertigt, welche, direct auf den Objectträger in Glycerin übertragen, zum sofortigen Studium geeignet waren.

Einigen dieser Technicismen möchte ich gern einen kleinen Commentar widmen. Was vorerst die Herausnahme des Hirns anbelangt, so erscheint es für die in Rede stehende Behandlungsweise unumgänglich nothwendig, dass selbes wirklich im frischen Zustande in die Erhärtungsflüssigkeit gelange, resp. am gerathensten, es aus dem lebendigen Thiere zu präpariren. Ich verfähre dabei folgendermassen: ich löse erst die der Stirn entsprechende Chitindecke ab, bei breitköpfigen Thieren kann man gleich eine breite Partie auf das Messer nehmen, bei gekielter Stirn (*Gryllotalpa*) trage man erst den Kiel ab, dann die seitlichen Partien; man legt dadurch das Innere des Kopfes nach und nach bloß, indem man die Chitindecken bis zu den Netzaugen abträgt. Jetzt befestige ich den Kopf mittelst einer feinen Nadel (am besten durch die Mundtheile gestochen) auf einer in einer Glasdose angekitteten Korkplatte und bringe ihn unter Wasser. Darauf wird mit Pincette, spitzem Scalpell und kleiner Scheere die Isolirung des Gehirns besorgt, generaliter am besten folgendermassen: man entfernt die deckenden Tracheenpartien, bringt die Hirnoberfläche mit dem opticus zur Anschauung und löst von den Netzaugen die nervöse Partie ab, dann löst man das Gehirn auch rückwärts und überzeugt sich durch leichtes

Vorwärtsdrängen, dass es hier flott sei; nun kann man mit der Scheere von vorn unter dasselbe gehen, die Commissuren, resp. Hirnschenkel trennen und es dann allmähig herausheben. Jede Verletzung des Neurilemms, ferner ein zu kurzes Abtrennen der grösseren vom Ganglion entspringenden Nerven muss sorgfältig vermieden werden, weil unter dem Einfluss der Osmiumsäure die weiche Hirnmasse durch derartige Oeffnungen herausgepresst und das ganze Bild vollständig verzerrt wird. Ist das Hirn in der Osmiumlösung entsprechend gehärtet, was bei der angegebenen Concentration in 3—4 Stunden der Fall ist, so giebt man es in etwas Alkohol, um es sofort einzubetten. Die Einbettungsmasse mische man so, dass sie der Consistenz des Objectes entspreche: zu harte Masse erschwert die Schnittführung ungemein. Um die Objecte bequem in eine beliebige Richtung zu bringen, verfare ich wie folgt: die Hülse, welche das flüssige Wachs aufnimmt, wird erst theilweis gefüllt und nun so lange gewartet, bis dasselbe an der Oberfläche beinahe zu erstarren beginnt, nun wird das an Filtrirpapier durch Antupfen abgetrocknete Object eingelegt und kann leicht mit einer Nadel oder dergl. in die entsprechende Richtung gebracht werden; sofort wird mit dem Glasstab von der Seite her flüssiges Wachs nachgetropft, bis das Object hinreichend bedeckt und eingeschlossen ist. Die richtige Lagerung des Objectes ist eine wesentliche Bedingung für das Gedeihen der Durchschnitte, bei deren Anfertigung man sorgsam darauf zu achten hat, dass im Präparate die bilaterale Symmetrie bewahrt bleibt. Schiefe Durchschnitte verwirren leicht die Auffassung, weil man nicht mehr gut erkennt, welche Seite einer höheren oder tieferen Lage angehört.

Bei der Waldameise (*formica rufa*) und der Honigbiene ist das Gehirn durch die neueren Arbeiten von DUJARDIN und LEYDIG am besten erforscht. Daran schliesst sich auch die jüngst erschienene Abhandlung von RABL-RÜCKHARD.

Ich halte es für zweckmässig, an die Angaben dieser Autoren anzuknüpfen.

Da ich bis jetzt noch nicht Gelegenheit hatte die Ameise zu untersuchen, so beschränke ich mich vorläufig auf die Betrachtung des Bienenhirns und finde es zur Erleichterung der Darstellung an dieser Stelle unvermeidlich, das Nothwendigste aus den Angaben der genannten Forscher voranzustellen.

Man unterscheidet mit LEYDIG<sup>1)</sup> am Bienenhirn primäre An-

1) LEYDIG, l. c. p. 232.



schwellungen, von denen sich rechts und links die Augenschwellungen, an der Unterseite aber die bilateralen Antennenschwellungen abheben; ausserdem findet man am Scheitel merkwürdige Gebilde, welche von DUJARDIN als »Lappen mit Windungen« oder »radial gestreifte Scheiben« bezeichnet wurden.

Die von einer pulpösen Rinde umgebene homogene Innensubstanz der Primäranschwellung differenzirt sich an den eigentlichen centralen Stellen der Hirnhälften, indem da ein grosser solider Ballen sich zeigt, gleichsam wie ein riesiger Nucleus, für den die Substanz des Hirnstocks das Protoplasma darstellt. Dieser von DUJARDIN einfach als ein Höcker an der Hirnoberfläche (tubercule) genommene Ballen soll nach LEYDIG als solcher isolirbar sein.

Die Beschreibung des Schlappens interessirt uns vorläufig nicht.

Die Antennenanschwellung stellt eine helle homogene Substanz in Ballenform dar und wird von einer granulösen Rindensubstanz umgeben; diese Ballen wurden von DUJARDIN als Papillen aufgefasst. LEYDIG dagegen erklärt sie für hüllenlose Ganglienkügel, bestehend aus einer granulären Substanz mit schwer sichtbarem Nucleus.

Die an der Scheitelfläche des Hirns liegenden radial gestreiften Scheiben stellen paarige rundliche Hirnabtheilungen dar, an denen scheinbar die helle homogene Masse die Rinde bildet und die graue granuläre Masse nach innen getreten ist. In der That ist aber die letztere mit der histologisch gleichbedeutenden Rindensubstanz des übrigen Hirns in Continuität geblieben und erzeugt an der Scheibe nur jederseits zwei Einstülpungen. Die helle Substanz der Scheibe verhält sich im Allgemeinen wie eine bandartige Einfassung und erzeugt die von DUJARDIN als Windungen bezeichneten Gebilde.

Dieser beschriebene anatomische Complex tritt nicht über die Hirnfläche hervor und beeinflusst deren Relief nicht. Je eine Scheibe, resp. deren bandartige Einfassung soll nun durch einen kurzen Stiel mit der centralen Masse der primären Anschwellung in Verbindung stehen. (Unter dieser centralen Masse ist das eigentliche Substrat der primären Anschwellung, nicht der centrale Ballen oder Nucleus zu verstehen.) Was die histologische Definition anbelangt, so besteht die graue oder granuläre Rinde aus kleinen Ganglienkügel, die ausser dem Kern noch feine, scharfe Körnchen (Fetttröpfchen) einschliessen. Von gleicher Art ist jener Theil der Rinde, der innerhalb der bandartigen Einfassung der Scheiben liegt und deren becherförmigen Raum ausfüllt, sowie auch der dünne Ueberzug, der über die Windungen selbst hinwegzieht.

Die helle, gelblich angeflogene homogene Innensubstanz stellt LEYDIG jener Partie an die Seite, die in den Bauchganglien als centrale Punct-



substanz auftritt, nur haben ihre Elemente im Hirn nicht mehr den rein molekulären Character, sie zeigen sich vielmehr als kleine Ballen, welche einen nucleusartigen Fleck wahrnehmen lassen, so dass die Substanz in toto streng genommen nicht mehr als homogen bezeichnet werden kann.

Während nun DUJARDIN für die Nervencentren wirbelloser Thiere eine Stufenleiter in der Weise reiht, dass die Bauch- und Brustganglien, der Sitz des rein instinctiven Lebens, lediglich aus pulpöser Rindensubstanz (*substance corticale pulpeuse*) bestehen und ebenso noch das Gehirn der Insecten von geringeren geistigen Fähigkeiten, dass aber weiterhin bei intelligenteren Insecten im Hirn eine Substanz auftritt, wie sie die *Corps pedoncules* aufweisen, eine Substanz, die bei den gesellig lebenden, relativ intelligentesten Arten völlig in den Vordergrund tritt und die pulpöse Rindensubstanz bis auf einen schwachen Ueberzug reducirt: macht dagegen LEYDIG geltend, dass auch in den Bauch- und Brustganglien eine central gelagerte Punctsubstanz sich finde, welche im Wesentlichen mit jener der *Corps pedoncules* identisch sei, indem letztere nur als höhere Stufe der einfachen Punctsubstanz angesehen werden könne. In Uebereinstimmung mit DUJARDIN sieht auch LEYDIG die Scheiben mit ihren Windungen als den Sitz des höheren Seelenlebens an und weist die Vermuthung von der Hand, dass sie mit den Netzaugen in Beziehung stehen möchten.

Auch RABL-RÜCKHARD hat das Gehirn der Biene untersucht, um über Verhältnisse Aufschluss zu erhalten, die ihm beim Studium des Ameisenhirns dunkel geblieben waren. Es handelt sich hier vornehmlich um jene in den primären Anschwellungen gelegenen centralen Ballen, die LEYDIG mit einem riesigen Nucleus vergleicht<sup>1)</sup>. RABL-RÜCKHARD hat nämlich die »pilzhutförmigen Lappen« mit den »Ringkörpern« nebst der an der hinteren Seite des Grundstocks befindlichen Schicht von Nervenmasse abpräparirt und dann an der Stelle jener Ballen einen kurzen, dicken, cylindrischen Zapfen aus einer entsprechenden Oeffnung herausgehobelt. Diese Oeffnung durchsetzt die ganze Dicke der vorderen Wand des Grundstocks, der also als eine von zwei querovalen Löchern durchbohrte Lamelle zurückbleibt. Die Nervenmasse des Grundstocks zeigt rings um die Oeffnungen eine concentrische Anordnung. Der Zapfen reicht mit seiner vorderen Grundfläche unmittelbar an die vordere Fläche des Grundstocks und tritt hier frei zu Tage, nur

1) LEYDIG l. c. p. 233. In der Abhandlung RABL-RÜCKHARD's hat sich ein kleiner Lapsus eingeschlichen, der sich durch die ganze Discussion zieht; es heisst hier nämlich durchgehends »nucleulus«, was Angesichts des Attributes »riesig« zu einer *Contradictio in adjecto* Veranlassung giebt.

von der Tracheenhaut bedeckt; nach rückwärts verbreitert er sich, um in die hintern Schichten der Nervenmasse des Grundstocks überzugehen, wo eine Trennung nicht gelingt. Die Zapfen haben eine axiale Faserung; sie haben mit der Commissur zum Unterschlundganglion nichts zu thun, sondern stellen vielmehr eine längscommissurartige Verbindung zwischen den vorderen und hinteren Schichten des Grundstocks dar: ihr optischer Querschnitt entspricht dem centralen Nucleus von LEYDIG.

### Eigene Beobachtung.

Um das Gehirn der Biene im frischen Zustand herauszunehmen, verfare ich folgendermassen: ich trage mit dem Messer vorerst in einem Schnitt die Chitindecke in der ganzen Ausdehnung der vorderen Kopfseite bis zu den Nebenaugen ab; darauf befestige ich den Kopf mit einer Nadel bei den Mundtheilen auf Kork unter Wasser, löse erst die oberen Partien (Nebenaugen) dann die seitlichen (Netzaugen) aus ihren Verbindungen, hebe das ganze Hirn leicht in die Höhe und durchschneide den Oesophagus mit der Scheere; nun lässt sich das ganze Hirn (Ober- und Unterschlundganglion) mit den noch anhängenden Organen (Kopftheil der Speicheldrüsen) leicht flott machen, reinigen und in die Osmiumsäurelösung legen.

Durchschnitte, in verschiedenen Ebenen ausgeführt, verbreiten nun bald ein besseres Licht über die innere Organisation des Objectes, und da erweist sich denn, um das vornehmlichste Ergebniss sofort an die Spitze zu stellen, dass die Lappen mit Windungen oder radial gestreiften Scheiben (DUJARDIN), der riesige Nucleus (LEYDIG), die zapfenartigen Längscommissuren (RABL-RÜCKHARD), dass alle diese verschiedenen Dinge in der That ein einziges, innig zusammenhängendes anatomisches Gebilde darstellen. Die Sache verhält sich so: Am Scheitel des Hirns liegen jederseits zwei ringförmige Körper als ovale Wülste (*Mw*, Fig. 4—5), welche zugleich in der sagittalen Scheitelcurve des Hirns gekrümmt sind<sup>1)</sup>. Den Vergleich dieser Wülste von RABL-RÜCKHARD, der für sie die Bezeichnung »ringförmige Körper« vorgeschlagen hat, mit HODGE'schen Pessarien finde ich ganz zutreffend; die Ringe sind seitlich zusammengedrückt, von vorn nach hinten gekrümmt, und schliessen eine entsprechende Mulde ein. (Sie entsprechen der »bandartigen Einfassung« und den »Windungen«.) Der untere Rand der Wülste strebt einem Centrum zu, von dem ab je ein faseriger

4) Der Leser dürfte einen leichteren Ueberblick gewinnen, wenn er unter Einem gleich in die Erläuterung der Abbildungen Einsicht nimmt.



Stiel (*iSt*, *aSt* Fig. 1, 2, 5) gegen die Vorderfläche und die Medianebene des Hirns zieht. Das Ganze, item je ein ringförmiger Körper mit dem Stiel, lässt sich also in diesem Falle immerhin mit einem Blätterpilze vergleichen, dessen seitlich comprimierter Hut mit oben concaver Oberfläche eine längliche Mulde bildet. Die Stiele der inneren Wülste *iSt* gelangen nicht an die Vorderfläche des Hirns, sondern stossen an einer später genau zu bezeichnenden Stelle am Grund der primären Hirnanschwellung (*pA*, Fig. 1, Fig. 5) in der Medianlinie zusammen, während die äusseren Stiele (*aSt*) nicht in der Medianebene, sondern etwas seitwärts von ihr an der Oberfläche des Hirns, leicht kolbenförmig angeschwollen derart frei enden, dass sie, etwas über die Hirnoberfläche vorragend (*aSt* Fig. 4), nur von dem der vorderen Hirnfläche anliegenden und das Neurilemm vertretenden Blatte der Kopftracheenblase überzogen sind. Entsprechend dieser Hervorragung ist die Bezeichnung »tubercule« von DUJARDIN nicht ungereimt; das freie Ende des äusseren Stiels entspricht zugleich dem »centralen Ballen« von LEYDIG, während die »längscommissurenartige Verbindung« von RABL-RÜCKHARD berichtigt wird durch den Nachweis des unmittelbaren Uebergangs der besprochenen Stiele in die pilzhutförmigen (ringförmigen) Körper. Die beiden Stiele, nämlich der äussere und innere, legen sich in ihrem Verlauf eine Strecke lang knapp aneinander und platten sich gegenseitig hier derart ab, dass man nur einen Stiel vor sich zu haben glaubt. Geht ein frontaler Schnitt nahe der vorderen Hirnfläche, so erhält man Bilder, die der Zeichnung von LEYDIG<sup>1)</sup> am meisten entsprechen, da wir den Querschnitt des äusseren Stiels als centralen Kern in der primären Anschwellung vor uns haben. Werden aber die Stiele weiter hinten durchschnitten, so zeigt ihr Querschnitt in einer gewissen Tiefe (Frontalschnitte, welche das Unterschlundganglion aufnehmen) sich in zwei, resp. vier Lamellen getrennt, so zwar, dass die mittlere Trennungslinie als der Ausdruck der beiden Hauptstiele besonders ausgeprägt ist, während die seitlichen in einer differenzierten Faserlage der einzelnen Stiele begründet zu sein scheint.

Die Beschreibung, welche LEYDIG vom Gehirn der Ameise giebt, kommt meiner Darstellung über die Biene in vielen Beziehungen nahe; es gehen dort von den Windungen zwei Stiele aus, die im Grundstock in der Medianlinie enden<sup>2)</sup>, ohne ineinander überzugehen; was aber den durch eine durchgreifende Theilungslinie in zwei Hälften zerlegten centralen Körper anlangt, welchen LEYDIG als den Anfang der Hirn-

1) Tafeln zur vergleichenden Anatomie. 1864. Tab. VIII, Fig. 3.

2) Tafeln zur vergl. Anat. Tab. VIII, Fig. 4.



schenkel anspricht<sup>1)</sup>, so zweifle ich keinen Augenblick, dass derselbe lediglich den optischen Querschnitt eben jener Stiele vorstellt. Die Lage des Körpers und die Richtung der Theilungslinie stimmen damit vollends überein.

Bei der Biene ist die Verbindung zwischen Ober- und Unterschlundganglion (welches in der weiteren Darstellung keine genauere Besprechung seiner Organisation erfährt) eine so massige, dass die Hirnschenkel kaum als solche in den Vordergrund treten können; sie schliessen eine enge, längsovale Schlundöffnung ein.

Es handelt sich nun darum, diese eigenthümliche Organisation genauer zu schildern; ich möchte mir jedoch immerhin die Beschreibung manchen histologischen Details für später aufsparen, weil mehrere dieser Verhältnisse bei anderen Thieren einfacher und darum leichter darzulegen sind.

Vor Allem muss ich hier bemerken, dass nach meinen Erfahrungen die nervösen Elemente im Gehirn der Evertebraten in drei verschiedenen Formen sich darstellen.

Man findet 1. Ganglienzellen, wie sie eingehend beschrieben sind, und verwandte Gebilde als freie protoplasmalose Kerne; 2. Nervenfasern von der verschiedensten Stärke, von den feinsten Fibrillen, wie sie etwa die Achsencylinder der Wirbelthiere constituiren, bis zu jenen bandartigen Fasern, aus denen bei den Wirbellosen die Commissuren des Bauchmarks und die peripheren Cerebrospinalnerven vornehmlich bestehen; 3. eine eigenthümliche Anordnung von nervöser Substanz, die sich bald als feinste Fibrillen in axialer Anordnung, bald als feinstes Netzwerk von verschiedener Dichte, bald als lamellöse Blätter oder gänzlich homogen darstellt. Bei dieser verschiedenen Texturform erhält sich jedoch ein durchgreifendes Kriterium, welches in dem Verhalten gegen Osmiumlösung seinen Ausdruck findet: die erwähnte Substanz färbt sich nämlich unter dem Einfluss des Osmiums erheblich dunkel, während die andern Elemente nur entsprechend gebräunt werden. Da nun die Färbung durch Osmium in einer chemischen Reaction bedingt erscheint, so ist zu schliessen, dass dieser Substanz eine ähnliche histochemische Zusammensetzung zukommt, wie etwa dem Myelin in den markhaltigen Fasern der Wirbelthiere. Ich bezeichne nun diese Substanz auch, um für die folgende Darstellung einer Benennung nicht zu entbehren, als Marksubstanz<sup>2)</sup>, in der Voraussetzung, dass die vorangehende Darstellung vor Missverständnissen schützt und mit der

1) l. c. p. 237.

2) Dieser Ausdruck wird auch theilweise schon von LEYDIG und von RABL-RÜCKHARD gebraucht. Vergl. noch LEYDIG l. c. p. 221.

Bemerkung, dass diese Marksubstanz mit jener der Wirbelthiere (ausser dem Verhalten gegen Osmium) nichts gemein hat.

Der Grundstock oder die primäre Anschwellung (*pA* Fig. 4—5) besteht theils aus fein moleculärer Substanz, zum grössten Theil aber aus Nervenfasern, welche besonders an der medialen und oberen Seite des für die zapfenförmigen Stiele bestimmten Canals in dichteren concentrischen Bündeln verlaufen (Fig. 3 1), lateralwärts aber (Fig. 3 2) nach allen möglichen Richtungen hin das Hirn durchziehen und auf frontalen Schnitten grösstentheils als Querschnitte zur Anschauung gelangen. Oben liegen der Primäranschwellung die pilzhutförmigen Gebilde auf, deren Stiele sich in den erwähnten Canal einsenken, so zwar, dass die Scheiben oder Wülste von der Oberfläche der Primäranschwellung durch eine Lage von Ganglienzellen getrennt wird (Fig. 2 4), die sich an der vorderen und hinteren Hirnfläche, sowie seitlich zwischen die pilzhutförmigen Körper und den Hirnstock eindrängen (Fig. 4 1, Fig. 5 1), wodurch zugleich zwischen diesen beiden Partien nur eine laxe Verbindung besteht. Diese Ganglienzellen besitzen hier alle ihre Attribute: Protoplasma und Kern; jemehr sie jedoch an den Rand des Ringwulstes heransteigen, destomehr ändern sie ihren Character, indem ihr Protoplasma immer mehr reducirt erscheint, so dass schliesslich die Mulde des Pilzhutes von Elementargebilden erfüllt ist, welche isolirt nicht sofort ihre gangliöse Natur enthüllen würden. Wir finden hier lediglich Kerne, ganz von demselben Aussehen und demselben Verhalten, wie sie uns in der Retina entgegentreten. Diese Kerne behalten auch nach der Behandlung mit Osmium eine helle gelbliche Färbung bei. Sie füllen die Mulde des Pilzhutes bis auf den Grund aus, stehen jedoch rücksichtlich der einzelnen Becher, so viel ich gesehen habe, nicht in directem Zusammenhang, d. h. sie überziehen den Wulstrand des Bechers nicht (Fig. 1, 2, 3), letzterer reicht vielmehr frei an die Hirnoberfläche; dagegen erstrecken sich diese Kerne vom äusseren Rand der zwei lateralwärts gelegenen Becher tief hinein zwischen Augenganglion und Primäranschwellung (Fig. 4 2), nehmen aber dabei umsomehr Protoplasma an, je mehr sie sich von der Scheitelfläche entfernen; schliesslich hängt dieses Stratum kleiner Ganglien mit jener Lage von Nervenzellen zusammen, die zwischen Hirnstock und Antennenanschwellung sich eindrängt und die letztere selbst theilweis überzieht (Fig. 2 2).

Der Wulst selbst (*Mw* Fig. 4—5), der den grössten Theil der Becherwand bildet, besteht aus Marksubstanz, welche gegen den Grund zu, wo der Stiel seinen Ursprung nimmt, eine radiale Streifung zeigt (Fig. 5). Die Markmasse hat theils ein homogenes oder moleculäres,



theils ein faseriges Gefüge, und zwar streben die Fasern alle dem Stiel zu, der sich auch in der That zum Theil aus ihnen entwickelt. Der Stiel nun ist in seinem Verlaufe faserig; in der kolbenförmigen Anschwellung des äusseren Stiels, die an der vorderen Hirnfläche zu Tage tritt (Fig. 1, Fig. 4 aSt) wird die Substanz aber so homogen, dass sich keine Structur demonstrieren lässt, nur feine Canälchen durchziehen diese Partie, wahrscheinlich feinste Verästelungen der Tracheen. Die Markmasse der Wülste scheint übrigens nur mittelbar den Ursprungsherd der Stiefasern zu bilden und ist es wenigstens nicht ausschliesslich; es zeigt sich nämlich, dass von jenen gangliösen Kernen, welche den Binnenraum des ringförmigen Wulstes ausfüllen, Fasern entspringen, welche entweder direct in die centralen Partien des Stiels eindringen und dann solche, welche in den markigen Wulst gehen, von da aus zum Stiel weiter ziehen und somit dessen periphere Rinde bilden. Alle diese Einzelheiten sollen später bei der Beschreibung des Gehirns der Grille bezüglich des feineren anatomischen Baues besser gewürdigt werden; vorläufig möge dies genügen, um die allgemeine Anordnung zu kennzeichnen.

Die primäre Anschwellung oder der Hirnstock birgt aber noch ein anderes Gebilde, von dem man bis jetzt kaum eine Ahnung hat. Sowohl an transversalen wie an frontalen Schnitten trifft man im Centrum des Hirns median gelagert ein fächerförmiges Gebilde, wie es in Fig. 4 Cs dargestellt ist. Hier entwickeln sich aus einem knaufförmigen Complex von Fasern (Fig. 4 3), der sich aus Zügen bildet, welche an der vorderen Hirnfläche liegen und dem Hirnstock entstammen, neuerdings feinste Fasern, die auf solchen Bildern erst in radial angeordnete Stäbe ziehen, sich abermals auflösen und dann in radial angeordnete Keile eindringen, deren Zahl bei der Biene zehn beträgt. Das ganze rosetten- oder fächerförmige Gebilde ist umgeben von einem weitmaschigen, durchsichtigen Fasernetz und wird nach unten umfasst von den innern Stielen: hier also, unter diesem Gebilde, treffen letztere in der Medianlinie zusammen.

Der Umstand, dass diese eigenthümliche Gruppierung in gleicher Weise an Durchschnitten angetroffen wird, deren Ebenen aufeinander senkrecht stehen, fordert schon zur Anfertigung sagittaler Durchschnitte auf, und in der That ergeben dieselben, dass sowohl die Stäbe wie die Keile eben die Durchschnitte von Blättern sind, welche einer Malerpalette ähnlich, mehr als einen Quadranten umfassend, hier in radiärer Anordnung untergebracht sind. Es sei hier auch vorläufig erwähnt, dass diese einzelnen Blätter eine Marksubstanz zum Substrate haben und dass zwischen die einzelnen Blätter sich zarte Lamellen von Binde-



substanz einschieben (auf Fig. 4 zwischen den beiden äussersten Keilen). Dagegen fragt es sich, was haben wir hier vor uns? Aus der Beschreibung<sup>1)</sup> und aus der Zeichnung<sup>2)</sup> die LEYDIG vom Gehirn der Ameise giebt, geht klar hervor, dass er das in Rede stehende Gebilde in seinen Umrissen allerdings gesehen hat. Er äussert sich darüber folgendermassen:

»Setzt man das ganze Gehirn einem stärkeren Druck aus, so kommen ausser den aufgezählten paarigen Elementen auch noch andere wichtige Theile zum Vorschein, die unpaar sind, in der Mittellinie liegen und offenbar zum Commissurensystem gehören. Man gewahrt über der Stelle, da wo die Trennungslinie der von beiden Seiten zusammenstossenden Hirnstöcke sich befindet, genau in der Mittellinie einen halbkugeligen Körper, dessen Rand zarte Einkerbungen hat und der wie mit zwei seitlichen Stielen in der Tiefe wurzelt. Wieder etwas in der Höhe findet sich gewissermassen die Wiederholung des eben bezeichneten Körpers: ein Bogen granulärer Substanz am Rande gekerbt, dessen Seitentheile, indem sie streifig werden, sich abermals nach aussen verlieren. Die beiden Bildungen verhalten sich wie stark gebogene Brücken zwischen den Hirnhälften. Es scheint mir übrigens, wie wenn ihr granuläres Aussehen auf Durchschnitte von Fäserchen zu deuten wäre und die Einkerbungen des Randes als Andeutung von Bündeln. Sie verdienen jedenfalls noch ganz besonderer Untersuchungen«. Von den Angaben RABL-RÜCKHARD'S<sup>3)</sup> über diesen Punct ist nur anzuführen, dass er nicht in der Lage war sich diese Dinge zur Anschauung zu bringen und sich darum auch der Auslegung LEYDIG'S nicht anzuschliessen vermag.

Was es nun vom anatomischen Standpuncte damit für eine Bewandniss habe, geht aus meiner obigen Beschreibung hervor; sollen wir aber auch der Deutung beistimmen, die darin ein Commissurensystem erblickt? Es lassen sich dagegen keine Einwendungen machen: ein unpaares medianes Gebilde, das Nervenfasern in sich sammelt, kann diesem Zwecke durchaus entsprechen. Vielleicht wäre aber doch auch die Ansicht, dass hier ein unpaarer Ursprungsheerd von Nervenfasern vorliegt, nicht ganz ungereimt.

Was die räumliche Anordnung der Ganglienzellen betrifft, so liegen sie im Allgemeinen an der Oberfläche des Gehirns. Ihre Beziehung zu den pilzhutförmigen Körpern ist bereits geschildert: es drängen sich die Zellen an der unteren Seite des Hutes zwischen die-

1) l. c. p. 238.

2) Tafeln zur vergl. Anatomie, Tab. VIII, Fig 4 F.

3) l. c. p. 496.

sen und die primäre Anschwellung ein; sie überziehen ausserdem das Hirn längs der Medianlinie an der Vorder- und Rückseite, um sich vorn zwischen Hirnstock und Antennenanschwellung wieder auszubreiten, hier mit den zwischen Augenanschwellung und Hirnstock liegenden zusammenzufließen und schliesslich die Vorder-, resp. Unterseite des Unterschlundganglions (Fig. 4 *U*) zu überkleiden. Eine Reihe ausgezeichneter grösserer Ganglienzellen liegt in symmetrischer Anordnung in scharf gezeichneten Fächern von Bindesubstanz über dem medianen Commissurensystem (Fig. 4 *4*).

Nachdem wir nun einen allgemeinen Ueberblick über die Organisation der Hauptbestandtheile des Hirns gewonnen, ist noch der Antennenanschwellungen zu gedenken. Sie liegen unten an der vorderen Hirnfläche als zwei zitzenförmige Vorsprünge (Fig. 2, 3, 4 *Bo*); wie sehr sie auf das Relief der Hirnoberfläche einwirken, erweist der sagittale Durchschnitt Fig. 4. Der Anschauung LEYDIG's über ihre histologische Zusammensetzung ist oben Erwähnung gethan: eine helle, homogene Substanz in Ballenform (hüllenlose Ganglienugeln) bilden das Innere, das von einer granulirten Bindesubstanz umkleidet wird.

Meine Beobachtungen ergeben folgende Resultate. Die Hauptmasse der Antennenanschwellung erweist sich als Marksubstanz von deutlich gestrickter faseriger Textur. Dies Netzwerk ist am weitmaschigsten gegen das Centrum und wird immer enger und enger gegen die Peripherie; hier aber wird es partienweise so fein, dass sich nun Ballen differenziren (Fig. 6 *b*), welche das Netzwerk der Anschwellung rings umgeben. Das Ganze ist dann umkleidet durch einen Mantel von Ganglienzellen (Fig. 6 *a*), welcher sich von der gestrickten Marksubstanz scharf absetzt, die Kuppe der Anschwellung aber frei lässt; hier tritt auch der Antennennerv ab (Fig. 6 *c*).

Nicht leicht lässt sich wohl dieses feine nervöse Maschenwerk überzeugender demonstrieren als an diesem Object, und an feinen Durchschnitten sieht man überraschend deutlich, wie die dunklen Ballen an der Peripherie nichts anderes bedeuten als ein engeres und dichteres Netzwerk derselben Fasern, die den übrigen Binnenraum erfüllen. Daher kehren auch die Ballen ihre lichtere Seite dem Centrum der Anschwellung zu, und eben an dieser Stelle lässt sich der Uebergang vom laxen zum dichten engen Netzwerk am leichtesten erweisen. Mag in den Ballen ein dunklerer oder hellerer Nucleus aufzutauchen scheinen, so gelingt es allemal, sich zu überzeugen, dass dies nur der Ausdruck einer grösseren oder geringeren Dichtigkeit des feinen Maschenwerks ist. Mit Ganglienzellen haben also diese Ballen nichts gemein. Ihre Fasern bezieht die Antennenanschwellung sowohl aus der primären

Anschwellung sowie aus der Rinde von Nervenzellen, von der sie umgeben wird, und so zieht auch durch dieselbe in axialer Lage und Anordnung ein Faserbündel, das schliesslich, durch die der Anschwellung selbst entstammenden Fasern verstärkt, an der Kuppe als Nervenstamm zu Tage tritt; an das durchziehende Bündel sieht man auch die Faser-maschen sich anschmiegen<sup>1)</sup>. (Der Durchschnitt Fig. 6 entspricht nicht der Achse der Anschwellung, weshalb auch die letztgeschilderten Verhältnisse in ihm nicht enthalten sind.)

Weitere Angaben über den feineren Bau der Gehirnelemente will ich in der nun folgenden Darstellung bringen, welche das Gehirn der Grabheuschrecken behandelt. Mit diesem Object hatte ich eigentlich meine Untersuchungen begonnen und dieselben an *Acheta camp.* und *Gryllotalpa vulg.* angestellt.

Das Gehirn der Feldgrillen lässt sich im frischen Zustande ohne besondere Schwierigkeiten im Zusammenhang mit dem Unterschlundganglion herauspräpariren, wenn man etwa folgendermassen verfährt. Man trennt den Kopf vom Rumpfe, schneidet den grössten Theil der Stirndecke mit einem oberflächlichen Schnitt ab und bringt es unter Wasser. Das Gehirn wird dann bald vor der Verbindungslinie der beiden Netzaugen aufgefunden; zwei schlanke Nervenstränge ziehen nach aussen und etwas nach rückwärts zu den Netzaugen. Man löse die nervöse Partie der Augen von der Cornea, lege die obere Hirnfläche ganz frei, trenne nun mit der Scheere den Schlund an seinem Ursprung bei den Mundtheilen, fasse ihn hinter dem Hirn mit der Pinzette und ziehe ihn sachte vollends heraus; nun biegt man entweder das Hirn leicht nach vorn, zerreisst mit der Messerspitze das innere Chitingerüst des Kopfes und sucht das Unterschlundganglion auf, oder, was oft einfacher ist, man trennt die Mandibeln und zerrt die angrenzenden Chitinpartien auseinander, dabei wird dann zumeist der Kehlknoten sichtbar, den man nun in seiner Verbindung mit dem Oberschlundganglion herauspräpariren kann. Ein solches Präparat, von den Tracheen und dem Bindegewebe gereinigt, macht einen sehr gefälligen Eindruck und demonstriert uns noch eine an dieser Species noch nicht beobachtete Eigenthümlichkeit: es sind nämlich die Commissuren vom Hirn zum Kehlknoten, also die Hirnschenkel unmittelbar unter dem Schlund durch eine Querbrücke von Nervenfasern verbunden, eine Erscheinung, die bei Krebsen durchgehends beobachtet wird, bei Insecten aber

1) RAEL-RÜCKHARD hat jene Ballen ebenfalls als Ganglienzellen gedeutet; den Ursprung von Antennennervenfasern aus der Primärananschwellung konnte er nicht constatiren. l. c. p. 498.



bislang nur an *Dytiscus* und *Telephorus* von LEYDIG gesehen ist <sup>1)</sup>. Ueber das Nähere muss ich dorthin verweisen.

Bei *Grylotalpa* hat man auch auf die Nebenaugen Rücksicht zu nehmen. Man trägt vorerst den Kiel der Kopfdecke ab und dann successive die seitlichen Partien bis zu den Netzaugen und darunter. Die Nebenaugen werden sofort durch ihre orangerothe Pigmentirung erkannt. Das Gehirn ist hier gedrungen, die Hemisphären nicht so oblong wie bei der Grille, sondern mehr kuglig, der Opticus kürzer und dicker. Vor dem Hirn liegt in der Medianlinie das Ganglion frontale. Das Schlundnervensystem ist überhaupt sehr entwickelt und lässt sich ebenfalls im Zusammenhang herauspräpariren, wenn man ähnlich verfährt wie bei der Grille. Das Herausnehmen des Schlundes erfordert Vorsicht, sonst reisst das Ganglion frontale und die zugehörigen Nerven ab; es lässt übrigens der auf der oberen Fläche des Schlundes verlaufende, durch eine gangliöse Anschwellung characterisirte Antheil des n. vagus (n. recurrens, LEYDIG l. c. p. 202) sich leicht erkennen und ablösen. Am sichersten geht man, wenn man Ober- und Unterschlundganglion sammt dem Schlund herausnimmt und diesen eventuell nachträglich entfernt. Auch bei der Maulwurfgrille findet man dieselbe Quercommissur zwischen den Hirnschenkeln, nur ist die Oeffnung für den Schlund enger als bei der Grille, wo alle Verhältnisse schlankeren Formen entsprechen.

Nachdem die Formen des Gehirns wirbelloser Thiere doch minder bekannt sind und sich speciell vom Hirn der Grillen keine geläufige Abbildung findet, so füge ich eine solche (Fig. 7 a) um so lieber bei, als sie zugleich die weitere Beschreibung und die zugehörigen Abbildungen verständlicher zu machen geeignet sein dürfte.

Wir sehen an dem Gehirn von *Grylotalpa*, das auf die angegebene Weise präparirt und nach der Natur in  $\frac{3}{4}$  Profil gezeichnet ist, vom Hirnstock ausgehend, die dicken Faserbündel für die Netzaugen (*au*), am Scheitel zwei leichte Wölbungen der Hemisphären, denen die Stirn-  
augen (*na*) aufsitzen und nach unten zwei zapfenförmige Anschwellungen, von deren Spitze die Hirnschenkel als Schlundcommissur (*sc*) entspringen, während höher oben die Antennennerven (*ant*) heraustreten; unmittelbar neben dem Beginn der pedunculi entwickeln sich jederseits die paarigen Anfänge des unpaaren Schlundmagennerven, welche zum medianen Ganglion frontale (*gf*) ziehen, das seinerseits seinen Nervestamm als recurrens des vagus (*v*) auf die obere Seite des Oesophagus abgiebt. Nicht weit vom Hirn entfernt schwillt dieser Nerv gangliös an,

1) l. c. p. 189; Tafeln zur vergl. Anatomie, Tab. IX, Fig. 4.

um dann in zwei Aeste getheilt seinen weiteren Verlauf einzuschlagen. Vom Unterschlundganglion (*u*) ziehen die Längscommissuren (*lc*) des Bauchmarks zum ersten Brustganglion.

Wenden wir nun der innern Organisation des Hirns unsere Aufmerksamkeit zu. Die eigentliche Hirnanschwellung (Fig. 8 *pA*) besteht auch hier zum grössten Theil aus Nervenfasern, die in den verschiedensten Richtungen verlaufen. Auf einige besonders ausgezeichnete Bündel wollen wir später Rücksicht nehmen.

Der Scheitel des Hirns, und zwar besonders die Rückseite desselben wird von einem Gebilde<sup>1)</sup> eingenommen, das uns nun nicht mehr unbekannt ist: eine pilzhutförmige Haube (Fig. 8 *P*) deckt wie eine Kappe die Hemisphäre und zeigt hier eine nach oben convexe Fläche, welche von gangliösen Kernen eingenommen ist, während die Grundlage dieses Organs aus einem nach hinten offenen halbkreisförmigen Markwulste besteht (*Mw* Fig. 11, 12, in seinem Durchschnitt Fig. 8, 9); der letztere umgreift (in einer halben Schraubentour) einen Markzapfen (*Z* Fig. 11, 12, 13), um den sich die gangliösen Kerne nach rückwärts zu einer besonders mächtigen Schicht lagern (Fig. 12 *gk*). Der centrale Zapfen verlängert sich zu einem Stiel (*gSt* Fig. 9, 13), welcher den ganzen Complex der aus den Kernen und dem Markwulst entspringenden feinsten Fasern repräsentirt. Dieser Stiel entspringt also aus dem Centrum jener pilzhutförmigen Auflagerung an der oberen und hinteren Fläche des Hirns und zwar beiläufig in der Mitte des transversalen Hemisphärendurchmessers. Er verläuft nun in bogenförmiger Krümmung (bei *Gryllotalpa* oft in brüskem Bug und etwas torquirt) nach unten und innen, so dass er schliesslich in dem Winkel, den die beiden Antennenanschwellungen mit dem primären Hirnstock bilden, jederseits nahe der Medianlinie und vollends an der vorderen Hirnfläche antrifft (Fig. 10 *uSt*). In der Hälfte seines Wegs (in Fig. 10 bei *gSt*) erfährt der Stiel scheinbar einen Zuwachs, hier trifft er nämlich mit einem zweiten histologisch gleichartigen Stiel zusammen, welcher von der vorderen Hirnfläche kommt (Fig. 10 bei *oSt*), dessen Anfang aber näher der Medianlinie liegt als der Zapfen im pilzhutförmigen Körper. Dieser zweite Stiel beginnt an der vorderen Hirnfläche ebenso mit einer leicht kolbigen Anschwellung, wie die directe Fortsetzung des ersteren zwischen den Antennenballen endigt. Wir können daher die Verhältnisse besser so darlegen. Aus einem pilzhutförmigen Körper entspringt an der oberen Hinterfläche des Hirns ein gemeinsamer Stiel (*gSt*), der sich nach innen,

1) Dasselbe wurde bei der Grille auch von RABL-RÜCKHARD bemerkt und in seinen Umrissen dem wahren Sachverhalt entsprechend beschrieben. l. c. p. 486.



vorn und unten biegt, auf seinem halben Weg durch die Hirnsubstanz sich theilt und einen Schenkel (*oSt*) etwas medianwärts an die vordere Hirnfläche nach oben, den zweiten Schenkel aber (*uSt*) in den Winkel zwischen die Antennenballen an die untere Hirnfläche sendet; beide hören daselbst unmittelbar unter der Hirnhaut mit einer leicht kolbenförmigen Anschwellung auf. So schwer es ist diese auf drei Ebenen zu beziehenden Lagerungsverhältnisse graphisch anschaulich zu machen, habe ich es doch versucht durch Fig. 7*b* der Vorstellung einigermaßen zu Hülfe zu kommen. Die gestrichelten Partien *P* sind an die hintere Hirnfläche, die vier Punkte, entsprechend den vier Stielenden, an die vordere zu verlegen.

In dem Winkel, den die unteren Stiele als Schenkel einschliessen, stossen wir in der Mitte des Hirns neuerdings auf ein bekanntes Gebilde (*Cs* Fig. 8, 14). Aus einem leicht gebogenen Markwulst erheben sich acht Markblätter in derselben rosettenförmigen Anordnung wie bei der Biene. Dies unpaare System liegt auch hier in einem weitmaschigen Fasernetz, aus dessen durchsichtigem Grund es sich durch seine dunkle Färbung scharf abhebt. Die Seitenansicht dieser Blätter, ihre Form, Lage und Neigung erklärt ein medianer Schnitt (Fig. 14). Wir ersehen daraus, dass die Blätter ihre freiere Partie nach vorn kehren.

Es handelt sich nun darum, auf die histologischen Einzelheiten dieser verschiedenen Dinge einzugehen.

Was vor Allem den Markwulst anbelangt, so zeigt seine Textur auf allen Schnittebenen eine radiale Anordnung. Es rührt dies davon her, dass die Nervenfasern ihn in verschiedenen Ebenen durchdringen. So zeigt Fig. 15 den Verlauf der Fasern in zwei aufeinander senkrechten Ebenen. Merkwürdiger Weise stellen sich die mit der Schnittebene parallelen Fasern als feine durch Osmium dunkel gefärbte Fibrillen dar, während die Querdurchschnitte beinahe an die Querschnitte markhaltiger Fasern von Wirbelthieren erinnern: in dunkelrandigen Röhren ein schwarzer centraler Punct. Bei genauer Besichtigung benachbarter Partien stellt sich heraus, dass diese Röhrenwände zu lamellosen Formen sich gestalten, die, selbst aus Nervensubstanz bestehend, feinste Fasern in ihrem Lumen führen. Umgeben wird der Markwulst von kleinen wirklichen Ganglienzellen (Fig. 12 1) und von ihnen geschieden durch eine Lage von Binde substanz, die, wie allerorts im Hirn, in letzter Instanz vom Neurilemm abstammt. Diese Ganglienzellen bilden unter sich kleine Gruppen und senden die Fasern, welche aus ihnen entspringen, bündelweise ins Mark. Zu dem Ende muss das vereinigte Faserbündel die Scheidewand aus Binde substanz durchbrechen, und



dies geschieht in derselben Weise wie anderorts, wo aus Ganglienzellen Fasern in den Binnenraum irgend eines Centraltheils ziehen. Es sei hier im Vorbeigehen erwähnt, dass diese Verhältnisse sowohl hier und noch viel eclatanter an den Bauchganglien zur Anschauung gelangen. Dort bilden die Nervenzellen eine Rinde für die Binnensubstanz, die zum grössten Theil aus Nervenfasern besteht, welche als Längscommisur eingetreten sind, und aus jenen Fibrillen, die den umhüllenden Ganglienzellen entstammen. Die gangliöse Rinde ist hier durch eine sehr ausgeprägte direct vom Neurilemm stammende Scheidewand von der Fasersubstanz gesondert; die Nervenzellen aber gruppieren die Fasern, welche sie erzeugen, zu einem Bündel, welches an geeigneter Stelle die breite Bindesubstanzlamelle durchbohrt, um in den Binnenraum zu gelangen. Das Gleiche findet hier beim Markwulst und seiner gangliösen Umgebung statt.

Der vom Wulst umschlossene Markzapfen zeigt eine ähnliche Textur, er bezieht seine Fasern aus den gangliösen Kernen, die über ihm lagern (Fig. 13) und ausserdem nach rückwärts und innen jene Partie umgeben, welche der Markwulst freigelassen hat (Fig. 12). Um alle diese Fasern, die in radiär-conischer Richtung sich in ihm sammeln, aufzunehmen, weicht er oben gleicherweise etwas auseinander, wodurch die Disposition zu einer kleinen conischen Lücke geboten wird (Fig. 9 1, siehe auch Fig. 13), die im Querschnitt als centrales Loch im Zapfen erscheint (Fig. 12) und sich oft, bei *Gryllotalpa* regelmässig, als centraler Canal tief in den Stiel erstreckt. Bei der genannten Species zeigt der gemeinsame Stiel immer eine concentrische Schichtung (Fig. 16), so zwar, dass die inneren Partien mehr den faserigen Character (feinster Fibrillen) bewahren, die peripheren dagegen einen lamellosen Bau aufweisen, gewissermassen durch zahlreiche Anastomosen breiterer Fasern ein körperliches Gitterwerk darstellen, wie es auch am Längsschnitt Fig. 17 sich deutlich erweist.

Der an die vordere Hirnfläche umbiegende Stiel ist bei *Gryllotalpa* ebenfalls concentrisch geschichtet (Fig. 18), an seiner Peripherie aber minder lamellos als der vom Pilzhut entsprossene.

Die gangliösen Kerne bilden das eigentliche Substrat des Pilzhutes; ihrer räumlichen Anordnung ist bereits oben Erwähnung gethan, und sie wird aus dem Anblick der Abbildungen (Fig. 8, 9, 11, 12, 19), in denen sie durch ihre gelbliche Färbung auffällt, sofort erkenntlich. Ihren histologisch-physiologischen Character erschliessen sie gleich deutlich auf transversalen und sagittalen Schnitten: an ersteren (Fig. 12) zeigt sich auf der medialen Seite des Zapfen- und Wulstdurchschnitts der allmähliche Uebergang in die wirklich mit Protoplasma

versehenen Ganglienzellen, die eben bündelweise ihre Fasern in den Wulst schicken, ebenso wie bei den letzteren (Fig. 49) beim Uebergang in die grösseren Ganglienzellen, wie sie vor und hinter dem Complex der Kerne am Scheitel des Hirns liegen.

Diese Kernmasse besitzt auch eine höchst charakteristische Stützsubstanz, indem zwischen dem Neurilemm und der dünnen bindegewebigen Scheidewand, welche die Kerne vom Zapfen trennt, ein Fächerwerk von feinsten Binde substanzlamellen ausgespannt ist, die sich auf Durchschnitten als zarte Aestchen darstellen, zwischen deren Zweiglein die Kerne eingebettet liegen.

Dieses Gerüstsystem besitzt eine so scharfe Prägung, dass es trotz seiner Feinheit schon bei schwächeren Vergrösserungen (Fig. 8, 9) deutlich zur Anschauung kommt, seine ganze Zierlichkeit aber allerdings erst bei der Betrachtung mit stärkeren Systemen enthüllt.

Wenden wir uns nun zur Betrachtung des medianen unpaaren Commissurensystems (für das ich die Bezeichnung LEYDIG's beibehalte). Die Blätter treten, wie sie aus ihrer markigen wulstförmigen Grundlage herauskommen, nach oben und nach rückwärts in der Weise radial auseinander (Fig. 8), dass der Krümmungsmittelpunct des Wulstes auch ihr Centrum bildet. Fällt der Schnitt durch die freiere Partie der Blätter, so zeigen diese sich als gerundete Keile angeordnet (Fig. 8, 20), sie selbst bestehen aus einer moleculären, vielleicht auch sehr fein gestrickten Marksubstanz und schliessen centralwärts ein Fasernetz ein; das letztere beginnt erst mit breiten Fasern und weiten Maschen, je mehr es sich den Blättern nähert, desto feiner werden Fasern und Maschen, bis sie in der Marksubstanz der Blätter selbst ihre innigste Annäherung erfahren (Fig. 20). Zwischen die Blätter durch ziehen ebenfalls feine Fasern, wahrscheinlich die Durchschnitte zarter Lamellen, die sich mit den Elementen jenes durchsichtigen Netzes verbinden, in dem das ganze Gebilde aufgehängt ist. Welche Fasern hier nervöser Natur sind und welche etwa einer Binde substanz angehören, die für das ganze System ein Gerüst aufbaut, dürfte schwer zu entscheiden sein.

Trifft der Schnitt die Blätter mit ihrem Ursprung aus dem Wulst, so entsteht ein Bild wie in Fig. 21, das keiner weiteren Erläuterung bedarf; nur will ich erwähnen, dass man auch hier bemerkt, wie die Marksubstanz stellenweise zu breiten Fasern und zu einem Gitterwerk confluiert.

Den Boden dieses Raumes, in dem das Commissurensystem suspendirt ist, bilden Nervenbündel, die sowohl von beiden Hemisphären seitwärts als auch in der Medianlinie von vorn nach rückwärts das Gehirn



durchziehen und von denen besonders aus den ersteren zahlreich sich loslösende Fibrillen dem Commissurensystem zu ziehen.

Die Antennenanschwellung (Fig. 19 *Bo*) oder der *bulbus olfactorius* liegt zu oberst an jenem Zapfen, der aus sich die *pedunculi* entwickelt; sie dringt etwas an der vorderen Hirnfläche hervor und senkt sich mit dem grösseren Antheil als länglich rundes Gebilde in die Hirnsubstanz ein. Ihr Substrat bildet eine Marksubstanz, die sich zu unregelmässigen Ballen ordnet.

Unter und neben ihr bilden die Hirnzapfen an der Vorderfläche noch Anschwellungen, welche dadurch eine besondere Bedeutung gewinnen, dass sie einem ausgezeichneten Nervenfaserbündel der *pedunculi* seinen Ursprung verleihen. Man findet nämlich, dass je an der Vorderseite derselben ein Bündel liegt (Fig. 19 1), welches sich mit Osmium dunkel färbt und aus feinsten leicht granulirten Fibrillen besteht, während die andern Fasern (Fig. 19 2) jene Tracht zeigen, wie sie allwärts in den Längscommissuren beobachtet wird, das ist den breiten, bandartigen Habitus, und auch durch Osmium nicht geschwärzt werden. Das ersterwähnte Faserbündel entwickelt sich aus den genannten Anschwellungen, während die anderen aus den verschiedenen Theilen der Hemisphären sich sammeln. Damit ist zugleich die That- sache dargethan, dass in der Commissur zwischen Ober- und Unter- schlundganglion sich zweierlei Nervenfasern von scharf distinguirtem Character finden. Im Verlauf des Bauchmarks hat bekanntlich LEYDIG mehrere Arten von Fasern unterschieden<sup>1)</sup>, von denen er besonders die *cerebrospinalen* und die von ihm als *sympathische* bezeichneten genau auseinander hält. Allen aber kommt immerhin eine gewisse Breitendimension zu, innerhalb der sie sich mehr durch optische Eigenschaften unterscheiden, wie sie auch durch räumliche Verhältnisse gesondert sind. Hier aber liegen uns feinste Fibrillen vor, etwa von der Art, wie sie im Stielzapfen verlaufen, die als solche in einer Längscommissur zu einem Bündel vereint, eine neue Gruppe von deutlich gekennzeichneten Nervenfasern bedeuten.

Es wäre nun noch Einiges über die räumliche Anordnung der Nervenzellen am Gehirn der Grillen zu erwähnen. Auf der vorderen Seite hat die Ganglienrinde eine grössere Ausdehnung und gleicht hier die Höcker aus, welche die faserige und markige Substanz der Primäranschwellung und der Hirnschenkelzapfen aussendet (Fig. 9). So schiebt sich besonders über der Antennenanschwellung eine Schicht von Nervenzellen tief zwischen sie und Primäranschwellung ein

1) l. c. p. 223.



(Fig. 19 3, Fig. 10 1, Fig. 23 1), so zwar, dass dadurch ein laxer Zusammenhang zwischen diesen beiden Hirnpartien geschaffen wird und sie sich leicht von einander trennen lassen. An der hinteren Hirnfläche nehmen die Ganglienzellen nur die obere Hälfte ein und reichen hier zwischen Primäranschwellung und pilzhutförmigem Körper tiefer ins Innere.

Der vordere und rückwärtige Ganglienüberzug setzt sich nach oben am Scheitel in jenes Kernlager fort, welches dem Markwulst und Stielzapfen aufgelagert ist. Im Verlauf der Nervenfaserbündel finden sich nur spärliche Ganglienzellen, so zum Beispiel in jenem median verlaufenden Zug, der an der vorderen Seite des Commissurensystems herabsteigt (Fig. 14); an transversalen Schnitten sieht man eben von der vorderen Hirnfläche aus eine einzelne Reihe von Ganglienzellen gerade in der Medianlinie dem Innern zuziehen. Die grösste Anhäufung derselben findet dagegen in der Bucht statt, die am Scheitel zwischen den beiden Wölbungen der Hemisphären gelegen ist. Hier ist die Lage so dick, dass auf medianen Schnitten (Fig. 14) die obere Hälfte derselben ganz von Nervenzellen eingenommen ist und auf transversalen Schnitten (Fig. 22) sich ein breites Band derselben zwischen den Hemisphären von der vorderen zur hinteren Hirnfläche zieht. Immer aber ist auch dieses Ganglienlager durch eine kräftige Scheidewand aus Bindesubstanz (Fig. 14 a, Fig. 22 a) in eine kleinere vordere und grössere hintere Portion getrennt.

Ueberhaupt liegen alle diese Ganglienzellen, regellos oder gruppiert, in Fächern, die, vom Neurilemm ausgehend, ein Gerüst für die Nervenzellen bilden (Fig. 12 links), ebenso wie die weisse Substanz des Rückenmarks von der pia mater sich das bindegewebige Gerüst für die Nervenfasern entwickelt.

Der zu den Netzaugen ziehende Nervencomplex, welcher seine Fasern aus der Primäranschwellung bezieht und ein Bündel derselben von tief unten aus derselben heraufholt, ist besonders bei *Gryllotalpa* von einer ansehnlichen Ganglienzellenrinde überzogen; in derselben habe ich unter den kleinen Ganglienzellen eigenthümlicherweise ganz vereinzelt Exemplare angetroffen, welche die ihrer Umgebung an Grösse um ein vielfaches übertrafen.

Halten wir uns die Organisation des Gehirns der Bienen und der Grillen vor Augen, so finden wir trotz der mannigfachen Differenzen wesentliche Uebereinstimmungen; pilzhutförmige Körper sammeln auf einer Markgrundlage einen von gangliösen Kernen stammenden Fasercomplex, der sich in Stiele fortsetzt, welche an die vordere Hirnfläche ziehen, um daselbst frei zu enden und an denen es bis jetzt noch nicht

sicher gelungen ist<sup>1)</sup> eine directe Verbindung mit andern Elementen des Hirns nachzuweisen: räthselhafte Gebilde, die zu weiteren Untersuchungen einladen; wir finden ferner ein medianes System mit ganz bestimmter Anzahl von Markblättern, das mit zarten Fasern der primären Anschwellung zusammenhängt, eine Anordnung von Nervensubstanz, die vor der Hand auch kaum mit voller Sicherheit gedeutet werden kann.

Wie verschieden sind dagegen die Gestaltverhältnisse bei den Crustaceen! Ich habe aus dieser Classe den Flusskrebs näher geprüft. Ueber das Gehirn von *Astacus fluviatilis* liegt ausser einigen älteren Arbeiten eine neuere Abhandlung von G. WALTER vor<sup>2)</sup>, mit deren Inhalt die Ergebnisse meiner eigenen Untersuchungen leider in so vielen Punkten im Widerspruch stehen, dass es mir unmöglich ist auf Einzelheiten einzugehen. Schon seine Darstellung der äusseren Form<sup>3)</sup> kann ich nicht zur eigenen machen. WALTER unterscheidet mit VALENTIN am Krebshirn acht Anschwellungen, von denen die vordersten zu einer einzigen verschmelzen, während sich jederseits zwischen zwei weiteren dorsal gelegenen Partien eine andere ventral gelegene einfügt, die bei der Betrachtung von oben nur mit dem äussersten Segment bemerkt werden kann, da jene sie beinahe vollends verdecken. Nervenstämme treten nach WALTER drei Paare aus, und zwar aus der vereinten vorderen Anschwellung ein Bündel, welches Opticus und Olfactorius enthalten soll, nach rückwärts kommen zwischen den hinteren dorsalen Anschwellungen lateralwärts ein Nervenstamm als Acusticus und medianwärts die Schlundcommissur.

Bevor ich meinen Befund anführe, will ich die Präparationsmethode beschreiben. Man öffnet die vordere obere Partie des Cephalothoraxpanzers und schneidet dann den Kopftheil hinter dem Schlund ab, den Magen heraus und entfernt vom Panzer noch seitlich und vorn die Partien bis zu den Augenstielen, dann die lauchgrüne Drüse und das Gehörsäckchen, und hat nun das Gehirn deutlich vor sich liegen, wenn man nur die zarten glasigen Lamellen vom deckenden Bindegewebe abzieht; jetzt trennt man die Nervenstämme möglichst weit vom Hirn, man kann bei dieser Gelegenheit die Augenstiele aufschneiden, um den Opticus bis zur Retina zu bekommen. Nachdem alle Verbindungen gelöst sind,

1) Es schien mir nämlich hie und da, als ob der Stiel sich theilweise aufgefäsert hätte und auf diese Weise mit der Primäranschwellung in Verbindung getreten wäre, doch kann ich für die Richtigkeit der Deutung nicht einstehen.

2) Mikrosk. Studien über das Centralnervensystem wirbelloser Thiere. 1863. p. 26 u. f.

3) Ebendasselbst Tab. III.



lässt sich das Gehirn leicht aufheben, indem man es mit der Messerspitze von seiner Grundlage befreit und so flottiren macht. Auf diese Weise frisch herausgenommen, schaut das Gehirn im Allgemeinen sehr durchsichtig aus und ist überaus weich. Man findet nun eine primäre Anschwellung von viereckiger Gestalt; die vorderen Enden des Vierecks entwickeln unter einem stumpfen Winkel zwei starke Nervenbündel (auf dem halbschematischen Längsdurchschnitt in Fig. 24 *opt*), die ich lediglich in die Augenstiele verlaufen finde. Die hinteren Ecken geben unter sehr spitzem Winkel die langen Schlundcommissuren (*Sc*) ab. Rechts und links liegt an der ventralen Seite des Hirns eine deutlich hervortretende runde Anschwellung, welche schon makroskopisch bei auffallendem Licht einzelne Ballen von weisser Marksubstanz unterscheiden lassen; diese Anschwellungen geben nach aussen hin keine Fasern ab, dagegen entwickelt sich vor ihnen aus dem Hirn ein schwächeres (*ac*) und hinter ihnen aus einer an sie anstossenden mehr dorsal gelegenen oblongen Anschwellung ein stärkeres Nervenbündel, das, leicht nach vorn gebogen, zu den langen Fühlern zieht. Wenn in der That ein Acusticus vorhanden ist, so dürfte das erwähnte schwächere Bündel als solcher anzusprechen sein. Der Acusticus WALTER's zieht auf seiner bildlichen Darstellung nach rückwärts und würde so sein Ziel vollends verfehlen, da doch das Gehörorgan bei den kleinen Fühlern liegt.

Die weiche Textur des Gehirns erfordert ein entsprechendes Gerüstsystem, und in der That ziehen auch breite Balken von Bindesubstanz durch das Organ. Diese Balken sind mit Nervenfasern verwechselt worden, wie es z. B. auffällig bei einem Bündel der Fall ist, das nach WALTER zwischen den hinteren dorsalen Anschwellungen verkehrt.

Die vordere Hirnfläche, gewissermassen der Scheitel, ist von einer Ganglienzellengruppe eingenommen (Fig. 24 2), von der die Fasern theils nach rückwärts ziehen, theils in den Opticus derselben und der entgegengesetzten Seite einzutreten scheinen. Der Opticus selbst zeigt wieder eine merkwürdige Erscheinung; man findet nämlich in ihm ein medianwärts gelagertes Faserbündel (Fig. 24 3), das, aus feinsten Fibrillen zusammengesetzt, sich in Osmium dunkel färbt, während die grössere Portion breiter Nervenfasern ungefärbt bleibt, also ein ganz analoges Verhältniss, wie wir es bei den Hirnschenkeln der Grille kennen gelernt haben. An der Ursprungsstelle des Opticus liegt im Hirn ein kleineres Marklager (Fig. 24 4). Jene dunklen Faserbündel lassen sich in der Substanz des Hirns leicht weiter verfolgen; sie convergiren gegen die Mittellinien und bilden hier ein wahres Chiasma (Fig. 24 5),



so viel ich sehe, mit Semidecussation. Wir werden auch gleich den Ursprung des rückwärtigen Schenkelpaars kennen lernen.

Die seitlich central gelegenen kugelrunden Anschwellungen sind die interessantesten Partien des Krebshirns, sie bestehen aus einem oberen kleineren (Fig. 24, 25 *a*) und einem unteren grösseren Markconglomerat (*b*); an der äusseren Seite liegt ihnen, scharf begrenzt, ein Complex der wohlbekannten gangliösen Kerne an (Fig. 24, 25 *gk*). Die obere Markpartie *a* zeigt an ihrer Peripherie eine regelmässige Differenzierung ihrer Substanz zu keilförmigen Ballen (Fig. 25), während in der unteren (*b*) die Ballen kleiner, zahlreicher und unregelmässiger gelagert sind. Der Raum, den diese drei Gebilde einschliessen, ist erfüllt von dichten Faserzügen, die sich zu einem Bündel sammeln, welches an die offene Seite medianwärts zieht und nichts anderes ist als der entsprechende hintere Schenkel des Chiasmas (Fig. 25 *c*). Dieses Bündel von gleicher histologischer Beschaffenheit wie jenes im Verlauf des Opticus, zieht, um zum Chiasma zu gelangen, durch einige breite Brücken von Binde-substanz (Fig. 25 *d*) und bildet die einzige directe Verbindung mit der primären Hirnanschwellung, die anderwärts mit der seitlichen Anschwellung nur durch einige Ganglienlager und durch das weiche Neurilemm zusammenhängt; darum erfordert die manuelle Behandlung des Gehirns von *Astacus* einige Vorsicht, weil die seitlichen Anschwellungen gar zu leicht sich loslösen.

Sehen wir in diesem Gebiete genauer zu, so ergibt sich, dass die markigen Partien, die oberen sowohl wie die unteren, aus einer Nervensubstanz von fein gestrickter Textur bestehen (Fig. 26). Dieses Netzwerk ist dort, wo die Fasern aus der Marksubstanz entspringen, am weitesten und wird ebenda durch die Fasern selbst gebildet; es wird aber sofort immer enger, bis es in den beschriebenen Ballen von einer molekularen Structur kaum mehr zu unterscheiden ist. Die Nervenfasern entspringen als feine Fibrillen aus dem Kernlager, sowie aus dem Mark und bilden, trotzdem sich eine gewisse Regelmässigkeit in ihrem Verlauf nicht verläugnet, doch ein solches Gewirr, dass es schwer sein dürfte, einiger-massen genaue Angaben aufzustellen. Nach dem Total-eindruck, den man bei der Betrachtung mehrerer Bilder erhält, will mir scheinen, dass die Fasern ursprünglich in dem Kernlager entspringen, dann in das Mark eintauchen, sich neuerdings sammeln, um als vereintes Bündel weiter zu ziehen.

Was die gangliöse Kernlage anbelangt, so ziehen auch hier stellenweise zarte Bindegewebsslamellen als Stützsubstanz durch, die feinsten verästelten Fasern aber, welche man an zarten Durchschnitten (Fig. 26) zwischen den Kernen verlaufen sieht, mögen wohl die Nervenfasern

vorstellen, zu denen die Kerne selbst in anatomischer Beziehung stehen. Unmittelbar unter dieser runden Anschwellung liegt mehr dorsalwärts eine ähnliche von oblonger Gestalt (Fig. 24, Fig. 25 *Bo*) mit märkigem Substrat, doch ist dieses Mark nicht so regelmässig differenzirt und seine Textur trägt mehr den faserigen Character: diese Anschwellung entspricht dem Bulbus olfactorius, indem sie das Nervenbündel, das in die langen Fühler zieht, entwickelt.

Die Vertheilung der Ganglienzellen und Nervenfasern in der primären Hirnanschwellung ist eine minder regelmässige als bei den Gehirnen der Insecten: ausgezeichnete Gruppen von Ganglienzellen liegen, wie schon bemerkt, zwischen den Opticis und ausserdem zwischen den Ursprungsstellen der Schlundcommissuren, sowie seitwärts von denselben (Fig. 24 6 u. 7). Der Faserverlauf zeigt sich auf den Durchschnitten der primären Anschwellung so verworren, dass ich es nicht unternehmen möchte, ein ähnliches Schema aufzustellen, wie WALTER es gethan hat.

Wenn wir das Gehirn der Krebse mit jenem der Bienen vergleichen, so fällt trotz aller Differenzen in der äusseren Form doch Eines sofort auf: wir vermissen auch hier nicht jene eigenthümliche Anordnung von Marksubstanz und gangliösen Kernen, welche dort als pilzhutförmige Körper auftraten, hier aber eine abweichende Form annehmen, während die histologischen Eigenthümlichkeiten so viel gemeinsames zeigen. Bei Krebsen nun lässt sich erweisen, dass die Faserbündel, die hier ihren Ursprung finden, sich mit jenen der anderen Seite kreuzen und mit den n. opticis den Augen zuziehen, während dort die Stiele jene räthselhaften freien Enden aufweisen, ohne mit jenen der anderen Seite irgendwie in Verbindung zu treten.

Immerhin könnte man zu der Vermuthung sich verleiten lassen, dass diese eigenthümliche Gehirnpartie mit dem Gesichtssinn in Zusammenhang steht und etwa für die Kreuzung der Nervenbündel einen physiologischen Anhaltspunct in den gestielten beweglichen Augen der Krebse finden. Diese Vermuthung wird aber ungerechtfertigt durch den Befund RABL-RÜCKHARD'S<sup>1)</sup>, dass der blinden Ameisenart Typhlopone (Afrika) alle Hirntheile fehlen, die auf den Gesichtssinn zu beziehen sind, wogegen sich die pilzhutförmigen Lappen sehr gut entwickelt finden. Was die Relation dieser Gebilde zu den intellectuellen Fähigkeiten anlangt, so müssen die Schlüsse unter Hinweis auf den Befund an Grillen dem Ermessen des Einzelnen anheimgestellt werden; wohl zeigen die pilzhutförmigen Körper bei den Bienen eine viel grössere

1) l. c. p. 488.



Ausdehnung und Ausbildung, aber der vergleichenden Untersuchungen sind noch viel zu wenig angestellt, um derartigen Inductionen eine Grundlage zu bieten.

Anschliessend an diese Erwägung will ich noch einiges erwähnen über das Gehirn von *Carabus viol.*, von dem ich einige Exemplare untersuchte. Man findet hier wohl in der primären Anschwellung des Hirns den Durchschnitt eines Stiels, doch konnte ich an den Hemisphären nichts entdecken, was sich den pilzhutförmigen Körpern vergleichen liesse. Dagegen ist die oblonge Augenanschwellung eigenthümlich gebaut. Man findet hier zwei ausgezeichnete Zonen von radial gestreifter Marksubstanz (Fig. 27 *M*, *M*<sub>1</sub>), rings umgeben von den bekannten gangliösen Kernen *gk*. Ob die Fasern, welche aus dieser Markpartie ihren Ursprung ableiten, vom Hirn kommen oder dorthin ziehen, ist vorläufig nicht zu entscheiden. Mir dünkt aber, es sei angesichts des Mangels eines pilzhutförmigen Organs an der primären Hirnanschwellung selbst nicht ungereimt, anzunehmen, dass ein solches in veränderter Gestalt in die Augenanschwellung verlegt sei. Die Beziehungen zum Gesichtssinn aber unterliegen denselben Bedenken, die oben geltend gemacht wurden.

Diese Bemerkungen sollen übrigens nur beiläufig angeführt sein als Gedanken, welche eben während der Beobachtung auftauchen. Die Befunde sind bis jetzt, wie oben bemerkt, noch viel zu spärlich, als dass irgend welche Schlüsse gerechtfertigt erscheinen könnten. Andererseits sind eben diese Befunde doch wieder solcher Art, dass sie zu weiteren Studien wohl aufmuntern mögen. Ich beanspruche für solche keinerlei Priorität und behalte mir dieselben in keinerlei Weise vor; es sollte mich vielmehr freuen, wenn Fachgenossen sich mit diesem Gegenstand seiner selbst willen befassen würden, da ich mir doch schliesslich nur für eine andere Doctrin Belehrung suchte. Es steht sicher zu erwarten, dass auf diese Weise bei der Durchforschung der verschiedenen Gattungen für die vergleichende Anatomie und wohl auch für die Physiologie ein höchst werthvolles Material gesammelt wird, wo doch schon aus einem so kleinen Studienkreise, wie es der vorliegende ist, mancher neue Anhaltspunct gewonnen ist. Es ist an meinen Beobachtungen vielleicht Eines oder das Andere zu berichtigen, gewiss aber sehr vieles zu ergänzen, und so möchte ich auch, wie Anfangs erwähnt, diese Arbeit als einen Versuch genommen wissen, die Aufmerksamkeit der Fachgelehrten auf einen so anregenden Vorwurf zu lenken.

Innsbruck, im Juli 1876.



## Erklärung der Abbildungen.

### Tafel XXXVI—XXXVIII.

Sämtliche Abbildungen, mit Ausnahme der Fig. 7 *a* und 7 *b* entsprechen Durchschnittspräparaten von Gehirnen, die mit Ueberosmiumsäure behandelt waren. Die Contouren der Zeichnungen sind durchgehends mit dem Zeichenprisma gewonnen, die Details möglichst genau nach der Natur gezeichnet. Die Vergrösserungen beziehen sich auf ein HARTNACK'sches Instrument mit Zeichenprisma (Zp) und dem angegebenen System bei eingeschobenem Tubus.

#### Fig. 4—6 *Apis mellifica*.

Fig. 4. Transversalschnitt des Gehirns der Biene in der Richtung  $x—y$  des Sagittalschnitts Fig. 4. Vergr. Zp. Syst. 4.

*pA*, die primäre Hirnanschwellung,

*Au*, die Augenanschwellung (nicht ausgeführt),

*P*, pilzhutförmiger Körper (der Durchschnitt hat nur den äusseren erfasst),

*aSt*, der äussere gegen die Vorderfläche des Hirns ziehende Stiel,

*iSt*, der innere gegen die Medianlinie der Primäranschwellung ziehende Stiel,

*Mw*, der Markwulst des pilzhutförmigen Körpers,

*gk*, das gangliöse Kernlager,

*Cs*, das Commissurensystem.

- 1, Ganglienzellenlage zwischen Primäranschwellung und pilzhutförmigen Lappen,
- 2, Lager von gangliösen Kernen und Ganglienzellen zwischen primärer Anschwellung und Augenanschwellung,
- 3, Nervenfaserknauf, der sein Bündel aus der Primäranschwellung bezieht und ins Commissurensystem schickt.
- 4, Ganglienzellenlage über dem Commissurensystem.

Fig. 2. Schiefer Schnitt von rückwärts nach vorn in der Richtung  $p—q$  des sagittalen Schnittes Fig. 4. Vergr. HARTN. Oc. 4. Syst. 3.

Die Abbildung demonstriert den Ursprung der inneren und äusseren Stiele aus den entsprechenden pilzhutförmigen Körpern, die etwas über die Scheitelfläche des Hirns vorragen. Die Bezeichnungen *pA*, *Au*, *P*, *Mw*, *gk*, *iSt*, *aSt* wie bei Fig. 4.

*Bo*, die Antennenanschwellung oder der Bulbus olfactorius,

- 1, Ganglienzellenlager zwischen pilzhutförmigem Körper und Primäranschwellung,
- 2, ein gleiches zwischen letzterer und dem bulbus olfactorius.

Fig. 3. Frontalschnitt durch das Hirn der Biene in der Richtung  $r—s$  der Fig. 4. Vergr. HART. Oc. 4, Syst. 3.

Zeigt die Durchschnitte der vordersten Partien der pilzhutförmigen Körper und die des vorderen Endes der äusseren Stiele.

Buchstabenbezeichnungen wie in den vorhergehenden Figuren.

- 1, concentrisch verlaufende Fasern an der medialen Seite des Stieldurchschnitts,
- 2, Querschnitte von Nervenfasern der Primäranschwellung an der lateralen Seite des Stiels.

Fig. 4. Sagittalschnitt durch das Gehirn der Biene in der Richtung  $r-s$  der Fig. 4 oder 2; Zp. Syst. 4 demonstriert die Ausbreitung des medialen pilzhutförmigen Körpers nach der vorderen und hinteren Hirnfläche, die Endigung des äusseren Stiels an der vorderen Hirnfläche und deren Relief überhaupt, ferner den Zusammenhang zwischen Ober- und Unterschlundganglion.

*pA, iSt, aSt, Mw, gk, Bo* wie in den voranstehenden Figuren.

*U*, das Unterschlundganglion,

*lc*, die daraus entspringenden Längscommissuren als Beginn des Bauchstrangs,

*pd*, die Verbindung zwischen Ober- und Unterschlundganglion durch den breiten, massigen Hirnschenkel (pedunculus),

*n*, Neben- oder Stirnauge.

Fig. 5. Schiefer Schnitt in der Richtung  $x-y$  der Fig. 4, Vergr. 4, Oc. 1, Syst. 5 zeigt den Ursprung und Verlauf des inneren Stiels und die radiale Streifung des Markwulstes.

Buchstabenbezeichnungen wie oben.

1, Ganglienzellenlage zwischen pilzhutförmigem Körper und Primäran-schwellung.

Fig. 6. Frontaldurchschnitt der Antennenanschwellung mit histologischem Detail. Vergr. Oc. 1, Syst. 7.

*a*, der gangliöse Ueberzug der Anschwellung,

*b*, differenzirte Ballen der netzförmigen Marksubstanz,

*c*, Austrittsstelle des Antennennerven.

Fig. 7—23. *Acheta campestris* und *Gryllotalpa vulgaris*.

Fig. 7a. Ansicht des Gehirns von *Gryllotalpa*, mit dem Kehlknoten und dem unpaaren Schlundnerven (*n. recurrens*).

*au*, die Netzaugen,

*n*, die Nebenaugen,

*ant*, die Antennennerven,

*Sc*, die Schlundcommissur,

*qc*, die Quercommissur der letzteren,

*gf*, das Ganglion frontale,

*v*, der obere Schlundnerv,

*u*, der Kehlknoten, Unterschlundganglion,

*lc*, die daraus entspringende Längscommissur des Bauchmarks.

Fig. 7b stellt schematisch den Ursprung eines gemeinsamen Stieles (*gSt*) aus dem pilzhutförmigen Körper *P* dar und die Theilung des ersteren in einen oberen (*oSt*) und unteren (*uSt*) Stiel.

Fig. 8. Schiefer Schnitt von rückwärts oben nach vorn unten vom Gehirn der *Gryllotalpa*. Vergr. Zp. Syst. 4.

Vom gemeinsamen Stiel — *gSt* — bemerkt man je ein bogenförmiges Stück in der Lücke zwischen den Nervenfasern der primären Anschwellung verlaufen.

Die übrigen Buchstabenbezeichnungen wie bei der Biene.

*h* u. *v* bedeuten hier wie in den folgenden Abbildungen die hintere und vordere Hirnfläche.

Fig. 9. Sagittalschnitt von der Grille. Zp. System 4 zeigt den Verlauf des gemeinsamen Stiels und seinen Ursprung aus

*Z*, dem Markzapfen,

*1*, eine conische Lücke am Markzapfen.

Fig. 10. Frontalschnitt von Gryllotalpa. Schwache Vergrößerung, zeigt die Spaltung des von der hinteren Hirnfläche kommenden gemeinsamen Stiels (*gSt*) in zwei Theile, von denen der eine *oSt* nach oben, der zweite *uSt* nach unten an die vordere Hirnfläche zieht.

Fig. 11. Die linke Hälfte eines Transversalschnittes vom Hirn der Grille, Richtung *x—y* der Fig. 9. Vergr. Zp. Syst. 2.

*Z*, der Markzapfen nach vorn, umgeben von  
*Mw*, dem Markwulst, nach rückwärts von  
*gk*, der gangliösen Kernschicht,  
*n*, eine dicke vom Neurilemm stammende Lage von Bindsesubstanz.

Fig. 12. Die rechte Hälfte eines Transversalschnitts (Acheta) Richtung *x—y* der Fig. 9. Vergr. Zp. Syst. 3. Die größeren Verhältnisse im Allgemeinen wie bei Fig. 11.

Aus dem gangliösen Ueberzug 1 treten von den gruppirten Ganglienzellen bündelweis die Fasern in den Markwulst. Im Durchschnitt des Zapfens ein centrales Loch als Ausdruck der hier befindlichen conischen Lücke.

2, das Neurilemm, welches besonders für die grösseren medial (links) gelegenen Ganglienzellen Septa bildet.

Fig. 13. Längsschnitt des Markzapfens und des angrenzenden Markwulstes zur Darstellung des feineren Baues (Acheta). Vergr. Zp. Syst. 4. Bezeichnungen wie oben. S. Text, p. 505.

Fig. 14. Medianschnitt durch das Hirn von Acheta (in der Richtung *x—y* der Fig. 22). Zp. Syst. 1.

*Cs*, das Commissurensystem in einem weitmaschigen Fasernetz gelegen.  
*a*, Scheidewand in dem Ganglienzellenlager an der oberen Hirnfläche zwischen den beiden Hemisphären.

Fig. 15. Feinerer Bau des Markwulstes von Gryllotalpa. Zp. Syst. 5. S. Text p. 504.

Fig. 16. Querschnitt des gemeinsamen Stiels,

Fig. 17. Längsschnitt desselben,

Fig. 18. Querschnitt des oberen Stielschenkels, alle drei von Gryllotalpa. Zp. Syst. 4. S. Text p. 505.

Fig. 19. Sagittalschnitt des Hirns von Acheta in der Richtung *r—s* von Fig. 22. Zp. Syst. 2 zeigt das Relief der vorderen Hirnfläche, ferner

*pd*, die Hirnschenkel zum Unterschlundganglion,

1, ein Bündel dunkel gefärbter feinsten Fibrillen, das aus Markballen jener Zapfen kommt, welche der unteren Hirnfläche anliegen,

2, die gewöhnlichen bandförmigen Nervenfasern der pedunculi.

Fig. 20, 21. Der feinere Bau des Commissurensystems von Acheta. Zp. Syst. 4. Siehe Text p. 506.

Fig. 22. Transversalschnitt vom Hirn der Grille, Richtung *r—s* von Fig. 9, Zp. Syst. 1, zeigt die Ganglienzellenlage an der oberen Hirnfläche zwischen den Hemisphären, und ihre Theilung in eine vordere und hintere Partie durch *a*, eine Scheidewand aus Bindsesubstanz.

Fig. 23. Ein Schiefschnitt durch das Hirn von Acheta, in einer Ebene, die den Ursprung der Augen- und Antennennerven aufnimmt.

*opt*, Nervenfaserbündel für die Netzaugen,

*ant*, Antennennerve aus

*Bo*, dem Bulbus olfactorius,



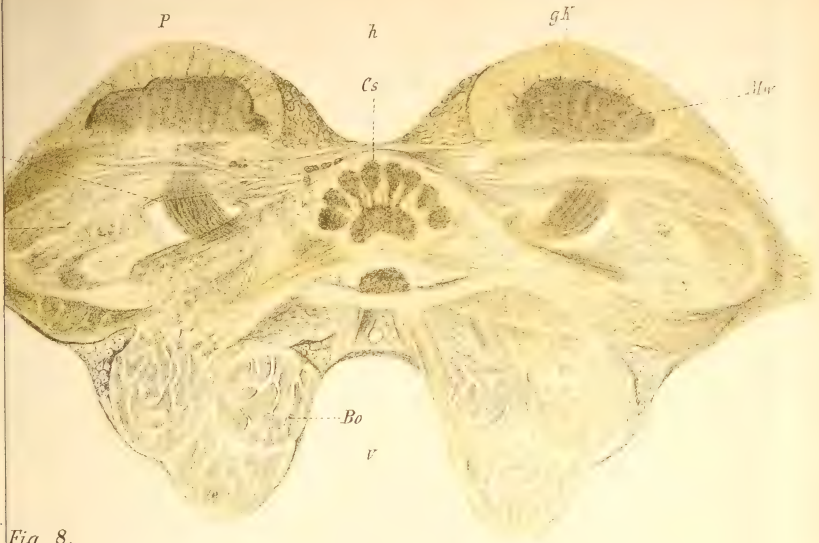


Fig. 8.

Fig. 7.b.



Fig. 7.a.

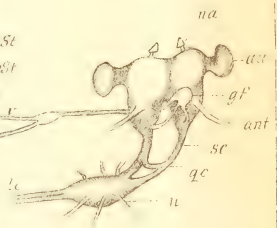


Fig. 6.

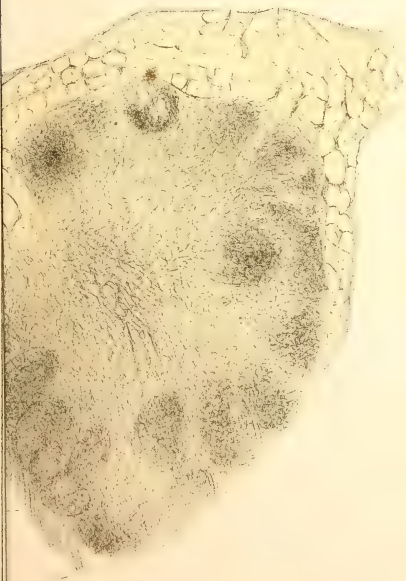


Fig. 9.



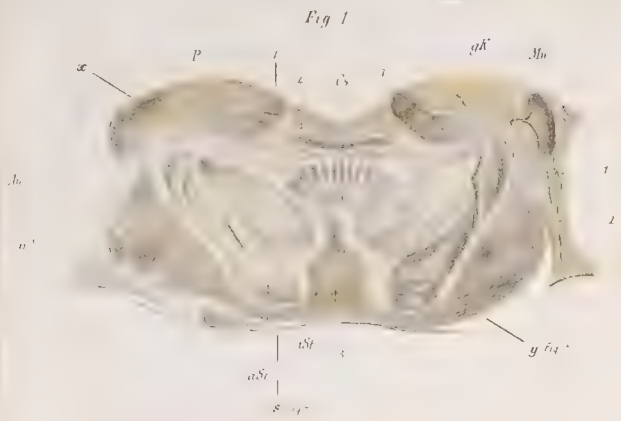


Fig. 2

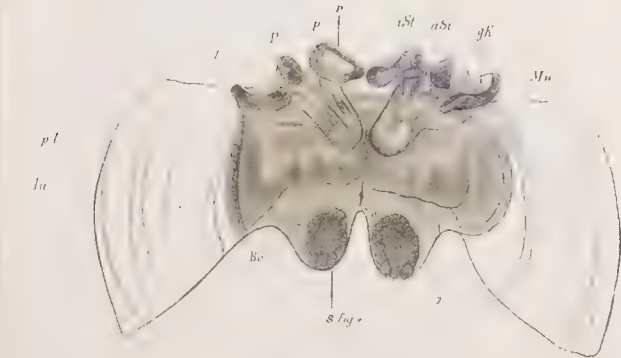


Fig. 3

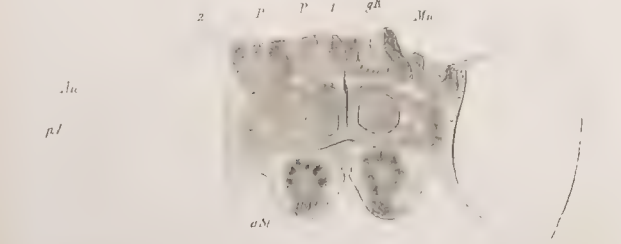


Fig. 4

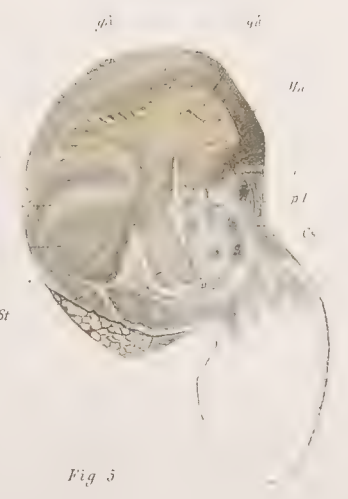


Fig. 5

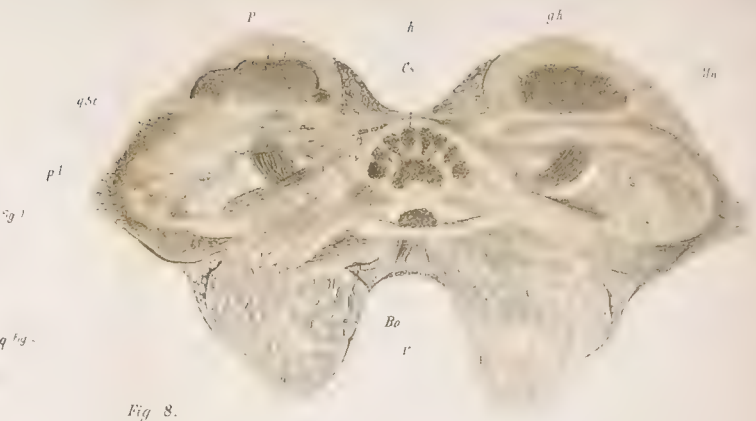


Fig. 6



Fig. 7a



Fig. 7b

Fig. 8

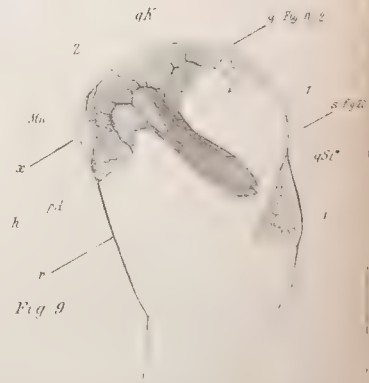


Fig. 9

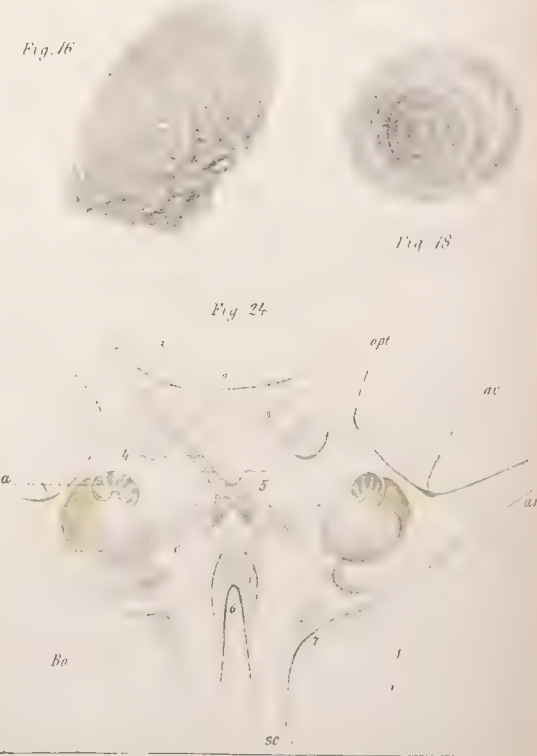
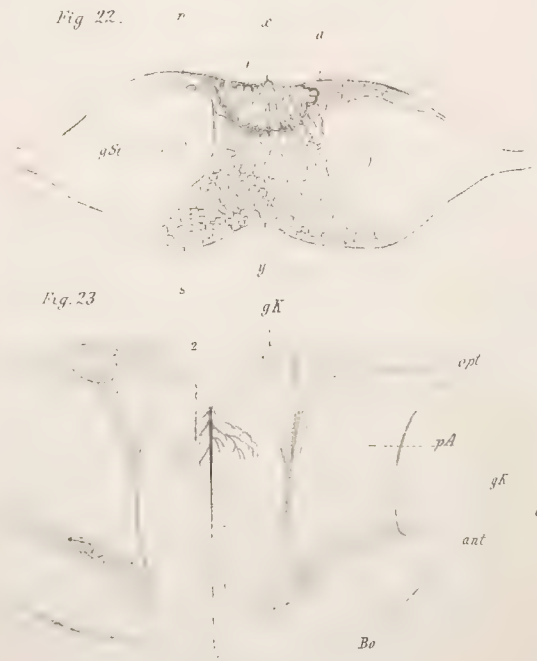
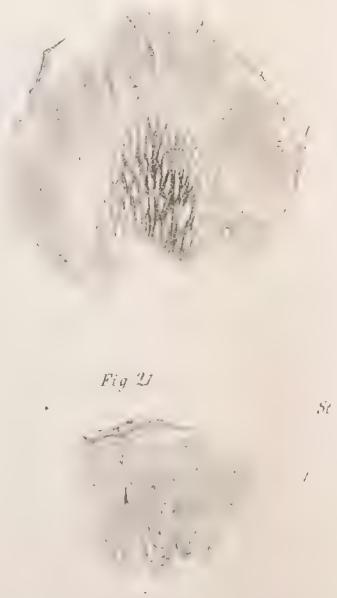
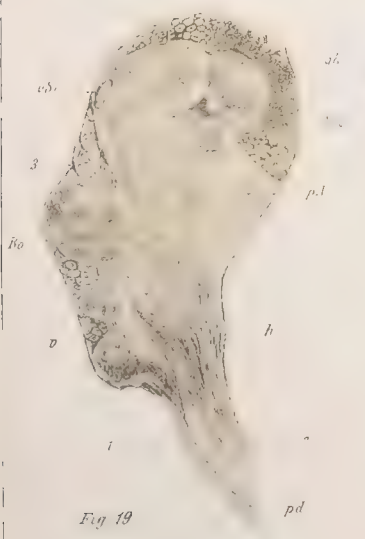
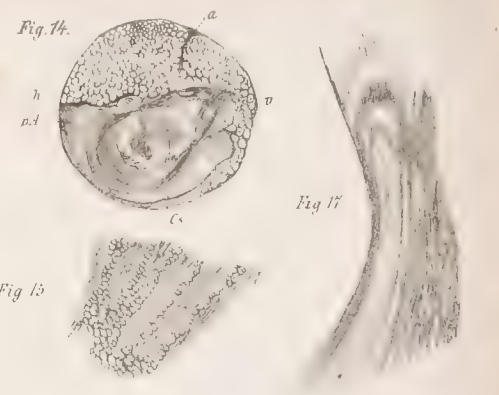
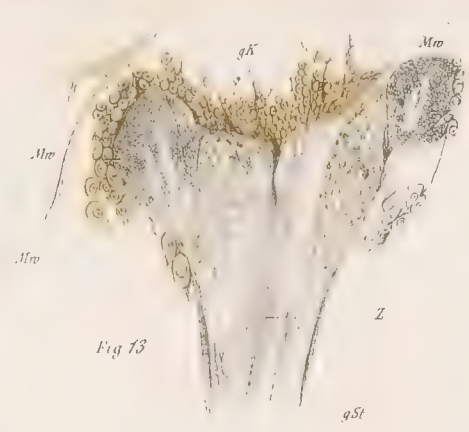
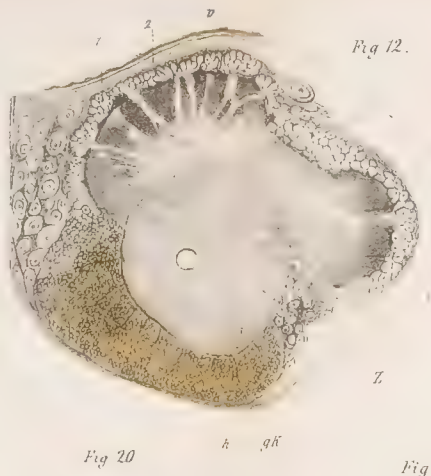
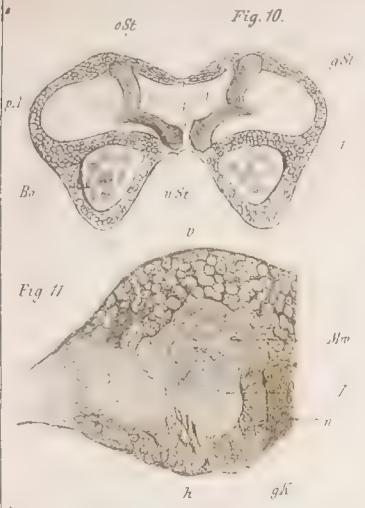


LIBRARY

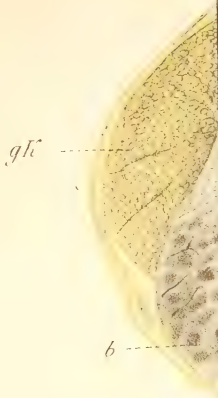






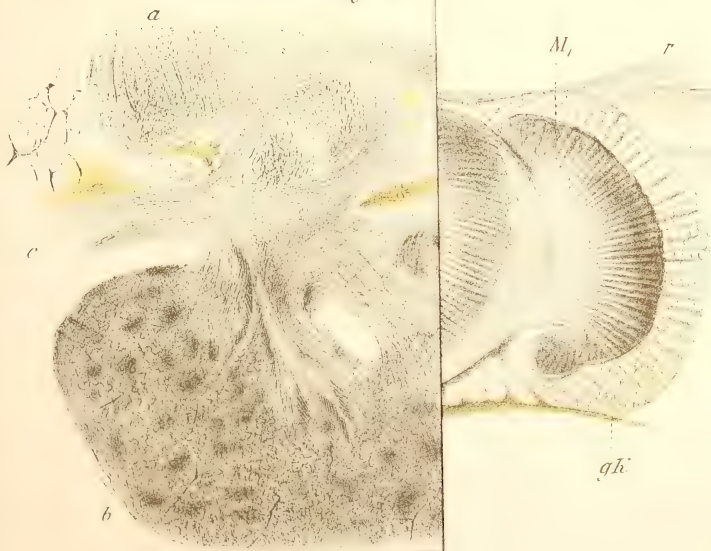






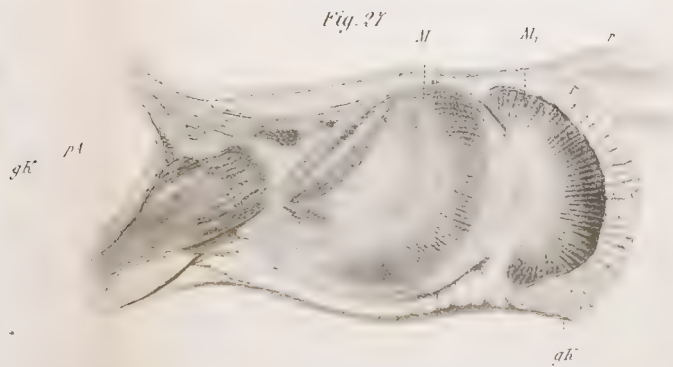
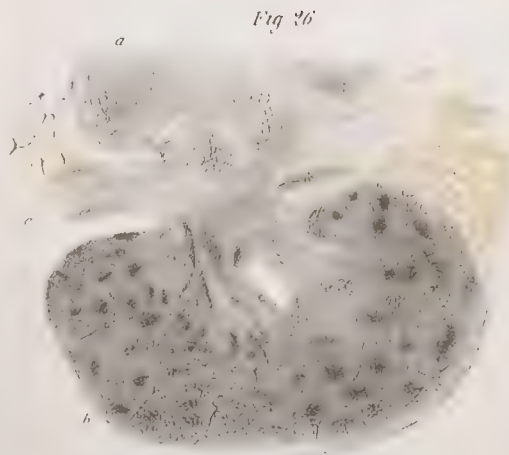
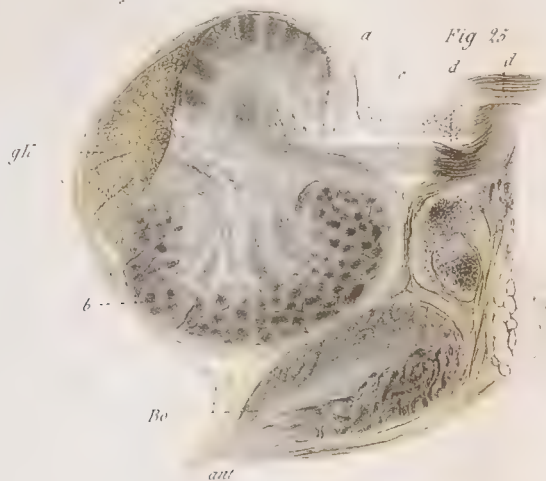
Bo

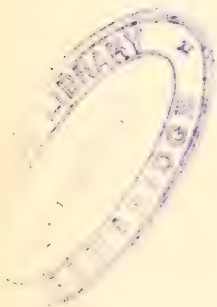
Fig. 26.













- 1, Nervenzellenlager zwischen Hirnstock und Bulbus olfactorius,
- 2, ein ähnliches, das zwischen den pilzhutförmigen Körpern in die hintere Hirnwand eindringt, mit einem verästelten Binde substanzgerüst für die Nervenzellen.

Fig. 24—26. *Astacus fluviatilis*.

Fig. 24. Durchschnitt des Gehirns vom Flusskreb in halbschematischer Darstellung. Vergr. HARTN. Oc. 3, Syst. 2. Die mittlere Partie repräsentirt die primäre Anschwellung.

- Bo*, Antennenanschwellung mit ihrem Marklager,  
*ant*, Antennennerv,  
*ac*, n. acusticus?  
*opt*, n. opticus,  
*a*, die in der ventralen kugligen Seitenanschwellung gelegene obere und kleinere Markmasse,  
*b*, die untere grössere Markmasse ebendasselbst,  
*gk*, das gangliöse Kernlager,  
*c*, das aus der runden seitlichen Anschwellung hervortretende Nervenfaserbündel,  
*Sc*, die Schlundcommissur,  
 1, Binde substanzbrücke im Hirn,  
 2, Ganglienzellenlager an der Vorderseite des Hirns,  
 3, dunkelgefärbtes Faserbündel mit feinsten Fibrillen im Opticus (vordere Schenkel des Chiasma),  
 4, ein am Ursprung des Opticus gelegenes Marklager,  
 5, das Chiasma,  
 6, medianes Nervenzellenlager zwischen und  
 7, ein lateral gelegenes seitlich von dem Ursprung der Schlundcommissur

Fig. 25. Hintere untere Partie des Krebshirns. Durchschnitt durch die runde seitliche Anschwellung und die Antennenanschwellung. Zp. Syst. 2.

- Bo*, die oblonge Antennenanschwellung,  
*ant*, Ursprung des Antennennerven,  
*a*, oberes } Marklager der runden Seitenanschwellung,  
*b*, unteres }  
*c*, das aus der letzteren zum Chiasma ziehende Nervenfaserbündel,  
*d*, Binde substanzbrücken.

Fig. 26. Der feinere Bau des Marklagers. Zp. Syst. 4. Diese Partie entspricht der rechten nicht ausgeführten Hälfte der Fig. 25. Bezeichnungen wie dort. Siehe Text p. 544.

Fig. 27. Augenanschwellung von *Carabus viol.* Zp. Syst. 3.

- M*, *M*<sub>1</sub>, zwei radial gestreifte Markzonen, umgeben von  
*gk*, der gangliösen Kernschicht,  
*pA*, die primäre Hirnanschwellung,  
*r*, Retinafasern.

## Mittheilung über die Entwicklungsgeschichte der *Paludina vivipara*.

Von

O. Bütschli.

Bekanntlich besteht hinsichtlich einer der fundamentalsten Fragen in der Entwicklungsgeschichte der Gastropoden eine tiefgreifende Differenz zwischen den Beobachtern der neuesten Zeit, speciell zwischen den beiden Forschern, welche mit dem verdienstvollsten Eifer die Ontogenie der Mollusken, und auch im Besonderen [die der Gastropoden sich zum Studium erlesen haben — E. RAY LANKESTER und H. FOL. Während dem Ersteren zufolge<sup>1)</sup> die Einstülpungsöffnung der Gastrula, der Gastrulamund oder Blastoporus, sich im Laufe der Entwicklung schliesst oder aber bei *Paludina vivipara* möglicherweise zum definitiven After wird, soll hingegen nach FOL<sup>2)</sup> die Einstülpungsöffnung, oder die ihr entsprechende Schlussstelle des Blastoderm bei epibolischer Bildung der Gastrula (*Amphigastrula* HAECKEL's) zur Mundöffnung werden. In einer soeben erschienenen Arbeit schliesst sich BOBRETZKY<sup>3)</sup>, der seine Untersuchungen an einer Anzahl Prosobranchien angestellt hat, den Angaben Fol's vollständig an und weist in, meiner Ansicht nach, überzeugender Weise nach, dass bei den betreffenden Prosobranchiern (*Nassa*, *Fusus* und *Natica*) wirklich der Mund aus der Schlussstelle des Blastoderms, die mit Recht der Einstülpungsöffnung homologirt wird, entsteht. Auf die nähere Darstellung der Ansichten der übrigen Forscher, welche sich in letzter Zeit mit der Entwicklung der

1) E. RAY LANKESTER, Contributions to the developmental history of the Mollusca. Philos. Transact. R. A. 1875. Part. I. und On the invaginate Planula, or Diploblastic phase of *Paludina vivipara*. Quart. Journ. of. micr. science. N. s. Vol. XV. 1875. p. 159—166.

2) H. FOL, Études sur le développement des mollusques. Archives de Zoologie expériment. 1875, und Sur le développement des Hétéropodes et des gastéropodes pulmonés. Compt. rend. de l'Acad. T. LXXXI. p. 472—74 et 523—26.

3) BOBRETZKY, Studien über die embryonale Entwicklung der Gastropoden. Vid. Archiv f. mikroskop. Anatomie. Bd. XII, p. 95—169.

Gastropoden beschäftigt haben, hinsichtlich der Frage nach der Bedeutung der Einstülpungsöffnung, kann ich in dieser kurzen vorläufigen Mittheilung wohl verzichten.

Im Laufe dieses Sommers wurde ich veranlasst mich durch eigene Untersuchungen über den Entwicklungsgang der *Paludina vivipara* zu unterrichten, einmal, um mich in dem jetzt vielfach besprochenen Thema der Molluskenentwicklung durch Autopsie zu belehren, und dann auch, um über einen so wichtigen Punct, wie die Bedeutung der Gastrulaöffnung, an einem Object, das nach RAY-LANKESTER die Beziehung der Einstülpungsöffnung zum After sehr wahrscheinlich machen sollte, ins Klare zu kommen.

Ich muss gestehen, dass ich keineswegs erwartete, den von RAY-LANKESTER angegebenen Entwicklungsgang von *Paludina vivipara* bestätigen zu müssen; ich glaubte vielmehr, dass sich bei eingehenderer Untersuchung dennoch die Uebereinstimmung mit dem von FOL und neuerdings BOBRETZKY von andern Gastropoden beschriebenen Entwicklungsgang herausstellen würde, und war hierzu um so mehr geneigt, als ich, wie BOBRETZKY, die zwei sehr schematisirten Abbildungen LANKESTER's keineswegs für entscheidend halten konnte, auch LANKESTER selbst sagt: »er sei geneigt anzunehmen, dass die Einstülpungsöffnung sich nicht schliesse, sondern hier direct in den Anus übergehe.

Nachdem ich jedoch der Entwicklung der *Paludina vivipara* hinsichtlich dieser Frage und auch mehr im Allgemeinen ein eingehendes Studium gewidmet habe, muss ich den Angaben LANKESTER's vollständig zustimmen und kann mit voller Ueberzeugung behaupten, dass bei *Paludina vivipara* die Einstülpungsöffnung, die Gastrulamündung, zum After wird, und zwar schliesst sie sich zu keiner Zeit wieder, sondern bleibt stets geöffnet und geht direct in den definitiven After über. — Der Modus der Einstülpung ist bei *Paludina* ganz derselbe wie bei den Heteropoden nach FOL's Schilderung, auch liegen die Richtungskörperchen, wie ich mehrfach sah, der Einstülpungsöffnung genau gegenüber am formativen Pol; es unterliegt daher keinem Zweifel, dass die Gastrula der Heteropoden und die der *Paludina* homolog sind — und dennoch diese grosse Verschiedenheit in der Weiterbildung, wenn wir die Schilderung FOL's acceptiren, der misszutrauen kein Grund vorliegt.

Einige Bemerkungen möchte ich mir noch über die Bildung des Mesoderms des Paludinenembryos gestatten, da dieser Punct in der Mittheilung LANKESTER's sehr unrichtig dargestellt worden ist.

Das Mesoderm liess sich zuerst wahrnehmen, wenn das Velum als ein nahezu aequatorialer, auf der Gastrulaachse senkrecht stehender Wimperreif (aus zwei Zellreihen bestehend) angelegt war. Dann finden sich



hinter dem Gastrulamund einige Mesodermzellen zwischen Entoderm und Ectoderm. Von hier aus wächst nun das Mesoderm nach dem der Einstülpungsöffnung gegenüberliegenden Pol zu und wird dabei bald aus zwei Zellschichten zusammengesetzt; schliesslich wird ein geschlossenes mittleres Blatt hergestellt. Ob die ursprüngliche Anlage des Mesoderms auch hier, wie nach RABL<sup>1)</sup> bei *Limnaeus*, eine bilateral symmetrische ist, konnte ich nicht entscheiden, jedoch scheint es mir wahrscheinlich. Was die erste Herkunft der Mesodermzellen betrifft, so liess sich darüber mit völliger Gewissheit nichts feststellen, dagegen deutet die Beschaffenheit derselben auf ihre Ableitung vom Entoderm hin. Die Leibeshöhle entsteht nun im Mesoderm durch Auseinanderweichen von dessen Zelllagen, von welchen eine dem Ectoderm folgt, eine andere als Darmfaserplatte dem Entoderm; beide jedoch durch zahlreiche reichlich verästelte Zellen, die die Leibeshöhle durchspannen, noch im Zusammenhang. Die Bildung der Leibeshöhle beginnt zuerst in dem der Einstülpungsöffnung gegenüber liegenden, vom Velum eingeschlossenen Körpertheil.

Der Mund und Oesophagus entstehen durch eine Einstülpung des Ectoderms, etwa zu derselben Zeit wie die Schalendrüse, dicht hinter dem Velum und ursprünglich der Schalendrüse fast genau gegenüber liegend. Relativ spät erst tritt der lang ausgewachsene auf der rechten Seite des Urdarms gelegene Oesophagus mit dessen hinterem Theil in Communication, welcher letzterer sich durch kleinzelligen Bau schon sehr frühzeitig von dem mehr vorderen Abschnitt des Urdarms differenziert hat und späterhin zum Magen wird, der vordere Abschnitt hingegen zur Leber.

Jederseits dicht hinter dem Velum entsteht wahrscheinlich durch Einstülpung des Ectoderms ein aus wenigen Zellen bestehender Körper, der hinsichtlich seiner Lage genau den sogenannten Urnieren der Süsswasserpulmonaten entspricht, jedoch hier niemals eine bemerkenswerthe Weiterentwicklung erreicht. Aeussere Urnierenzellen in derselben Gegend wie bei andern Prosobranchiern und den genannten Pulmonaten liessen sich nicht wahrnehmen.

Ohr- und Augenblasen entstehen auch hier durch Einstülpung des Ectoderms, erstere immer viel früher als die letzteren, dagegen liess sich nichts wahrnehmen, was auf eine Entstehung der Centren des Nervensystems durch Einstülpungen des Ectoderms hingewiesen hätte, und obwohl ich meine Beobachtungen in dieser Hinsicht nicht für entscheidend halte, so scheint mir dennoch das, was ich von der Entstehung

1) C. RABL, Die Ontogenie der Süsswasser-Pulmonaten. Jenaische Zeitschrift Bd. IX, p. 195—240.

der Fussganglien gesehen habe, sehr für die Auffassung BOBRETZKY's, dass dieselben von dem Mesoderm sich herleiteten, zu sprechen; wobei zwar immer zu berücksichtigen sein müsste, dass eine solche Entstehung sich nur sehr schwierig von einer Abspaltung vom Ectoderm unterscheiden lassen dürfte. Die Niere entsteht durch Einstülpung des Ectoderms in der Nähe des Afters und mündet auf späteren Stadien durch eine ziemlich weite Oeffnung in den Herzbeutel; letzterer wird viel früher angelegt als das eigentliche Herz, und ist ursprünglich ein grosser Sack, der einen bedeutenden Theil der Leibeshöhle einnimmt.

Am Schlusse dieser Mittheilung angelangt, erlaube ich mir noch folgende Bemerkung beizufügen. Sollte es sich in der Folge bewahrheiten, dass wirklich bei so nahe verwandten Thieren innerhalb der Gruppe der Prosobranchier oder auch zwischen der *Paludina vivipara* und den hinsichtlich ihrer Entwicklung in allen übrigen Punkten so ähnlich sich verhaltenden Pulmonaten eine so fundamentale Differenz in der Bedeutung des Gastrulamundes, des Blastoporus, sich finden sollte, so wäre hiermit ein Factum zu Tage gefördert, das, meiner Ansicht nach, mit der Gastraeatheorie unvereinbar ist. Denn auch die weitgehendsten Zugeständnisse von Heterotopien im Entwicklungsgang könnten unmöglich eine Erklärung dafür liefern, dass bei nahe verwandten Thieren die Einstülpungsöffnung bald Mund, bald After wird. Bei dem gegenwärtigen Stand der Forschungen ist jedoch die Möglichkeit eines Irrthums, wenn auch sehr unwahrscheinlich, so doch noch nicht völlig ausgeschlossen, so dass ein definitives Urtheil in dieser Angelegenheit noch nicht abgegeben werden kann.

Frankfurt a. M., den 12. August 1876.

---

# Ueber die Verwandlung der mexicanischen Axolotl in Amblystoma.

Von

Marie v. Chauvin.

Die von DUMÉRIL gemachten Beobachtungen an den im Pariser botanischen Garten befindlichen Axolotl, nach welchen dieselben sich im Larvenzustande fortpflanzten, und unter mehreren Hunderten einige dreissig, ohne irgend erfindlichen Grund, die Form von Amblystomen angenommen hätten und aufs Land gegangen seien, ist Veranlassung zu vielfachen Versuchen gewesen, die Axolotl in Amblystomen zu verwandeln.

Auch ich entschloss mich, mit jungen Axolotl, die mir Herr Professor WEISMANN zu dem Ende freundlichst abtrat, den Versuch zu machen, indem ich überzeugt war, dass er durch einen angemessenen auf die Thiere ausgeübten Zwang gelingen müsse.

Ist doch das Amblystoma als die höhere Form des Axolotl anzusehen, nach welcher dieser naturgemäss strebt, wofür der Vorgang im Pariser botanischen Garten und insbesondere der Umstand spricht, dass im Vaterlande des mexicanischen Axolotl andere Arten desselben die ganze Metamorphose aus dem Larvenzustande in die höhere Form durchmachen und erst in dieser fortpflanzungsfähig werden.

Beobachten wir doch auch an unsern europäischen Erdsalamandern den ähnlichen Vorgang:

Die Larve, welche im Wasser geboren wird, verbringt ihre erste Lebenszeit in diesem Elemente, geht dann an's Land und pflanzt sich als Erdsalamander fort.

CUVIER und nach ihm andere Naturforscher, wie BAIRD und HAECKEL, halten ja auch den Siredon mexicanus lediglich für eine Larve, die aus bis jetzt unbekanntem Ursachen nicht zur höheren Entwicklung gelangen kann.



Der unternommene Versuch gelang vollständig. In der von Herrn Professor WEISMANN verfassten Abhandlung <sup>1)</sup> »über die Umwandlung des Axolotl in Amblystoma« habe ich die Versuchsergebnisse in Kürze beschrieben.

Im Verlaufe dieses Aufsatzes, und wenn ich die nach derselben Richtung hin gemachten Experimente beschreibe, werde ich gelegentlich darauf zurückkommen.

Die verhältnissmässig geringe Mühe, welche die Verwandlung der Axolotl in Landsalamander mir verursachte, und der Umstand, dass die erzielten Amblystomen nach vollendeter Verwandlung ungemein kräftig entwickelt und von einer bemerkenswerthen Gefrässigkeit sind, und in Folge dessen fortdauernd und namentlich in der Dicke und der regelmässigen Ausbildung der Extremitäten zunehmen, spricht am Besten für die Richtigkeit der aufgestellten Ansicht: man gewinnt sofort die Ueberzeugung, dass man es hier mit einem natürlichen Verlaufe zu thun hat, in dem das Streben nach Fortentwicklung zu vollkommeneren Formen nicht zu verkennen ist.

Der den Thieren eingepflanzte Trieb zur Fortentwicklung ist so mächtig, dass er durch Nichts vertilgt werden kann und durch Vererbung von Generation zu Generation wahrscheinlich an Intensität, jedenfalls an Widerstandsvermögen gegen hemmende Einflüsse zunimmt. Dieser Trieb kann wohl, wenn die ihm entgegen wirkenden Umstände und Einflüsse zu mächtig sind, zeitweise unterdrückt werden, und ist dann für die Aussenwelt nicht wahrnehmbar, gleichsam in einem latenten Zustande, wie man es von der Wärme in gewissen Fällen annimmt.

In den meisten Fällen passt sich der Organismus des Thieres den neuen Verhältnissen an, wandelt sich um und gewinnt die Befähigung zur weiteren Existenz. Der Erhaltungstrieb, welcher den der Fortpflanzung in sich schliesst, bildet ja neben dem Triebe zur Fortentwicklung das zweite wichtige Moment im Leben der Thiere, und jenem ist es wohl allein zuzuschreiben, wenn Larven, die an der Weiterentwicklung verhindert werden, wie beim Siredon mexicanus, in der niederen Form fruchtbar werden.

Aehnliche Thatsachen sind an andern Orten und von verschiedenen Naturforschern festgestellt worden; ich erwähne nur zwei allgemein bekannte und auch in der vorhin citirten Abhandlung des Herrn Professor WEISMANN angeführte Beispiele, weil sie schlagend sind. DE FILIPPI fand im Jahre 1864 in einem Sumpfe am Lago maggiore fünfzig Tritonen,

1) Diese Zeitschrift Bd. XXV. Suppl. 1875, p. 299—301.

die in Körpergrösse und Entwicklung der Geschlechtsorgane mit reifen Thieren übereinstimmten, darunter aber noch zwei, die den Bau ausgewachsener Wassersalamander aufwiesen.

JULLIEN <sup>1)</sup> fand vier weibliche Larven von *Lissotriton punctatus*, die ebenfalls geschlechtsreif waren; in ihren Ovarien zeigten sich reife, zum Ablegen fertige Eier, und in der That legten zwei der Larven Eier.

Beiläufig gesagt, kann ich mich des Gedankens nicht erwehren, dass beim *Siredon mexicanus*, trotzdem die Fortpflanzung im Larvenzustande zur Regel geworden ist, dennoch, und wenn auch nur ausnahmsweise, die Verwandlung in die höhere Form in ihrem Vaterlande stattfinden müsse.

Die an Ort und Stelle bewirkten Nachforschungen scheinen nur sehr vereinzelt zu sein, und dann sollte man meinen, dass die climatischen Verhältnisse der grossen Thalmulde von Tenochtitlan mit ihren beiden, resp. süss- und salzwässrigen Seen, die, öfter aus ihren Ufern tretend, das umgebende Land weithin versumpfen machen, einzelnen Individuen des *Siredon mexicanus* Gelegenheit bieten werden sich in Amblystomen zu verwandeln.

Meines Wissens ist die Farbe und Zeichnung des Amblystoma wesentlich massgebend gewesen bei Bestimmung der Arten.

Nun habe ich aber an den zweijährigen in meinem Besitze befindlichen Amblystomen die Beobachtung gemacht, dass Farbe wie Zeichnung sehr trügliche, weil ganz veränderliche Merkmale sind.

In verschiedenen Stadien der Entwicklung hatten die Amblystomen ein so ganz anderes Ansehen, dass ich sie nicht für eine und dieselbe Art gehalten haben würde, hätte ich ihre Veränderungen nicht mit eigenen Augen verfolgt.

Aber dies nicht allein, auch ausserdem wichen sie unter einander bedeutend ab, so dass unter fünf Exemplaren nicht zwei sich befanden, die sich vollständig glichen.

Angesichts dessen darf wohl angenommen werden, dass bei Bestimmung der Arten Irrthümer vorgekommen sind. —

Der erfolgreiche Umwandlungsversuch hat gelehrt, wie durch einen mit Consequenz durchgeführten und der Natur der Axolotl entsprechenden äussern Zwang der Trieb zur Fortentwicklung aus dem schlummernden Zustande geweckt und die Larve dahin gebracht werden kann, ihre Metamorphose zu vollenden.

Ist nun die obige Auffassung richtig, so dürfte als weitere Consequenz die Behauptung zulässig erscheinen, dass auch das Amblystoma,

1) Compt. rend. T. 68, p. 938 u. 939.

als die höhere und vollkommene Form des *Siredon mexicanus*, erst recht fortpflanzungsfähig sein müsse. Unbegreiflich, weil im Gegensatze zu allen Erfahrungen im Haushalte der Natur, müsste es geradezu sein, dass Thiere in der höheren Form die Fruchtbarkeit verlieren sollten, die sie im minder vollkommenen Zustande besitzen.

Von vielen Seiten wird, insofern es den *Siredon mexicanus* betrifft, dem widersprochen und als Hauptgrund angeführt, dass an den in der Gefangenschaft lebenden Amblystomen bislang ein Fall der Fortpflanzung nicht constatirt worden sei, während die Vermehrung der Axolotl überall in der Gefangenschaft sehr reichlich stattfindet. Meine vielfältigen und eingehenden Beobachtungen der Lurche in ihrem ganzen Verhalten und insbesondere die Erfahrungen, welche ich bezüglich der grossen Schwierigkeit, Landsalamander zu füttern, gemacht habe, geben mir einen Fingerzeig für die auffallende Erscheinung der vermuthlichen Sterilität des Amblystoma.

Die Ernährung der Landsalamander ist, wie gesagt, äusserst schwer zu bewerkstelligen und am besten zu würdigen, wenn man sie in Vergleich stellt mit der der im Wasser lebenden Kiemenmolche.

Im Wasser können die als Futter dienenden Regenwürmer etc. sich nicht verkriechen, wie auf dem Lande und müssen dem hin- und herschwimmenden Axolotl aufstossen, und werden dann, falls er hungrig und zum Fressen aufgelegt ist, verspeist.

Ganz anders beim Amblystoma. Die demselben zur Nahrung gegebenen Regenwürmer verkriechen sich sofort ins Moos.

Der meistentheils ruhig liegende und unterm Moos verborgene Erdsalamander kommt nur selten mit einem Wurm in Berührung, und man ist genöthigt ihn aus seinem Schlupfwinkel hervorzuziehen und ihm so lange Regenwürmer vor dem Munde hin und her zu bewegen, bis er, zum Fressen angeregt, danach schnappt. Oft muss man stundenlang und zu verschiedenen Tageszeiten das Experiment wiederholen, ehe man seinen Zweck erreicht.

Auffallend ist die, man möchte sagen Launenhaftigkeit der Amblystomen bei diesen Versuchen hervorgetreten. Häufig kam es vor, dass sie, offenbar gelangweilt durch die verschiedenen Fütterungsversuche, sich plötzlich abwandten und dann stundenlang keinen Wurm annehmen wollten, obgleich sie in Folge des langen Fastens das Bedürfniss zum Fressen empfinden mussten.

Es liegt auf der Hand, dass bei der Schwierigkeit der Ernährung der Amblystomen während eines längern Zeitraumes, da sie aller Wahrscheinlichkeit nach frühestens nach dem zweiten Jahre die Fortpflan-



zungsfähigkeit erlangen, äusserst selten in einem Ernährungszustande sich befinden werden, der als Vorbedingung für die Vermehrung angesehen werden muss. Wenn auch die ihnen beigebrachte Nahrung zum Wachsthum ausreicht und ihnen das äussere Ansehen kräftiger Thiere verleihen mag, so ist damit noch keineswegs gesagt, dass der erlangte Ernährungszustand auch zur Fortpflanzung genügend sei. Offenbar muss dem Thiere zu diesem Behufe ein Ueberschuss vitaler Kraft innewohnen, zumal in der Gefangenschaft, wo alle die Einflüsse ausgeschlossen sind, welche die unmittelbare Einwirkung der frischen Luft, Wärme etc. in ihrem fortwährenden anregenden Wechsel, die mannigfache und gesunde, zum Fressen auffordernde Nahrung und vorzüglich der Reiz zur Paarung grösstentheils fehlen. Es ist daher nicht zu verwundern, dass bislang eine Fortpflanzung bei den Amblystomen nicht erzielt worden ist.

Im Interesse der Wissenschaft hielt ich einen Versuch nach dieser Richtung für wünschenswerth, zumal mir dadurch die Gelegenheit, den früheren Versuch der Umwandlung der Axolotl in Amblystomen zu wiederholen, geboten wird. Aus dem Aquarium in Hannover bezog ich zwölf Axolotllarven, die ich zu den Versuchen für besonders geeignet hielt, weil sie von anderen Eltern abstammten als die beim ersten Experiment verwendeten, und älter waren.

Beim ersten Versuch hatten die Axolotl das von DUMÉRIL als das günstigste zur Verwandlung bezeichnete Alter von sechs Monaten, während die hannoverschen beim Beginn des Versuches bereits neun und einen halben Monat alt waren.

Einige ihnen noch anhängende Hautfragmente bewiesen, dass sie sich bereits gehäutet hatten, ein Vorgang, der bei den früheren Axolotln unmittelbar mit dem Herausgehen aus dem Wasser zum ersten Male stattfand.

Von den zwölf hannoverschen Larven wählte ich die fünf kräftigsten und muntersten zu dem Experimente aus.

Vorweg muss ich bemerken, dass die hannoverschen im Vergleich zu den früheren im Wachsthum zurückgeblieben waren, aber nichtsdestoweniger schon die dunkle Farbe der ausgewachsenen Axolotl besaßen, während die beim ersten Versuch verwendeten erst nach der Verwandlung die helle Larvenfarbe mit der dunkleren vertauschten.

Der grosse Unterschied in der körperlichen Entwicklung der hannoverschen und der beim ersten Versuch verwendeten Axolotl wird erklärlich, wenn man erwägt, dass ich nur fünf Stück aufzog, denen ich die grösste Sorgfalt und Aufmerksamkeit zuwenden konnte, in Hannover aber man mehr als 800 Stück zu pflegen hatte.

Die hannoverschen Axolotllarven zeigten auch nicht, wie dies bei einer beim ersten Versuch verwendeten Larve der Fall gewesen, die geringste Neigung zur Verwandlung, d. h. sie hielten sich nicht an der Oberfläche des Wassers auf: das erste Anzeichen für den Beginn der Metamorphose.

Die fünf Individuen wurden genau der früheren Procedur unterworfen. Sie kamen in ein Gefäss, worin nur so viel Wasser sich befand, dass die Larven an der tiefsten Stelle knapp mit der Flüssigkeit bedeckt waren, aber beim Herumkriechen mehr oder weniger mit der Luft in Berührung geriethen und dann unwillkürlich Luft schnappen mussten. Das Verhalten der Larven in beiden Versuchen war sehr verschieden.

Beim ersten Versuche gewöhnten die Larven sich auf diese Weise allmählig an das Luftathmen, und die anfängliche unwillkürliche Function wurde zur Gewohnheit und schliesslich zum Bedürfniss.

Die nächste Folge davon war, dass die Kiemenquasten schon wenige Tage nach dem ersten Luftschnappen anfangen einzuschumpfen und die Larven nach Verlauf von vier Tagen das Wasser ganz verlassen konnten.

Den hannoverschen Larven war das Athmen der Luft augenscheinlich zuwider, sie verloren die Esslust, alle Versuche ihnen Regenwürmer beizubringen schlugen fehl, und sie wurden so schwach, dass ich genöthigt war, so viel Wasser zuzugiessen, dass sie überall im Gefäss bis über den Rücken davon bedeckt waren.

Sie kamen nun wenig mit der Luft in Berührung, der Verwandlungsprocess wurde verzögert und erst nach Verlauf von fünf Tagen durfte ich das Wasser wieder auf den früheren niedrigen Stand bringen.

Von da ab gewöhnten sie sich in einigen Tagen so weit an das Luftathmen, dass sie zwar nicht mehr erkrankten, aber zum Fressen dennoch keine Lust zeigten.

Die beim ersten Versuche verwendeten Axolotllarven hatten in der letzten Periode der Verwandlung im Wasser und zu Anfang derselben auf dem Lande keine Nahrung zu sich genommen. Dasselbe beobachtete ich an den in der Metamorphose begriffenen gesunden und kräftigen Larven der Feuersalamander und Tritonen, was als das Naturgemässe angesehen werden dürfte.

Aus dem bisherigen Verhalten der hannoverschen Larven musste die Dauer der Umwandlungsperiode annähernd auf das drei- bis fünf-fache berechnet werden. So lange konnten sie selbstverständlich nicht ohne Nahrung bleiben. Ich war deshalb genöthigt sie während der Nacht in tieferes Wasser zu setzen, damit sie wieder Nahrung zu sich nahmen.



Diese Vorsicht war um so mehr geboten, als die Larven im andern Falle bei ihrer im Ganzen schwachen Constitution unmöglich im Stande gewesen sein würden, alle die Veränderungen durchzumachen, welche eine Folge des durch das Einathmen der atmosphärischen Luft sich verändernden Organismus sind.

Abgesehen von der nächsten und tiefsten Einwirkung der Umwandlung des Blutumlaufs, so führt das Leben auf dem Lande noch andere Veränderungen herbei, z. B. die Haut verliert das Schleimige, der Rückenamm verschwindet und es kommt daselbst eine Furche zum Vorschein, der Schwanz verliert den breiten Hautsaum, die Kiemenspalten schliessen sich u. s. w. Alles Vorgänge, die einen bedeutenden Stoffwechsel bedingen und ein regelmässiges Fressen des Thieres voraussetzen.

Der Aufenthalt der hannoverschen Larven zur Nachtzeit im tieferen Wasser verursachte nicht allein einen Stillstand im Verwandlungsprocess, sondern auch einen Rückschritt, so dass viel mehr Zeit darüber verging als beim ersten Versuche.

Ich überzeugte mich bald, dass es nicht möglich sein würde, sie noch während des Wasserlebens zur Veränderung der äusseren Gestalt zu zwingen, wie dies nicht nur bei den ersten Versuchs-Axolotl gelungen war, sondern auch bei anderen in Amerika einheimischen Amblystomen beobachtet worden ist.

Ein stärkerer als der bislang ausgeübte Zwang, selbst auf die Gefahr hin, dass die Thiere dabei zu Grunde gehen würden, erschien mir nunmehr als letztes und einziges Mittel geboten: sie wurden auf's Land gebracht, dessenungeachtet sie noch die Kiemen und den Schwimmschwanz, mit einem Wort, die vollständige Gestalt der Axolotl besaßen.

Der günstige Erfolg sprach für die Zweckmässigkeit des gewagten Experiments. Die Thiere fühlten sich in der ersten Zeit, wie zu erwarten war, sehr unbehaglich und verlangten deshalb eine besonders aufmerksame Pflege und viele und gute Nahrung.

Die ersten Versuchs-Axolotl hatten sich, wie bereits angeführt worden ist, zum ersten Male beim Verlassen des Wassers gehäutet. Hierauf folgten in kurzen Zwischenräumen noch mehrere Häutungen. Nach jeder derselben verlor die Haut etwas von ihrer Klebrigkeit, und es blieben in Folge dessen immer weniger Theilchen von Erde und Moos daran hängen. Die hannoverschen Axolotl, welche noch mit der den Fischmolchen eigenen schleimigen Haut auf's Land kamen, waren diesem Uebelstande in hohem Grade ausgesetzt. Da aber die anhaftenden Moos- und Erdtheilchen die Haut in ihrer Function des Athmens und Aufsau-



gens von Wasser beeinträchtigten, wodurch andererseits die unbedingt nöthige Häutung verhindert worden wäre, so war ich genöthigt die Thiere zweimal täglich in einem Wasser zu baden, das ich bis zu 44 Grad Réaumur erwärmt hatte.

Eine andere erklärliche und dem Häutungsprocess eben so nachtheilige Erscheinung war mit dem Landleben verbunden: Die Haut trocknete äusserlich stark und schnell ein. Um dies zu verhindern wurden die Axolotl mit ganz lockerem, beständig nass gehaltenem Moose bedeckt.

Eine andere Folge des mit dem Uebergange aus dem Wasser- in das Landleben verbundenen unbehaglichen Zustandes der Thiere war der, dass sie nicht aus eigenem Antriebe fressen wollten. Während des Lebens im Wasser verschlucken sie bekanntlich zugleich mit dem Wasser auch die Nahrung. Die hannoverschen Axolotl, welche, wie vorhin erwähnt, noch die Natur der Fischmolche besaßen, als sie aufs Land gebracht wurden, konnten auch nur dem entsprechend genährt werden: es wurde jedem das Maul vorsichtig geöffnet und ein ganz kleiner Regenwurm, mit dem Kopfende voran, hineingesteckt, der hervorragende Theil des Wurmes gedrückt, wodurch dieser, zum Krümmen veranlasst, sich vorwärts bewegend immer tiefer in den Schlund des Axolotl gelangte und ganz verschluckt wurde sobald ich den Axolotl schnell ins Wasser untertauchte.

Die Fütterung geschah zweimal täglich, Morgens und Abends.

Es ist einleuchtend, dass dieses Experiment nicht allein mühsam war, sondern auch namentlich wegen der Eigenthümlichkeiten der Thiere grosse Aufmerksamkeit und Geduld beanspruchte. Häufig kam es vor, dass die Axolotl die bereits verschluckten Regenwürmer wieder ausspion und die Atzung mitunter vier- bis sechsmal wiederholt werden musste.

Bei drei von den fünf Axolotln, die gar keine Neigung zum Fressen zeigten und denen nur wenige und ganz kleine Regenwürmer beigebracht werden konnten, verzögerte sich natürlich die Verwandlung ungemeyn. Die Lebensthätigkeit genügte nicht mehr zum Abstossen der alten Haut. Die natürliche Folge war die Störung im Befinden der Individuen und Hemmung in der Weiterentwicklung. Ihre Lebenskraft schwaud von Tag zu Tag, die Verwandlung stockte und schliesslich starben sie.

Der Zeitraum, innerhalb welcher der Versuch vor sich ging, war bei den drei Axolotln verschieden:

Nr. 1 war acht Tage,

Nr. 2 siebzehn Tage,

Nr. 3 achtzehn Tage

im Wasser, bevor sie auf's Land gebracht werden konnten.

Nr. 4 lebte neunundvierzig Tage,

Nr. 2 zweiundvierzig Tage,

Nr. 3 einundfünfzig Tage

bis zu ihrem Tode auf dem Lande.

Besonders bemerkenswerth bei allen drei Individuen ist die unvollendete Metamorphose ungeachtet der weit vorgeschrittenen Verwandlungen: Rückenamm, Schwimmschwanz, und namentlich die Kiemenquasten hatten sehr abgenommen, mit einem Worte, die Landform schien annähernd erreicht zu sein, aber sie starben dennoch.

Hinsichtlich der beiden andern Axolotl zeigte sich, nachdem sie einige Tage auf dem Land zugebracht hatten, schon eine merkliche Abnahme der Kiemenquasten und des breiten Schwimmschwanzes.

Es war diese Erscheinung gleichsam ein gewaltsames Eintrocknen der oben genannten Theile durch die Einwirkung der Luft, im Gegensatze zu dem natürlichen Einschrumpfen oder vielmehr zu der sich vollziehenden Aufsaugung der Kiemenquasten und der Schwanztheile vermöge der organischen Umbildung des Thierkörpers innerhalb des Wassers. Ungeachtet der Verzögerung des Verwandlungsprocesses erlangten zwei der fünf hannoverschen Axolotl schliesslich die vollkommene Amblystomaform.

Einer derselben, Nr. 4, war neun Tage im Wasser, ehe er dasselbe verlassen konnte, und dann noch achtundzwanzig Tage auf dem Lande, bis die vollständige Verwandlung erfolgt war, welche sich folgendermassen kennzeichnete: die Kiemenpalten waren geschlossen, der Rückenamm und der Hautsaum am Schwanz verschwunden, und zeigte letzterer eine mehr rundliche Form, die Augen traten hervor und waren mit Augenlidern versehen, die Haut zeigte die glänzende schwarzviolette Farbe der Amblystomen mit vielen intensiv weisgelben Flecken, die unregelmässig über den ganzen Körper und die Beine vertheilt waren. Während der Verwandlung auf dem Lande häutete er sich zwei Mal, und nach vollendeter Verwandlung bis zum 5. Juni noch elf Mal.

Nr. 5 erlebte eine ganz abnorme Metamorphose, die ein ganz besonderes Interesse beanspruchen dürfte.

Dieses Individuum blieb zwanzig Tage lang im Wasser und besass noch, als es auf's Land kroch, ungewöhnlich grosse und schön entwickelte Kiemen, die sich fest an den Körper anlegten.

Obgleich es in diesem Zustande keineswegs reif zum Leben in der Luft erschien, so befand es sich dennoch sehr wohl: es war munter, frass regelmässig und viel, und gedieh vortrefflich. Nach vier Wochen zeigte es — bis auf die Kiemen, die noch immer die Grösse mancher der im Wasser lebenden Axolotl besaßen — so vollkommene Ambly-



stomenform, dass es sich von Nr. 4 durch Nichts unterschied. Wurde es in's Wasser gebracht, so entfalteten sich die Kiemen, und man war versucht zu glauben, es könne wiederum damit athmen. Aber weit gefehlt, es machte alle möglichen Anstrengungen wieder auf's Land zu kommen, und es unterliegt keinem Zweifel, dass es gestorben wäre, wenn ich es nicht aus dem Wasser genommen hätte. Ich erkläre mir diesen Vorgang damit, dass der Organismus des Individuums vollständig umgewandelt und insbesondere die Lunge der Art entwickelt und der Luftathmung angepasst war, dass das Thier die Befähigung im Wasser zu leben vollständig verloren hatte.

Von dieser Zeit ab schwanden die Kiemen nach und nach und bildeten nach weiteren neun Wochen, also im Ganzen nach sechzehn Wochen, nur kleine Stümpfchen, die aber noch immer den vollständigen Schluss der Kiemenspalten verhinderten.

Es ist anzunehmen, dass auch diese sich in weiteren vierzehn Tagen schliessen werden. Innerhalb der sechzehn Wochen häutete sich Nr. 5 dreizehn Mal.

Ungeachtet der grossen Verschiedenheit in der Zeitdauer des Verwandlungsprocesses der beiden Individuen Nr. 4 und 5 zeigte sich bezüglich der Häutungen derselben eine auffallende Uebereinstimmung. Jedes dieser Thiere machte auf dem Lande innerhalb vierzehn Wochen dreizehn Häutungen durch, die bei beiden stets an demselben Tage stattfanden.

Die Zwischenräume von einer Häutung zur andern waren ganz unregelmässig und betrug vier, fünf, sieben und selbst neun Tage. Diese Uebereinstimmung weiss ich mir nicht anders zu erklären, als dass beide in einem und demselben Gefäss aufbewahrt, dem gleichen Grade von Feuchtigkeit ausgesetzt waren. Jedenfalls spielt diese eine Hauptrolle bei der Verwandlung insofern, als mit der grösseren Befeuchtung auch eine Beschleunigung der Häutung zusammentraf.

Im Allgemeinen und resumierend ist noch anzuführen, dass die grössere oder geringere Leichtigkeit, mit welcher der Process der Verwandlung der Axolotl in Amblystomen sich vollzieht, von dem Maass der Gesundheit und Kraft abhängig ist, die den einzelnen Individuen innewohnt. Die hannoverschen Larven waren alle von gleichem Alter als ich die Versuche mit denselben anstellte. Davon waren aber zu der Zeit nur zwei Stück dazu geeignet, wie die Erfahrung gelehrt hat, ein Beweis, dass nicht das Alter hierbei, sondern andere Momente massgebend sind.

Zu diesen zähle ich aussér dem oben genannten genügenden Maass von Gesundheit und Kraft eine hinlänglich ausgebildete Lunge, welche,



wie der Körperzustand im Allgemeinen, vornehmlich davon abhängt, dass das Thier gut genährt ist.

Die beim Beginn der oben beschriebenen Versuche als vorerst untauglich zurückgestellten Exemplare waren damals noch viel weniger entwickelt als die Nr. 1, 2 und 3, welche, wie wir gesehen haben, den Versuch zu überdauern ausser Stande waren. Durch eine besonders gute Fütterung gelang es dennoch sie allmähig so weit zu bringen, dass sie zu dem Versuch ganz geeignet schienen. Unterdessen hatten sie das Alter von 13<sup>1</sup>/<sub>2</sub> Monat erreicht. Ich unterwarf sie genau derselben Behandlung und berücksichtigte alle bisher gemachten Erfahrungen, namentlich bei der Fütterung. Mit Leichtigkeit brachte ich sie auf's Land, und nun haben sie den grössten Theil der Metamorphose glücklich überstanden und sind so kräftig entwickelt und munter, dass ein Misslingen des Versuches um so weniger zu befürchten steht, als sie regelmässig von selbst fressen.

Auch bei diesem dritten Experiment machte ich die Erfahrung, wie der günstige Ausfall desselben hauptsächlich davon abhängig ist, dass die Thiere von Anfang an gut genährt werden und unausgesetzt, zumal in den ersten Tagen, wo die Unlust zum Fressen in der Regel am grössten ist, mit reichlicher Nahrung versehen werden. Wird diese Zeit verpasst, dann sind die nachtheiligen Folgen nicht mehr gut zu machen.

Aus den verschiedenen Erscheinungen, die hervortraten, und den Erfahrungen, die im Laufe der Versuche gemacht wurden, ging unzweifelhaft hervor, dass es nur erforderlich ist, den behufs der Verwandlung auf die Axolotl auszuübenden Zwang so lange wirken zu lassen, bis die Larve eine gewisse Stufe in der Metamorphose erreicht hat.

Während des Verwandlungsprocesses traten indessen so mancherlei Erscheinungen zu Tage, dass es ungemein schwierig ist, diejenigen derselben als massgebend für den Zeitpunkt zu bezeichnen, an welchem das Individuum bis zum betreffenden Entwicklungsstadium gekommen ist. So weit ein einigermaßen sicherer Schluss aus den drei Versuchen gefolgert werden kann, glaube ich annehmen zu müssen, dass der Zeitpunkt dann eingetreten ist, wenn die Kiemen zum Athmen im Wasser nicht mehr genügen, was sich dadurch kund giebt, dass das Thier nicht mehr längere Zeit auf dem Grunde des Wassers aushalten kann, oft an die Oberfläche kommt und am Rande des Gefässes herumschwimmt, um einen Ausgang aus demselben zu finden.

Einen sprechenden Beweis hierfür glaube ich darin gefunden zu haben, dass Thiere, die bereits acht Tage auf dem Lande gelebt hatten und ganz gesund geblieben waren, sofort die Kiemen entfalteten und

damit athmeten, als ich sie in's Wasser brachte, und vorerst gar keine Lust mehr zeigten das Wasser zu verlassen.

Nun brachte ich sie wieder auf's Land, wo die Kiemen nach einigen Tagen die Fähigkeit vollständig verloren als Athmungswerkzeuge zu fungiren und hiermit jeder Rückschritt abgeschnitten war.

Hat das Thier einmal die genannte Stufe der Metamorphose erreicht, so befindet es sich auf dem Scheidewege, d. h. sein Organismus verwandelt sich unter Anpassung an die äusseren Lebensbedingungen zum vollständigen Landthier, oder seine Lebenskraft reicht nicht aus die tiefgehenden Veränderungen im Thierkörper zu überdauern, und es stirbt: ein Fortleben auf einer Zwischenstufe ist unmöglich.

Die von mir früher aufgestellte Ansicht, dass die mexicanischen Amblystomen fortpflanzungsfähig sein müssen, hat eine unerwartete Bestätigung durch HERRN BLANCHARD erhalten. In dem Bulletin des Sociétés savantes. Académie des sciences de Paris p. 356 vom 27. März 1876 heisst es nämlich:

M. BLANCHARD annonce à l'Académie que l'Amblystome du Mexique, forme adulte des Axolotls, vient de pondre, pour la première fois dans la ménagerie du Muséum. Il n'en est douc rien de la prétendue stérilité de Batraciens parvenus à l'état adulte, qui se montrent très-feconds tant qu'ils demeurent dans la condition de larves. Cette reproduction des Amblystomes est due aux soins de M. le professeur L. VAILLANT, chargé de la direction de la ménagerie des Reptiles, au Muséum<sup>1)</sup>.

Es könnte zwar eingeworfen werden, dass die Fortpflanzungsfähigkeit nicht eher erwiesen sei, als bis die Fruchtbarkeit der Eier festgestellt ist.

Nun weiss ich aber aus eigener Erfahrung, wie selten Landsalamander, die längere Zeit in der Gefangenschaft lebten, sich fortpflanzten, und wie dies nur unter den allergünstigsten Verhältnissen und bei besonders aufmerksamer Pflege zu erzielen war. Beispielsweise führe ich an, dass bei einer grösseren Anzahl sehr gut genährter und gesunder Tritonen, die über ein Jahr in einem grösseren Gefässe zusammen lebten, die meisten Weibchen Eier legten, von denen nur sehr wenige befruchtet waren.

*Salamandra maculosa* hingegen brachte nur dann Junge zur Welt, wenn die Weibchen im trächtigen Zustande eingefangen worden waren. Bei solchen, welche längere Zeit in der Gefangenschaft sich befanden, habe ich dies bis jetzt nicht erreichen können.

Ohne Zweifel wird es bei den mexicanischen Amblystomen sich

1) S. *Révue scientifique de la France et de l'étranger* Nr. 41, 8. Ap. 1876.



ähnlich verhalten. Es dürfte hier der Ort sein, noch einige interessante Beobachtungen, die zweijährigen aus dem ersten Versuche stammenden Amblystomen betreffend, in Kürze zu erwähnen.

Das Aeussere derselben hat sich während des zweijährigen Wachstums, wie schon früher angedeutet wurde, wesentlich verändert.

Der frühere schlanke Körper nahm allmählig eine gedrungenere, dickere und schliesslich sehr plumpe Gestalt an. Die Füsse bekamen schärfere Formen, die Zehen wurden länger, runder und deren Spitzen zeigten sich hornartig erhärtet, so dass die Füsse nicht allein zur Fortbewegung auf dem Lande vollständig geeignet wurden, sondern auch durch den fortgesetzten Gebrauch die Fähigkeit sich anzuklammern erworben haben. Die Farbe hat ebenfalls auffallende Veränderungen erlitten: anfänglich dunkelschwarz mit einem ins Grünliche spielenden Anfluge, war sie schliesslich braunschwarz mit einem violetten Schimmer.

Der Uebergang in der Farbe vollzog sich aber so allmählig, dass man ihn in den Zwischenzeiten auch nur annähernd festzustellen ausser Stande war.

Die früheren über das ganze Thier vertheilten, unregelmässigen, intensiv weissgelben Flecken verschwanden bis auf wenige. Es blieben nur je ein Streifen auf den Bauchseiten und zahlreiche Flecken von ungleicher Grösse auf der Kehle übrig, matt weissgelb mit verschwommenen Umrissen.

Die Periode der wichtigsten und tiefgreifendsten Veränderungen ist wahrscheinlich hiermit abgeschlossen; nichtsdestoweniger dürfte die Farbe sich mit der Zeit noch verändern.

Bevor ich schliesse, will ich in aller Kürze noch eines interessanten, auf Anregung des Herrn Professors CARL V. SIEBOLD unternommenen Versuches erwähnen, den ich mit Alpensalamandern (*Salamandra atra*) angestellt habe.

Die Alpensalamander vollenden bekanntlich ihre Metamorphose in der Mutter und kommen als fertige Landthiere zur Welt.

Ich hatte trüchtige Weibchen aufgeschnitten und setzte die Fötus in der Absicht ins Wasser, um sie zu nöthigen, die weitere Entwicklung in diesem Elemente durchzumachen.

Nur bei einem Individuum gelang dies oft von mir versuchte, aber bis jetzt misslungene Experiment. Das Thier warf wunderbarer Weise nach Verlauf von vier Tagen die mit auf die Welt gebrachten sehr schön entwickelten grossen Kiemen, nachdem das Blut aus denselben zurückgetreten war, gänzlich ab; an deren Stelle bildeten sich Kiemen von ganz abnormen Formen, mit welchen das Thier im Wasser athmete und so vollständig den neuen Lebensbedingungen sich anpasste, dass die



Larve fünfzehn Wochen lang auf dem Grunde des Wassers lebte und sich kräftig entwickelte.

Auch mit dem Schwanze ging eine Veränderung vor: es setzte sich ein Hautsaum an, wodurch er die Gestalt eines Tritonenschwanzes annahm und zum Rudern geeignet wurde. Die Haut der Larve wurde sammetartig und veränderte die Farbe.

Nach vierzehnwöchentlichem Aufenthalte im Wasser schwanden die Kiemen allmähig und die Haut wurde glänzend schwarz. Die Larve häutete sich, ging auf's Land, ihre Kiemenspalten schlossen sich, und nun zeigte sie ganz den äusseren Habitus der schwarzen Alpensalamander.

Es war ursprünglich meine Absicht, diesen merkwürdigen Fall einer mit so vielen interessanten Details verbundenen Umwandlung nebst detaillirten Zeichnungen als zweiten Theil diesem Aufsätze folgen zu lassen. Da ich aber im Begriff stehe ähnliche und zwar ausgedehntere Versuche mit Alpensalamandern anzustellen, so behalte ich mir vor, die oben erwähnten Versuche später ausführlicher mitzutheilen, in der Hoffnung, den bereits gemachten vielfältigen Beobachtungen noch einige Ergänzungen hinzufügen zu können.

Freiburg im Breisgau, im Juni 1876.

---

## Zusatz zu den Mittheilungen über die Verwandlung des Axolotl in Amblystoma.

Von

C. v. Siebold.

Gewiss werden die Freunde der Biologie mit dem grössten Interesse den Mittheilungen gefolgt sein, welche Fräulein M. v. CHAUVIN über ihre gelungenen Versuche, den Axolotl in Amblystoma zu verwandeln, in dieser Zeitschrift niedergelegt hat. Mit diesen bekanntlich von Paris ausgegangenen Verwandlungsversuchen ist übrigens ein neuer weiter zu verfolgender Weg eröffnet worden, welcher ganz geeignet ist, über verschiedene wichtige biologische Verhältnisse gerade in dem Bereiche der einer Metamorphose unterworfenen Amphibien, und unter diesen besonders in der Gruppe der Urodelen eine Reihe von mannigfaltigen Versuchsobjecten zu bieten.

Mir war schon vor längerer Zeit der Gedanke gekommen, ob es nicht möglich sein sollte, dem durch seine höchst merkwürdige, von dem gewöhnlichen Wege abweichende Fortpflanzungsweise ausgezeichneten schwarzen Landsalamander eine andere Richtung seiner Entwicklung aufzuzwingen. Offenbar waren diese schwarzen Landsalamander, nachdem sie sich von ihrem nächsten Verwandten, dem gelbgefleckten Molche, entfernt und nach höheren, aber zugleich an stehenden Wässern armen Gebirgsregionen hinaufgezogen hatten, als trüchtige Weibchen genöthigt worden, ihre mit sehr entwickelten Kiemen versehene Brut länger als sonst in den Uterusbehältern zurückzuhalten, da sie keine Wassertümpel zum Absetzen der wasserbedürftigen Larven vorfanden. Mittlerweile schritt wahrscheinlich die Metamorphose dieser im Mutterleibe zurückgehaltenen Larven fort, und nachdem die Kiemen derselben verschwunden waren, konnten die Mütter zuletzt auch ohne Wasser ihre zur Luftathmung vorbereiteten Jungen, da dieselben mittlerweile für den Aufenthalt ausserhalb des Wassers existenzfähig geworden waren, unbeschadet zur Welt bringen. Mit dieser Anschauung und Auffassung, deren Richtigkeit ich freilich dahingestellt sein lassen musste, warf

ich mir zugleich die Frage auf, ob nicht die Jungen des schwarzen Alpensalamanders im Wasser am Leben erhalten werden könnten, wenn sie mit sehr entwickelten Kiemen ausgestattet dem Mutterleibe entnommen und in frisches Wasser gesetzt würden.

Ich machte zur Lösung dieser Frage verschiedene Male das Experiment, und nahm die beiden Fötus aus einer trächtigen *Salamandra atra* heraus, während sich ihre Kiemen in dem Stadium der vollkommensten Entwicklung befanden, und warf dieselben in eine mit frischem Wasser gefüllte Glaswanne, welche zugleich verschiedene Algen enthielt. Dieses Experiment misslang mir mehrmals vollständig, indem sehr bald, das heisst in wenigen Tagen, die prächtig entwickelten Kiemen, welche anfangs in ihrer Länge und Breite die Seiten des Körpers der Larve schleierartig umgaben, vollständig einschrumpften und das Thier zum Absterben veranlassten. Mangel an Nahrung kann den Tod solcher Larven nicht verursacht haben, da ihr Magen noch genug Vorrath von Dottermassen enthielt, welche sie bekanntlich im Fruchthälter ihrer Mutter durch Auffressen der übrigen vorhandenen Eier sich angeeignet haben, mit welcher Nahrung sie alsdann zu jener auffallenden Grösse und vollkommenen Entwicklung des Körpers heranzuwachsen im Stande sind, um als fertige Landthiere geboren zu werden.

Nach diesen vergeblichen Versuchen, solche junge und Kiemen tragende Alpensalamander zu axolotlartigen Wesen zu erziehen, wendete ich mich an Fräulein v. CHAUVIN, deren ausgezeichnete Begabung, Thiere der verschiedensten Art mit dem glücklichsten Erfolg zu erziehen, ich schon längst als Augenzeuge kennen gelernt hatte, und veranlasste diese Dame, mit ihrer glücklichen Hand den Versuch zu machen und die Frage zu lösen, ob es durch ihre Erziehungsmethode gelingen würde, dergleichen axolotlartige Larven der *Salamandra atra* am Leben zu erhalten und gross zu ziehen.

Ogleich dem Fräulein v. CHAUVIN, wie aus dem Bericht dieser Dame zu ersehen ist, diese Experimente bis jetzt ebenfalls noch nicht völlig gelungen sind, so enthalten die Erfahrungen, welche von derselben bei dieser Gelegenheit an einem Individuum gemacht und in Kürze mitgetheilt worden sind, doch so höchst merkwürdige Momente, dass ich nicht umhin kann, auf diese noch besonders aufmerksam zu machen.

Zunächst ist es sehr auffallend, dass in dem vorliegenden Falle von einer Larve der *Salamandra atra* die sehr schön entwickelten Kiemen abgeworfen wurden, das heisst durch gänzliche Verschrumpfung verloren gingen, und dass sich nachher an deren Stelle neue Kiemen obwohl in abnormer Form, gebildet haben, mit welchen dieselbe Larve fünfzehn Wochen fortlebte und sich kräftig entwickelte. Diese Beobach-



tung muss im höchsten Grade unser Interesse erregen, indem sich hier an dieser Larve der *Salamandra atra* die Fähigkeit, verloren gegangene Kiemen wieder zu ersetzen, in entsprechender Weise wirksam gezeigt hat, wie sie von DUMÉRIL bereits an den mexicanischen Axolotln beobachtet worden ist. Von DUMÉRIL wurden übrigens die Kiemen den erwachsenen Axolotln abgeschnitten, um diese so verstümmelten Thiere zur Lungenathmung zu veranlassen und zu zwingen sich rascher zu Amblystomen umzuwandeln. Es gelang dies aber nicht, die Reproductionskraft der mexicanischen Axolotl ersetzte die geraubten Kiemen so rasch wieder durch nachwachsende neue Kiemen, dass es gar nicht zur Umwandlung in *Amblystoma* gekommen ist<sup>1)</sup>.

Es muss übrigens sehr auffallen, dass die Umwandlung von Axolotl in *Amblystoma* mit so vielen Schwierigkeiten verbunden ist, da doch die Verwandlung einer kiementragenden Larve von *Salamandra maculata* in einen Landsalamander so leicht von Statten geht, wie ich das schon vor vielen Jahren beobachtet und beschrieben habe<sup>2)</sup>, und wie dieselben Verwandlungsversuche später mit demselben glücklichen Erfolge an dem gefleckten Landsalamander von dem Herrn L. CALORI in Bologna wiederholt worden sind<sup>3)</sup>.

Bei meinen vielfachen Sectionen von Weibchen des schwarzen Alpensalamanders ist mir übrigens noch eine Erscheinung aufgefallen, die ich hier nicht unerwähnt lassen will. Ich fand nämlich sehr oft in den beiden Fruchthältern trächtiger Alpensalamander, je nach dem mehr oder weniger vorgeschrittenen Wachsthum der beiden Fötus, eine bald geringere, bald grössere Anzahl von unentwickelt gebliebenen Eiern, welche den heranwachsenden beiden Foetus als Nahrung dienen. Eben diese Eier enthielten stets einen milchweissen Dotter, welcher von einer glashellen, gallertartigen Eiweissmasse scharf abgegrenzt umhüllt war.

1) Vergl. die interessanten Berichte DUMÉRIL'S in den: *Comptes rendus*, Tom. LXV. 1867. p. 242. *Expériences faites à la ménagerie des Reptiles du Muséum d'histoire naturelle sur des Batraciens urodèles à branchies extérieures, du Mexique, dits Axolotls, et démontrant que la vie aquatique se continue sans trouble apparent après Ablation des houppes branchiales*, oder in: *Nouvelles Archives du Muséum d'histoire naturelle*. Tom. III. 1867. p. 189, oder in den: *Annales des sciences naturelles*. Sér. V. Tom. VII. 1867. p. 248.

2) Man vergleiche meine: *Observationes quaedam de Salamandris et Tritonibus*. Berolini 1828, in welchen ich (p. 8) als »*repentinus transitus cordyli aquatilis in animal terrestre*« verschiedene von mir mit dem gefleckten Salamander vorgenommene Versuche beschrieben habe, aus denen hervorging, dass sich ganz junge noch mit Kiemen versehene Larven schon nach drei Wochen in ganz vollständige Landsalamander haben umwandeln lassen.

3) Vergl. L. CALORI: »*Sull' Anatomia dell' Axolotl*« in den: *Memorie della Accademia delle scienze dell' Istituto di Bologna*. 1854. p. 338.

Alle diese Eier wurden von mir gewöhnlich bei den Sectionen in einen flachen mit frischem Wasser gefüllten Glasnapf geworfen, in welchem die Eiweissmasse stark aufquoll ohne auseinander zu fließen. In diesem Zustande blieben nun solche Eier durchgängig viele Tage (über zwanzig Tage) unverändert, ohne sich zu trüben, ohne Zersetzungsmerkmale, ohne Gestankentwicklung von sich zu geben, was mir bei der grossen Hitze besonders auffiel, welche während des diesjährigen Juli zu Wildbad im Schwarzwald, wo ich diese Untersuchungen vornahm, stattgefunden hatte. Es besitzen wahrscheinlich diese dem Foetus des Alpensalamanders als Nahrung dienenden Eisubstanzen eine ganz spezifische der Fäulnissgährung nicht unterworfenen chemische Zusammensetzung.

Noch eine letzte Bemerkung habe ich hier schliesslich zu machen, welche mir nöthig erscheint, um künftigen Irrungen in Bezug auf die geographische Verbreitung der interessanten *Salamandra atra* vorzubeugen. Es ist bekannt, dass dieser schwarze Landsalamander nur innerhalb einer bestimmten Grenze von Mitteleuropa vorkommt; er bewohnt ausschliesslich die von der Schweiz bis weit nach Osten hin sich erstreckende Alpenkette, findet sich in Alpengegenden, welche mehrere tausend Fuss hoch gelegen sind; sein Vorkommen erstreckt sich von da aber auch bis in die subalpinen Gegenden hinab, aber nicht darüber hinaus, wie dies bereits von LEYDIG<sup>1)</sup> in seiner lehrreichen Abhandlung: »über die Molche (*Salamandrina*) der württembergischen Fauna« festgestellt worden ist. Es kann daher nicht auffallen, wenn LEYDIG den schwarzen Erdmolch auch als ein der württembergischen Fauna angehöriges Thier aufgeführt; freilich beschränkt sich sein Vorkommen nur auf eine einzige Stelle Württembergs, nämlich auf die Umgegend von Isny, welche einem subalpinen Ausläufer der algäuer Alpen angehört und von welcher Gegend LEYDIG das in Rede stehende Thier erhalten hat. In dem königl. Naturalienkabinet zu Stuttgart werden ebenfalls mehrere Exemplare dieses schwarzen Erdmolchs aufbewahrt, welche von Dr. NICK 1846 eingesendet worden sind und als deren Fundort ich ebenfalls Isny angegeben fand. Wenn aber dasselbe Amphibium auch bei Stuttgart aufgefunden worden sein soll, wie PLIENINGER<sup>2)</sup> behauptet, so dürfte sich diese Angabe bei genauerer Nachforschung gewiss als ein Irrthum ausweisen.

Um nun für spätere Zeiten ähnlichen falschen Behauptungen vorzubeugen, muss ich folgende Mittheilungen machen.

Während ich im Juli und August dieses Jahres mich, wie bereits

1) Vergl. WIEGMANN'S Archiv für Naturgeschichte. 1867. Bd. I. p. 276.

2) Vergl. dessen Verzeichniss der Reptilien Württembergs in den Jahreshften des Vereins für vaterländ. Naturkunde in Württemberg. Jahrg. III. 1847. p. 204.



erwähnt, einer mehrwöchentlichen Badekur in Wildbad unterzog, erhielt ich einige Sendungen lebender Exemplare der *Salamandra atra* zugeschickt, welche in der Umgegend von Hohenschwangau eingesammelt worden waren, und unter welchen sich viele männliche und auch mehrere weibliche Individuen befanden. Nachdem ich eine Anzahl dieser Thiere einer Zergliederung unterworfen hatte, waren mir vor meiner Abreise von Wildbad noch mehrere dieser Salamander übrig geblieben, unter denen sich ausser männlichen Individuen auch weibliche Individuen befanden, welche ich sämmtlich an einer passenden Localität des Schwarzwaldes, der Wildbad in nächster Nähe mit seinen dichten Waldungen umgiebt, lebend auszusetzen beschloss. Ich bestieg zu diesem Zweck den dicht hinter der Badeanstalt befindlichen und auf der Ostseite des Enz-Flüsschens sich erhebenden hochbewaldeten Berg, den ich auf einer Landkarte mit dem Namen »Meistern« bezeichnet fand, und schenkte dort oben in der Nähe des sogenannten »Riesenstein« an einer felsreichen und zugleich mit Gras und Moos bewachsenen Stelle diesen aus dem Algäu stammenden schwarzen Erdmolchen die Freiheit. Es wäre nun möglich, dass diese Molche längere Zeit am Leben blieben, ja, dass sie sich vielleicht auch fortpflanzten, so dass sie oder ihre Nachkommen dort oben, wo ich die erwachsenen Molche ausgesetzt habe, von einem aufmerksamen Spaziergänger entdeckt würden. Mit Hilfe dieser von mir hier niedergelegten Mittheilung dürfte das unerwartete Vorkommen eines solchen schwarzen Erdmolchs im Schwarzwald leicht aufgeklärt werden. Ein ähnliches unerwartetes Auffinden von lebenden Exemplaren der *Salamandra atra* könnte sich jetzt auch noch an einer anderen Stelle des Schwarzwaldes ereignen, nämlich auf dem »Schauinsland« bei Freiburg, wo ebenfalls, wie ich bestimmt weiss, in diesem verflossenen Sommer 70 schwarze Erdmolche beiderlei Geschlechts, welche in der Schweiz eingesammelt worden waren, auf Veranlassung des Fräulein v. CHAUVIN lebend ausgesetzt worden sind.

München, den 8. October 1876.



# Ueber Phreatothrix, eine neue Gattung der Limicolen.

(Ein Beitrag zur Brunnenfauna von Prag.)

Von

**Franz Vejdovský,**

Assistent am Museum in Prag.

---

Mit Tafel XXXIX.

---

Oefters bekommt man zu Gehör, dass hie und da in Prag mit dem Brunnenwasser einzelne weisse oder rothe Würmer geschöpft würden. Auf diese Nachrichten hin suchte ich seit 1874 nach diesen Brunnenwürmern, doch niemals begleitete mich der Erfolg, solch' einen Limicolen zu Gesicht zu bekommen. Erst im Mai 1875 hatte ich zuerst die Gelegenheit einen einzigen derartigen Annulaten zu untersuchen, welcher in der Kornthorgasse in Prag herausgepumpt und in einem Wassergefäss zum Naturalienhändler Herrn W. Frič gebracht wurde. Ich hatte die Gelegenheit mich mit den Eigenschaften dieses Wurmes bekannt zu machen, und ich erkannte, dass es eine neue Art sei. Nach den Merkmalen, welche ich an diesem einzigen Exemplar untersuchen konnte, reihte ich den Limicolen unter CLAPARÈDE'S Gattung *Trichodrilus* ein, und als solchen habe ich ihn, wiewohl höchst unzureichend, unter dem Namen *Trichodrilus Pragensis* beschrieben<sup>1)</sup>, denn er hatte Merkmale, welche offenbar zeugten, dass der Wurm mit der von dem genannten Naturforscher aufgestellten Art, *Trichodrilus Allobrogum*<sup>2)</sup> in der nächsten Verwandtschaft steht.

Dass aber ausser dieser Gattung noch andere Limicolen die Brunnentiefen beleben, hat die Entdeckung des überaus schön durchsich-

1) Sitzungsber. d. böhm. Gesellsch. d. Wissensch. 1875. Beiträge zur Oligochaetenfauna Böhmens.

2) ED. CLAPARÈDE, Recherch. s. l'Anat. d. Oligoch., in Mém. d. l. Soc. d. Phys. etc. de Genève 1862. Tom. XVI.

tigen und bei Weitem grösseren Wurmes als der vorige bewiesen, welchen mir gütigst Herr JOHANN HELLICH, Apotheker in Podebrad, einsendete. In besagter Stadt befindet sich ein sehr tiefer Brunnen im Schlosse des Baron v. SINA, und laut Angabe des Herrn HELLICH, welcher fleissig eine jegliche Naturerscheinung in dieser Gegend verfolgt, wird von Zeit zu Zeit aus diesem Brunnen, ausser verschiedenen Cyclopsarten, irgend ein Wurm herausgepumpt. Der erwähnte durchsichtige und mir im Winter zugesandte Limicole war derzeit geschlechtslos entwickelt, und es war daher nicht möglich selbst die Gattung mit Gewissheit anzugeben. Nur die übrigen Charactere liessen mich schliessen, dass er am wahrscheinlichsten in die Gattung *Lumbriculus* zu setzen sei, was hauptsächlich das Gefäss- und Nervensystem, sowie die Segmentalorgane bestätigen.

Auch später sandte mir Herr HELLICH zeitweise zwei Limicolen aus dem erwähnten Brunnen, doch waren diese von ganz anderem Character, fast gänzlich undurchsichtig, so dass es ohne Zerreiessung ihrer Körper nicht möglich war mich von den anatomischen Merkmalen zu überzeugen; ich konnte nicht einmal erforschen, zu welcher Gattung ich sie einreihen sollte. Vielleicht wird eine zukünftige glückliche Entdeckung einer grösseren Anzahl derselben dies Problem lösen.

Dadurch aber gelang ich zur festen Ueberzeugung, dass die Fauna der Würmer in den Brunnentiefen sehr reich sein muss, und von der Zeit an forschte ich beständig, um reichhaltigeres Material zum Studium ihrer Morphologie mir zu verschaffen. Zu diesem Zweck wandte ich mich hauptsächlich an einige Pumpenmacher in Prag, welche versprochen, mir in meinem Vorhaben behülflich zu sein, da auch ihnen häufig eine grosse Menge von Würmern auffallend zu sein pflegt, welche den Grund mancher Prager Brunnen bedecken. In der That kam einer von ihnen beim Reinigen eines Brunnens im Hause des Baron von NEUBERG in der Herrngasse den 8. Aug. 1876 auf eine grosse Anzahl von Würmern, welche zwischen den an den Wänden angewachsenen Algen wimmelten und einen sonderbaren Geruch von sich gaben. Auf diese Weise sammelte ich etwa 60 Exemplare, was ziemlich schwierig war; denn diese Würmer waren sehr mürbe, so dass eine geringe Beschädigung an ihrem Körper in kürzester Frist den Tod zur Folge hatte. Die Hälfte des erworbenen Materials gab ich in eine Schüssel mit Brunnenwasser, die andere Hälfte in ein Gefäss mit Flusswasser. Die Würmer waren insgesamt wenig beweglich; bei ganz schwacher Berührung zerrissen sie sogleich und gaben in reichlicher Quantität eine schleimige Flüssigkeit von sich; jene im Flusswasser lebten nur noch zwei Tage: am Morgen des dritten Tages fand ich statt der Thiere dicht milchig

getrübtes Wasser, worin nur unbedeutende Spuren der Würmer waren. Der Theil, welcher sich im Brunnenwasser befand, währte einen Tag länger am Leben, aber auch hier fand ich viele Spuren abgestorbener Würmer. Jene Exemplare, welche frisch aus dem Brunnenwasser geschöpft wurden, waren völlig blass, das Blut gelblich roth; in der Zeit ihrer Gefangenschaft, also am Tageslichte, änderten sie die blasse Farbe, und zwar schwach rosa, einige auch lebhaft roth.

Bei dieser bedeutenden Menge von Würmern konnte ich allerdings Ansprüche machen, dass es mir gelingen werde, ihre vollständige Anatomie durchzuführen; dies geschah zwar grösseren Theils, doch bei aller Aufmerksamkeit gelang es mir nicht zur Ueberzeugung zu kommen, dass die Segmentalorgane in einem jeden Segment vorkommen. Dies lässt sich entschuldigen theils durch eine völlige Undurchsichtigkeit der Würmer, theils durch den Umstand, dass der Darmcanal mit grossen Drüsen bedeckt ist, welche die ganze Körperhöhlung ausfüllen, so dass die Erforschung der einzelnen Organe sich nur durch mehr oder weniger glückliches Aufreissen mit Hülfe der Nadeln durchführen liess. Bei meinen Untersuchungen kam ich zuletzt zu dem Resultate, dass mein Wurm derselbe sei, welchen ich früher unter dem Namen *Trichodrilus Pragensis* beschrieb; nun aber, in Folge einer gründlicheren Beobachtung einer grösseren Menge von Exemplaren, kam ich zur Erkenntniss, dass dieser Wurm, wiewohl er in der nächsten Verwandtschaft zur Gattung *Trichodrilus* steht, dennoch ein besonderes Genus bildet, welchem ich den Namen *Phreatothrix* vorschlage.

In den nachfolgenden Zeilen werde ich es versuchen, die Gestalt, den Bau und die histologische Structur der Art *Phreatothrix Pragensis* und deren einzelne Theile gründlicher zu besprechen und sodann über die systematische Stellung des Thieres meine Ansicht mittheilen.

---

Der im Allgemeinen walzige, etwa 0,6—0,7 Mm. dicke und 3—4 Cm. lange Körper des *Phreatothrix* besteht aus fast gleichen Segmenten, deren Zahl zwischen 70—80 schwankt. Das vorderste Segment endet mit einem stumpfen kegelförmigen Kopflappen, welcher fast doppelt so lang ist als breit. Der ihm nachfolgende Abschnitt, mit welchem die Speiseröhre ihren Ursprung nimmt, und welcher mit dem Namen Mundlappen bezeichnet ist, erscheint viel kürzer als die hinter ihm befindlichen Segmente, von welchen die ersten fünf in zwei ungleiche Abschnitte getheilt sind; die breiteren von diesen tragen die Hakenborsten (Fig. 2). Vom sechsten Segment an sind die Segmente einfach, eine Regel, die sich bei der grösseren Anzahl der Limicolen,



welche ich zu untersuchen Gelegenheit hatte, wiederholt. Von der Farbe des Wurmes ist schon erwähnt worden, dass sie blass, fast weiss ist, und nur das pulsirende Rückengefäss verleiht dem Thier eine lebhaftere Färbung. Es wurde auch erwähnt, wie das Licht auf die Veränderung der Farben des Phreatothrix wirkte.

Was die Zusammensetzung der Körperbedeckung betrifft, so konnte ich nur eine dünne Cuticula beobachten, unter welcher eine stark lichtbrechende, an der ganzen Oberfläche des Körpers äusserst zahlreiche Hautdrüsen bildende Hypodermis sich befindet. Die Drüsen liegen in parallel verlaufenden, queren Reihen an jedem Segment, sind stark lichtbrechend und erschweren sehr die Beobachtung der innern Organisation des Thieres. Dadurch war ich nie im Stande, die Dicke der einzelnen Schichten zu ermitteln, und nur an einigen durchsichtigen Exemplaren kam ich zur Ueberzeugung, dass die Längsfurchen in der Längsmuskelschicht im hinteren Theile des Körpers sehr zahlreich sind. Die Anwesenheit derselben bestärkt mich in der an einer andern Stelle ausgesprochenen Vermuthung<sup>1)</sup>, dass sie die Zerbrechlichkeit des Wurmes verursachen.

Die Borsten (Fig. 3) sind sehr schlank, 0,07–0,09 Mm. lang und bilden, wie bei anderen Limicolen der Familie der Lumbriculiden, zu je zwei ein Bündel; durch ihre einfache hakenförmige Gestalt erinnern sie sehr an die Borsten der Gattung Rhynchelmis.

Die Speiseröhre besteht aus der Mundhöhle, dem Oesophagus und dem Darm. Der Schlundkopf, welcher bis zum sechsten Segment verläuft, ist, gleich der Mundhöhle, mit einem dichten Flimmerepithel ausgestattet. So weit es die Durchsichtigkeit des Wurmes gestattet, kann man beobachten, dass die äussere Wandung dieses Oesophagus aus Längs- und Quermuskeln zusammengesetzt ist. — Der vom sechsten Segment bis zum Ende des Körpers sich erstreckende Darmcanal ist in den Genitalsegmenten, d. h. vom sechsten bis zwölften (Fig. 2), und manchmal auch weiter, sehr dünn, indem die in dieser Region am kräftigsten entwickelten Geschlechtsorgane, resp. die Hoden, die völlige Entwicklung der Darmdrüsen nicht gestattet. Die in Rede stehenden Darmwanddrüsen bedecken den Darmcanal vom zwölften Segment bis zum Ende des Körpers; sie entsprechen den unter dem Namen Chloragogen (CLAPARÈDE) bekannten Gebilden der Terricolen, Limicolen und Polychaeten, sind sehr gross, aufgeschwollen, keul- oder eiförmig, weiss gefärbt und mit einem grobkörnigen Inhalt gefüllt. Indem sie die

1) Anatomische Studien an Rhynchelmis Limosella. Diese Zeitschr. Bd. XXVII. p. 338.

gesamte Körperhöhlung {durch ihre enorme Entwicklung einnehmen, gestatten sie nicht die Beobachtung der Darmwand selbst (Fig. 6 *gl*), und ausserdem verhindern sie die Verfolgung der Seitengefässschlingen, welche ihren Ursprung an dem Rückengefäss haben. Diese Drüsen bedingen jedenfalls auch die weisse Farbe des Wurmes. Auch die beiden Hauptgefässe, Bauch- und Rückengefäss, sind nicht leicht zu beobachten und nur an den jüngeren Exemplaren, wo die Darmwanddrüsen nicht so kräftig entwickelt sind wie bei den geschlechtsreifen Thieren, kann man leicht das Bauchgefäss und noch leichter das Rückengefäss verfolgen; die Pulsationen nämlich des letztgenannten Gefässes bezeichnen den Verlauf desselben in den Darmwanddrüsen. Die Grösse der Drüsen hat auch veranlasst, dass es mir nicht einmal gelang, die Anwesenheit der Segmentalorgane in einem jeden Segment, vom zwölften angefangen, sicherzustellen; allem Anschein nach werden die Wandungen dieser Organe, wenn sie überhaupt in jedem Segment vorhanden sind, von den Darmwanddrüsen vollständig bedeckt. Indessen lassen sich die Darmwanddrüsen des Phreatothrix in Hinsicht auf ihre Entwicklung und Färbung mit dem entsprechenden Chloragogen der bis jetzt bekannten Würmer nicht vergleichen, und ausserdem befinden sich nicht auf ihrer Oberfläche jene durchsichtigen, schwach lichtbrechenden Bläschen mit spärlichen braunen Kernen, welche man bei *Rhynchelmis*, *Lumbriculus*, *Psammoryctes*, *Tubifex* und *Limnödriilus* beobachtete.

Das Gefässsystem des Phreatothrix ist zwar beim ersten Anblick sehr ähnlich dem des *Trichodrilus*, bei einer näheren Untersuchung jedoch kommt man zur Erkenntniss, dass es von dem Gefässsystem der letztgenannten Gattung bedeutend abweicht. Das Blut des Phreatothrix entbehrt jenes herrlichen Roth, mit welchem sich das Blut der übrigen bekannten Lumbriculiden und Tubificiden rühmen kann; es ist mehr ockergelb als roth, was jedenfalls durch die Dunkelheit, in welcher der Wurm sein Leben zubringen muss, veranlasst wird. Bei einer grösseren Zahl der Würmer verräth sich das in den Darmdrüsen sich verbergende Rückengefäss (Fig. 5, 6 *vd*) durch eine rhythmische Pulsation. Das Bauchgefäss (Fig. 2 *b*, Fig. 5 *vo*) theilt sich im dritten Segment in die von anderen Limicolen bekannte Gefässgabel. In den ersten fünf Segmenten bemerkt man überall in jedem einzelnen Segment nur ein Paar vielfach gewundener Seitengefässschlingen (Fig. 2 *c*), die mit dem Rückengefäss in Verbindung stehen. In den Genitalsegmenten verlaufen ebenfalls zu jeder Seite der Hoden bis zum fünfzehnten Segment und manchmal noch weiter jene drei Gefässe, welche ich bei *Rhynchelmis* schon erwähnte und welche sich bei den nicht geschlechtlich entwickelten Wür-



mern im zehnten, elften und zwölften Segment als ein dicht verschlungenes Gefässknäuel präsentiren.

Das Gefässsystem der übrigen Segmente konnte ich nur an einigen lebenden Exemplaren erkennen, und zwar nur an jungen Thieren, wo das Darmrohr mit spärlichen Darmwanddrüsen bedeckt war. Bei diesen kamen die aus dem Rückengefäss entspringenden Seitengefässe als blassrothe Strichel zum Vorschein, welche an einigen Stellen durch dunkelrothe Flecke unterbrochen waren. Dadurch wurde ich gewahr, dass diese Gefässschlingen contractil sind. Sie entspringen aber nicht symmetrisch aus dem Rückengefäss, wie es bei anderen Limicolen der Fall ist; und auch ihre Anzahl ist variirend (Fig. 6 *vc*). An einigen Exemplaren konnte ich wahrnehmen, dass rechts fünf, links vier bis sechs Gefässschlingen vorhanden sind. Auf diese Weise vermochte ich aber nicht an lebenden Exemplaren den ganzen Verlauf dieser Seitengefässschlingen sicherzustellen und somit auch nicht zu erkennen, ob die Gefässschlingen mit dem Bauchgefäss anastomosiren. Erst nach Anwendung des Glycerin waren die Darmwanddrüsen hell geworden und liessen deutlich die Seitenschlingen hervortreten; auf diesem Wege fand ich, dass die dichotomisch sich theilenden Gefässschlingen blind endigen (Fig. 5 *vc*) und allem Anschein nach anastomosirt nur das erste Paar derselben mit dem Bauchgefäss. Durch diese Merkmale des Gefässsystems wird die Gattung *Phreatothrix* in die Nähe des *Lumbriculus* und *Rhynchelmis* gestellt, wo die Seitengefässe ebenfalls mit dem Bauchgefäss nicht communiciren und auch mit blinden (aber zahlreichen) Seitenzweigen versehen sind; nur das erste Paar Seitengefässe steht mit dem Bauchgefäss in Verbindung. Andererseits bringt aber jenes Merkmal, dass in jedem Segment mehrere Gefässschlingen aus dem Rückengefäss auslaufen, den *Phreatothrix* nahe an die Gattung *Trichodrilus*. Vom Blutgefässsystem dieser Gattung bemerkt CLAPARÈDE, dass alle Seitengefässschlingen mit dem Bauchgefäss communiciren, was aber, analog den oben genannten Gattungen der Lumbriculiden, sehr unwahrscheinlich ist. Indess behauptete CLAPARÈDE dasselbe von der Gattung *Lumbriculus*, was jedoch schon durch genauere Untersuchungen RATZEL's<sup>1)</sup> berichtigt wurde; die verzweigten Seitengefässe des *Lumbriculus* endigen blind in der Körperhöhlung.

Bei keinem Exemplar gelang es mir, die Segmentalorgane in jedem Segment zu entdecken. Bei den nicht geschlechtlich entwickelten Würmern fand ich die ersten Paare dieser Organe im siebenten, achten,

1) FRITZ RATZEL, Beitr. zur anat. und syst. Kenntn. d. Oligochaet. Diese Zeitschrift. Bd. XXVII, p. 140.



neunten und zehnten Segment, und weiter vermochte ich sie der dichten Darmwanddrüsen wegen nicht zu verfolgen. Bei den geschlechtsreifen Thieren erscheinen die Segmentalorgane im siebenten und achten Segment (Fig. 2 *ex*), denn in den nachstehenden Abschnitten nehmen diese Organe die Natur der Samenleiter an. Was den Bau und die Lage der Segmentalorgane betrifft, so stimmen sie vollständig mit den des *Trichodrilus* überein (nach den Angaben CLAPARÈDE'S). Der wimpernde Trichter, welcher in den vorstehenden Abschnitt ragt, geht in ein drüsiges, blasses Organ über (bei anderen Limicolen ist dieser Theil der Segmentalorgane bekanntlich braun pigmentirt). Hinter dem Dissepimente, in welchem die in Rede stehende drüsige Partie befestigt ist, zieht sich das Segmentalorgan als ein dünner, spärlich gewundener Gang, welcher mit äusseren drüsigen Wänden (Fig. 13) und einem lichten mit Flimmerepithel ausgestatteten Canal versehen ist. Indem nun dieser Gang fast bis zum Trichter des Segmentalorganes des nachfolgenden Segments verläuft, kehrt er von da nach vorn und mündet von den Bauchborsten in der Längsfurche der Längsmuskelbänder nach aussen (Fig. 13 a).

Das Nervensystem lässt sich nur an jungen Exemplaren beobachten. Das Gehirnganglion weicht in Bezug auf seine Form von den mir bekannten Gehirnknoten bei *Lumbriculus* und *Rhynchelmis* ab. Es ist nicht wie bei diesen durch eine quere Commissur in zwei Ganglien getheilt, sondern bildet einen einzigen, oberhalb des Oesophagus liegenden Gehirnknoten (Fig. 4), welcher in dieser Form an das bekannte Gehirn der *Enchytraeiden* erinnert. Dieser hinterwärts sich abrundende Gehirnknoten besteht aus sehr zahlreichen Ganglienkugeln, welche vornehmlich in den hinteren Theilen liegen, und indem sie stark lichtbrechend sind, machen sie den Eindruck der Fettkörperchen. Mehr nach vorn erkennt man zwischen den Ganglienzellen auch feine Nervenfasern, welche zuletzt in den vordersten Theilen des Gehirns vorherrschen und in die beiden Schlundcommissuren übergehen. Diese verbinden sich unterhalb des Schlundkopfes zwischen dem ersten und zweiten Segment zu einem Schlundganglion, an welchem ich nicht erkennen konnte, ob darin auch Ganglienzellen vorhanden sind. Die Ganglien des Bauchstranges lassen sich nur als undeutliche Anschwellungen in den ersten drei Segmenten wahrnehmen, jedoch immer ohne seitwärts ausgehende Nervenzweige. An den letzten Segmenten erscheinen überhaupt keine gangliösen Anschwellungen, und der Nervenstrang verläuft da in einer geraden Linie bis zum hinteren Ende des Körpers. Der Bau dieses Nervenstranges scheint in jeder Beziehung an den des *Rhynchelmis* und *Lumbriculus* zu erinnern.

Die Fortpflanzungsorgane, deren Erforschung bei jeder Limicolen-gattung das wichtigste ist, muss ich eingehender behandeln. Die Lage dieser Organe entspricht am meisten der des *Trichodrilus*; indess sind hier Merkmale, welche den *Phreatothrix* in die nächste Verwandtschaft des *Rhynchelmis* und anderer von CLAPARÈDE aufgestellten Gattungen stellen.

Zwei Hoden erstrecken sich vom sechsten bis fünfzehnten Segment (Fig. 2 *t*, *t'*), vier Samentrichter ragen zu zweien in die Bauchhöhlung des neunten und zehnten Segments (Fig. 2 *st*, *st'*) und verbinden sich mittelst der Samenleiter (Fig. 2 *df*) in zwei gemeinschaftliche Atrien, welche im zehnten Segment liegen (Fig. 2 *at*) und durch zwei kurze Penes nach aussen münden. Zwei Eierstöcke sind befestigt am Dissepiment des zehnten und elften Segments und flottiren in diesem letzten in der Bauchhöhle (Fig. 2 *ov*). Reife Eier (Fig. 2 *v*) fallen in die Bauchhöhlung und erstrecken sich manchmal bis zum sechzehnten Segment hintereinander. Die Samentaschen (Fig. 2 *rs*) liegen im elften, die Eileiter im dreizehnten Segment.

Aus diesen Angaben ist ersichtlich, dass die Hoden (Fig. 7) im Geschlechtsapparat in Bezug auf ihre enorme Entwicklung vorherrschen, welche Regel bei allen Limicolen sich zu wiederholen scheint. Sämmtliche Segmente des *Phreatothrix*, vom sechsten an bis zum fünfzehnten, sind mit diesen Organen gefüllt, welche bei durchfallendem Licht als zwei gelbliche, zu beiden Seiten des Darmrohres sich erstreckende und durch Dissepimente der betreffenden Segmente eingeschnürte Schläuche sich verrathen. Die ihrem Inhalt fest anliegende Membran scheint homogen zu sein und enthält eine gelbliche Flüssigkeit, in welcher zahlreiche, in allen Stadien der Entwicklung begriffene Spermatozoenzellen flottiren. Die Entwicklung dieser Spermatozoen erinnert sehr an die des *Rhynchelmis*. Durch die Dehiscenz der Hodenmembran brechen die reifen Spermatozoen in die Körperhöhlung hinein und flottiren da in allen vorderen Segmenten, selbst das erste nicht ausgenommen. Auf die bekannte Weise gerathen sie zu den Samentrichtern (Fig. 2 *st*, *st'*, Fig. 8). Diese jedenfalls umgestalteten Trichter der Segmentalorgane ragen in die Körperhöhlung hinein und sind in den Dissepimenten 9/10 und 10/11 befestigt (Fig. 8 9/10, 10/11). Die Samentrichter sind schon mit blossem Auge an hinreichend durchsichtigen, lebenden Thieren als weisse, längliche Fleckchen zu beobachten, welche dagegen beim durchfallenden Licht sich als dichte Büschel von braunen, in die Samentrichter eingedrungenen Spermatozoen verrathen. Ein einzelner Samentrichter hat die von anderen Limicolen, wie *Limnodrilus*, *Trichodrilus* und *Psammoryctes* bekannte Form dieser Organe; er ist tellerförmig, im Durch-



messer 0,14—0,2 Mm. messend, mit einem lichten Rande, welcher mit einem kurzen Flimmerepithel versehen ist.

Diese Samentrichter gehen allmählig in die Samenleiter über (Fig 8 *df*). Die unter diesem Namen bezeichneten Organe weichen von den der anderen Limicolen vor Allem durch ihre Kürze ab. Ein jeder Samenleiter ist eine wenig gewundene Röhre mit sehr dicken äusseren Wänden, welche an der Oberfläche dicht mit kleinen, lichtbrechenden Drüsen bedeckt sind (Fig. 9). Diese Drüsen sind jedenfalls als Reste der drüsigen Wand der Segmentalorgane anzusehen. Die Bewegung der Spermatozoen befördert das Flimmerepithel, mit welchem die inneren Wandungen der Samenleiter ausgestattet sind.

Die beiden Samenleiter der rechten, sowie auch die der linken Seite münden in eine lichte Blase, in welcher sich die Spermatozoen sammeln (Fig. 8, Fig. 2 *at*). Diese Aushöhlung entspricht jenem Organ, welches bei den Tubificiden und *Rhynchelmis* Atrium genannt wird, und welches in ähnlicher Weise auch CLAPARÈDE bei *Trichodrilus* beschrieben. Das Vergleichen meiner Abbildung (Fig. 8) mit jener CLAPARÈDE'S<sup>1)</sup> führt zur Erkenntniss, dass die Gestalt und Anordnung des männlichen Geschlechtsapparates der Gattungen *Phreatothrix* und *Trichodrilus* keinesfalls von einander abweicht; nur der ausstülpbare Penis, von welchem CLAPARÈDE bei *Trichodrilus* keine Erwähnung thut, ist für die Gattung *Phreatothrix* charakteristisch.

Die Oberfläche des Atrium ist mit einer Schicht von hellen, blasenförmigen, dicht gedrängten und lichtbrechenden Drüsen bedeckt (Fig. 8 *gl*), unter welchen sich die eigentliche, aus den Muskelfasern bestehende Wandung des Atrium erstreckt. Der innerste Theil des Atrium ist mit einem dichten Flimmerepithel ausgekleidet und zuletzt mit einer weissen Flüssigkeit gefüllt, welche wahrscheinlich die äussere drüsige Schicht des Atrium ausscheidet. In dieser Flüssigkeit bewegen sich die vom Flimmerepithel herumgetriebenen Spermatozoenbündel (Fig. 8 *szb*). Die Bildung der Spermatozoenbündel ist dadurch ermöglicht, dass die vorderen Enden der einzelnen Spermatozoen in äusserst dünne Fäden auslaufen (Fig. 16), welche grösseren Theils schraubenförmig sich nach hinten winden. Beim Eindringen in das Atrium bilden einzelne Spermatozoen mittelst der in Rede stehenden Fäden die Bündel, welche in dieser Gestalt auch in den Samentaschen vorkommen. Durch ihre Form erinnern die Spermatozoenbündel an die, welche ich schon bei *Rhynchelmis* beschrieben habe, wo aber die Spermatozoen anstatt der äusserst dünnen Fäden mit schraubenförmig gewundenen dicken Köpfchen versehen sind.

1) l. c. Pl. III. Fig. 6



In Verbindung mit der Atriumhöhle, welche augenscheinlich den Zweck hat, die Spermatozoen bis zur Zeit der Begattung hier zu sammeln, steht eine kurze Röhre, welche denselben Bau aufweist wie das Atrium. Die oben erwähnten Atriumdrüsen bedecken jedoch nicht ihre Oberfläche und das Flimmerepithel kleidet nur die hinterste innere Partie derselben aus. Diese Röhre verlängert sich in einen kegelförmigen, kurzen, ausstülpbaren Penis (Fig. 8 p).

In Bezug auf die morphologische Bedeutung der Samenleiter kann ich nur auf die sinnreiche Darstellung CLAPARÈDE's hinweisen. Die Metamorphose der Segmentalorgane zu den Samenleitern, wie sie der berühmte Genfer Zootom für *Trichodrilus* nachgewiesen, gilt in jeder Hinsicht auch für den *Phreatothrix*.

Den weiblichen Geschlechtsapparat bilden zwei Eierstöcke, welche in ihrer Gestalt an die des *Trichodrilus* sehr erinnern; ein jeder von ihnen ist birnförmig und mittelst eines kurzen Stieles auf der hinteren Seite des Dissepimentes  $10/11$  befestigt; — demnach im Segmente, welches die später zu beschreibenden Samentaschen beherbergt. An ganz jungen Exemplaren findet man jederseits etwas ventralwärts zu beiden Seiten des Darmcanals die Eierstöcke als weisse, durchscheinende Bläschen, welche bis etwa in die Hälfte des Segmentes reichen und sich als angehäuften Plasmamasse aufweisen. Im Innern des zartwandigen Stranges liegen, von spärlichem Plasma umgeben, zahlreiche Kernbläschen mit verhältnissmässig grossen, von hellem Hof umsäumten Kernkörpern. An den vollständig geschlechtlich entwickelten Würmern erscheinen die Eierstöcke in der Form, wie es Fig. 11 darstellt. In dem vorderen Ende eines jeden Eierstockes findet man dicht gedrängt liegend sehr kleine, helle, bläschenförmige Kerne mit Kernkörperchen, — also die jüngsten Keimbläschen und Keimflecke. Weiter nach hinten waren schon entwickelte, mit deutlicher Membran versehene Eier, welche zuletzt mit grobkörnigem Inhalt gefüllt, die hinterste Partie der Eierstöcke einnahmen. In der bekannten Weise gruppieren sich die freige gewordenen Eier in der Leibeshöhle hintereinander bis zum sechzehnten Segment.

Bei der geringen Grösse des Wurmes und seiner Undurchsichtigkeit vermochte ich auch nach wiederholten Beobachtungen an keinem lebendigen Thiere die Eileiter zu entdecken. Erst bei Anwendung des Glycerin, welches wenigstens die Oberfläche des Thieres hell machte, und wodurch besonders die äusseren Genitalöffnungen deutlich zum Vorschein kamen, erschienen am dreizehnten Segment vor den Bauchborsten zwei längliche mit einer hellen Cuticula umgebene Oeffnungen, welche nach der Analogie der ähnlichen Organe, wie sie CLAPARÈDE bei

seinem *Lumbriculus* und *Stylodrilus* beschreibt, als Oeffnungen der Eileiter angesehen werden dürften. Auch die Oeffnungen der Eileiter, wie ich sie bei *Rhynchelmis* erwähnt habe, scheinen deutlich diese Auffassung zu bestätigen. Wenn es so ist, dann werden auch die zu diesen Oeffnungen gehörenden Organe durch denselben Bau bezeichnet, wie die Eileiter der erwähnten Gattungen.

Die Samentaschen sind birnförmige, zu beiden Seiten des Darmes im elften Segment liegende Blasen, welche im leeren Zustande schlaff erscheinen. Zur Zeit ihrer physiologischen Function sind sie aufgeschwollen und mit einer grossen Menge von glänzenden Zellen gefüllt, welche bei Anwendung des Druckes frei werden und nach aussen kommen. In dieser Höhlung, welche regelmässig in der Mitte eingeschnürt ist, stecken die Spermatozoen (Fig. 10 sz) in den Bündeln, wie ich sie schon bei den Atrien erwähnt habe. Der ganze aufgeschwollene Theil der Receptacula ist auf einem Stiel befestigt, der regelmässig auch bei den schlaffen Organen eingeschnürt und von dicken, aus Längsmuskelfasern zusammengesetzten Wandungen gebildet ist. In diesem Stiele fand ich nie die Spermatozoen. Die Oeffnung der Samentaschen liegt in der Mitte des elften Segments (Fig. 2 rs), das mit Bauchborsten nicht bewaffnet ist.

Die Eier legt *Phreatothrix* in Cocons ab; diese fand ich einerseits auf den Algen befestigt, in welchen die Würmer leben, andererseits aber auch frei im Wasser herumschwimmend. Die Form dieser Cocons (Fig. 12) ist äusserst interessant und weicht in dieser Beziehung von den mir bis jetzt bekannten Eikapseln der Gattungen *Tubifex*, *Limnodrilus*, *Psammoryctes* und *Rhynchelmis* ab. Die Eikapseln des *Phreatothrix* sind in der Mitte kräftig aufgeschwollen und laufen am oberen und unteren Pole in einen langen zugespitzten Stiel aus; auf der ganzen Oberfläche befinden sich zahlreiche faltige Runzeln, die Wand selbst ist sehr weich und biegsam und zerreisst schon bei einem geringen Druck. In jedem Cocon fand ich immer nur ein einziges Ei, welches trübe und undurchsichtig war, und ich konnte nur bei einem intensiven, auffallenden Licht wahrnehmen, in welchem Stadium des Furchungsprocesses es sich befand.

Es ist schwer zu entscheiden, welches Organ die erwähnte Coconmembran erzeugt. Die unpaare Drüse, welche ich bei *Rhynchelmis* im neunten Segment beschrieben und welche ich nach bisherigen Beobachtungen auch bei *Lumbriculus* ebenfalls im neunten Segment sicherstellen konnte (CLAPARÈDE macht hiervon keine Erwähnung), scheint bei diesen Gattungen die Eikapsel zu erzeugen. Diese Drüse fehlt aber bei der Gattung *Phreatothrix*. Die Gattungen *Tubifex*, *Psammoryctes* und *Limnodrilus*, also sämtliche Gattungen der Tubificiden

erzeugen ebenfalls feste Eikapseln - und die chitinöse Membran dieser Cocons scheint auch der äusseren Umhüllung zu entsprechen, in welcher die Spermatozoen in der Gestalt der Spermatophore eingeschlossen sind. Durch dieselbe Oeffnung, wie die Spermatozoen, kommen bekanntlich bei diesen Gattungen auch die Eier zur Aussenwelt. Es ist demnach wahrscheinlich, dass die Drüse, welche einerseits an dem Atrium (so bei *Tubifex* und *Limnodrilus*), andererseits an der *Vesicula seminalis* (bei *Psammoryctes*) eingepropft ist, die dicke Wandung der Spermatophore und somit auch die Membran der Eikapseln erzeugt. Die Ermittlung der Eikapselbildung bei *Phreatothrix* erfordert noch genauere Untersuchungen.

Als Parasiten, welche die Hoden des *Phreatothrix* zu ihrer Wohnung gewählt haben, sind Gregarinen zu erwähnen (Fig. 14, 15), welche zur Zeit meiner Untersuchungen grösstentheils in der Encystirung begriffen waren. Sie gehören zu der von HAMMERSCHMIDT gegründeten und neuerdings von AIMÉ SCHNEIDER <sup>1)</sup> aufgestellten Gattung *Clepsidrina*.

Die Lage der Samenleiter vor den Samentaschen, sowie auch die Gestalt derselben und der Atrien, weiter das Gefässsystem, — diese Merkmale stellen die Gattung *Phreatothrix* in die nächste Verwandtschaft zur Gattung *Trichodrilus*. Durch die Vergleichung dieser beiden Gattungen gelangt man zu folgenden Schlussfolgerungen:

#### **Gatt. *Trichodrilus* Clap.**

(Nach CLAPARÈDE'S: *Recherches etc.*)

Oligochaeten mit zwei Paar Samentaschen im elften und zwölften Segment.

Zwei Paare Samentaschen mit vier Samentrichtern. Die Samenleiter münden am zehnten Segment.

Vier Paar Hoden im zehnten, elften, zwölften und dreizehnten Segment.

#### **Gatt. *Phreatothrix* Vejd.**

Oligochaeten mit einem Paar Samentaschen im elften Segment.

Mit zwei Paaren Samenleiter, mit vier Samentrichtern im neunten und zehnten Segment. Die ausstülpbaren Penes münden am zehnten Segment.

Zwei Paare von Hoden, welche sich zu beiden Seiten des Darmes vom sechsten bis fünfzehnten Segment erstrecken.

1) *Archiv de Zool. expérim. et génér.* Tom. IV. 1876.



Ein Paar Eileiter am Segment?

Mit einem Paar Eileiter, welche am dreizehnten Segment vor den Bauchborsten ausmünden.

Die Eierstöcke am Dissepimente 10/11, im elften Segment.

Die Eierstöcke am Dissepimente 10/11, im elften Segment.

Jedes Segment ist mit einer unbestimmten Anzahl von contractilen Gefässschlingen ohne blinde Anhänge versehen.

Jedes Segment ist versehen mit einer unbestimmten Anzahl der contractilen Seitengefässschlingen, welche in zwei blinde Anhänge enden.

Die Borsten beider Gattungen sind einfach, zart, in zwei Doppelreihen zu jeder Seite des Körpers.

Beide Gattungen unterscheiden sich nach den vorausgeschickten Bemerkungen von den bis jetzt bekannten Gattungen der Oligochaeten durch den bezeichnenden Character, dass die Receptacula seminis hinter den Samenleitern sich befinden, wohingegen bei den übrigen Gattungen diese Organe immer in dem Segment vor den Samenleitern liegen.

### Phreatothrix Pragensis Vejd.

Phreatothrix mit schwach rosenrothem oder weissem, selten lebhaft rothem Körper. Der Kopflappen ist kegelförmig, stumpf, doppelt so lang als der Mundlappen. Anzahl der Segmente circa 75, Länge 2—3 Cm. Wohnt zwischen Algen der unreinen Brunnen Prags.

Prag, Anfang October 1876.

### Erklärung der Abbildungen.

#### Taf. XXXIX.

Fig. 1. Phreatothrix Pragensis in der natürl. Grösse.

Fig. 2. Vorderes Körperende desselben, von der Bauchseite gesehen. Das Gefässsystem nur in den ersten fünf Segmenten angedeutet, um die Anlage der Geschlechtsorgane und des Darmrohres in den nachfolgenden Segmenten deutlich erscheinen zu lassen. Die Zahlen deuten das betreffende Segment an.

*o*, Mundöffnung,

*b*, Bauchgefäss,

*gf*, dessen Gabelung im dritten Segment,

*c*, Seitenschlinge des Bauchgefässes,

*dg*, Speiseröhre,

*t*, Hoden,

*st*, *st'*, Samentrichter,

*df*, äussere Oeffnung der Samenleiter, welche in die Atrien *at* einmünden,  
*rs*, Samentaschen,  
*ov*, Eierstöcke,  
*v*, reifes Ei in der Leibeshöhle,  
*bb*, Borsten der Bauchseite.

Fig. 3. Borsten des Phreatothrix.

Fig. 4. Gehirn und Bauchstrang.

Fig. 5. Schematische Darstellung des Blutgefässsystems eines Segments in der mittleren Partie des Körpers. Die Darmdrüsen sind weggelassen, um den Verlauf der Seitengefässe zu zeigen.

*vv*, Bauchgefäss,  
*vd*, Rückengefäss,  
*vc*, Seitenschlingen.

Fig. 6. Das Darmrohr *dg* eines Segments mit grossen Drüsen *gl* und dem Rückengefäss *vd*, welches sich in zahlreiche Seitengefässschlingen verzweigt.

Fig. 7. Hoden.

Fig. 8. Eine Hälfte des männlichen Geschlechtsapparates von Phreatothrix Pragensis, in der natürlichen Lage, stark vergrössert.

*sz*, Spermatozoen,  
*st*, *st'*, Samentrichter,  
*9/10*, *10/11*, Dissepimente der betreffenden Segmente,  
*df*, *df'*, Samenleiter,  
*at*, Atrium,  
*szb*, Spermatozoenbündel,  
*gl*, Prostata des Atriums,  
*p*, Penis,  
*dm*, Stück der Haut.

Fig. 9. Ein Stück des Samenleiters. Die Oberfläche desselben ist mit zahlreichen Drüsen bedeckt.

Fig. 10. Ein Receptaculum seminis, vergrössert.

*sz*, Spermatozoenbündel,  
*a*, äussere Oeffnung der Samentasche.

Fig. 11. Eierstock.

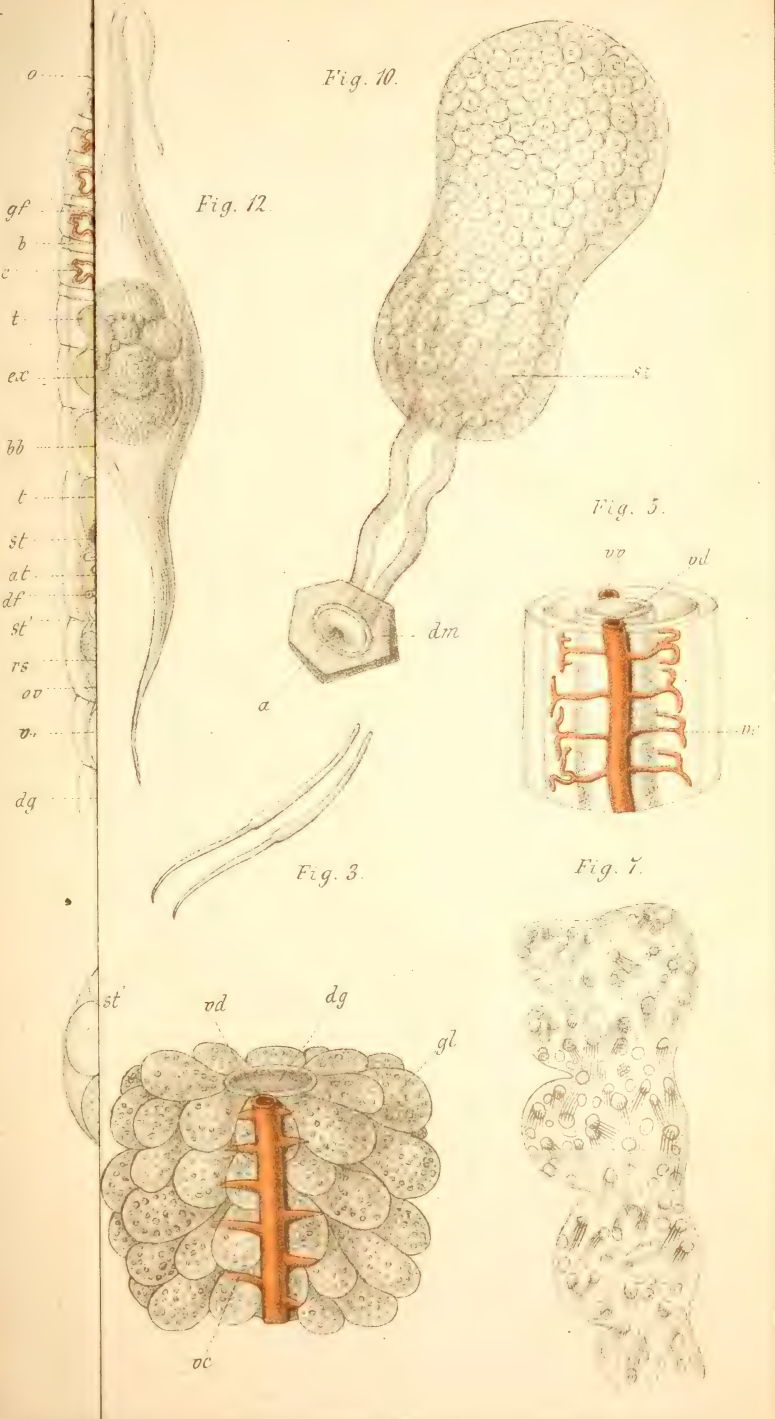
Fig. 12. Eine Eikapsel, stark vergrössert, mit einem in Dotterfurchung begriffenen Ei.

Fig. 13. Isolirtes Segmentalorgan.

*o*, wimpernder Trichter desselben,  
*gl*, drüsige Partie,  
*a*, äussere Oeffnung.

Fig. 14 u. 15. Gregarinen aus den Hoden des Phreatothrix.

Fig. 16. Isolirte reife Spermatozoen.













N a c h t r a g  
zur  
**Anatomie der Ophiactis virens Sars**  
(p. 447—480).

Von  
**Dr. Heinrich Simroth.**

Der Text der vorliegenden Arbeit war bereits fertig gedruckt, als ich in die Abhandlung von WICHARD LANGE »Beitrag zur Anatomie und Histologie der Asterien und Ophiuren« (Morphol. Jahrb. II. p. 242—286) Einsicht bekam. Die dort niedergelegten schönen Untersuchungen enthalten theils so erwünschte Bestätigungen für meine Behauptungen, theils differiren sie mit meinen Resultaten und Anschauungen so erheblich, dass ich es angezeigt finde, sofort in kurzer Vergleichung das mir wichtig dünkende hervorzuheben und zu besprechen. Ich folge der Anordnung in LANGE's Arbeit.

I. »Zur radialen Nervenbahn der Asterien« habe ich kaum etwas hinzuzufügen. Ueber die Quermuskeln der Wirbel s. meine vergl. Tafel der Stammmuskulatur der Echinodermen (Thl. II, Cap. III).

II. »Ueber ein Ventilsystem im Bereiche der Wassergefässbahnen«. LANGE unterlässt es, uns über die Bedeutung der Bänder, welche von dem Septum der radialen Nervenbahn zu den Wurzeln der Saugfüsschen ausstrahlen sollen und nach ihm bis jetzt so viel Verwirrung veranlasst haben, wenigstens eine Hypothese mitzutheilen. Gleichwohl scheint sie mir, falls nur einige Contractilität der Bänder zugestanden wird, auf der Hand zu liegen. Nach LANGE's Beschreibung sieht man sehr wohl ein, wie ein Zufluss aus dem Ambulacralgefäss in das gemeinsame Cavum von Saugfüsschen und Ampulle statt haben kann. Jede Rückströmung muss indess, wie mir scheint, durch die von ihm geschilderten Ventile verhindert werden. Da aber bei dem Werthe der Saugfüsschen für die Respiration eine freie Circulation sowohl nach der einen als nach der andern Seite durchaus nöthig erscheint, so wird

man sich nach einem das Ventil öffnenden Apparat umsehen müssen. Diesen glaube ich in jenen Kreuzbändern des Septums zu finden, welche, an der Unterseite des Schlitzes zwischen Ambulacralstamm und Saugfüsschen einsetzend, bei ihrer Contraction den Schlitz nach innen ziehen, gewissermassen zur tiefsten der drei Taschen (L. Fig. 6) und für einen Rückstrom aus dem Tentakel in das Gefäss vorzüglich durchgängig machen müssen. — Eine angenehme Uebereinstimmung mit LANGE erblicke ich in seiner Schilderung der Füsschen der *Ophiura texturata*. Die Ventilwirkung überträgt er dem anfangs sehr engen, erst später erweiterten Muskelcylinder, gerade so wie ich Abschluss und Schwellung durch partielle Contractionen dieses Cylinders, von der Tentakelwurzel beginnend, zu Stande kommen lasse (p. 480). Dem Rückstrom aus dem Tentakel in's Hauptgefäss steht hier nichts im Wege, daher keine besondere Hülfsrichtung nöthig. Der Füllung der Füsschen dienen indess jedenfalls jene Sphincteren im Hauptcanal, ohne welche eine besonders localisirte Schwellung einzelner Tentakel vom Hauptwassergefäss aus unthunlich wäre. Fast wundert's mich, dass LANGE nicht auf eine gleiche Bedeutung der Bauchfurchenverengerer für die Circulation hingewiesen hat, für deren Analoga in dieser Beziehung ich meine Sphincteren halte. — Noch streife ich die Differenz, dass nach LANGE bei *Ophiura text.* die Tentakelcanäle sehr eng sind, während ihr Lumen bei der *Ophiactis* dem des Hauptstammes wenig nachsteht. (Dabei mache ich die Anmerkung, dass LANGE den Tentakelcanal in der schematischen Fig. 11 schwerlich so gerade und kurz gesehen hat, wie er ihn zeichnet. Seinen complicirten und schwer zu verfolgenden Verlauf hab' ich eingehend beschrieben.)

III—VII. Nervensystem. Da LANGE sowohl von Seesternen wie von Ophiuren frisches Material und dazu grosse Individuen besass, und da er seine Objecte auf den vorliegenden Punct mit grösserer Umsicht untersucht hat als irgend einer seiner Vorgänger, so wird man seinen positiven Resultaten sicherlich nicht misstrauen dürfen, und ich bin der erste, der sie für seine Auffassung ausbeutet. Nichtsdestoweniger kann ich mich seinen verallgemeinernden Anschauungen keineswegs anschliessen. — LANGE hat bei der *Ophiura text.* auf dem Bande über den Bauchschildern in jedem Armmetamer zwei Ganglienknotten angetroffen, welche nicht nur unter sich durch Querbrücken zusammenhängen, sondern auch mit dem der benachbarten Glieder durch Commissuren sich zu verbinden scheinen. Zu betonen ist, dass eine so deutliche Sondernung, wie bei dieser Species, sonst nicht angetroffen wurde (sie fehlte z. B. bei *Ophioscolex glacialis*. L. p. 269). Nichts konnte mir willkommener sein, als die Constatirung jener Thatsache (vergl. p. 474, 4). Das-

selbe gilt von LANGE'S Darstellung der Seesternnerven. Das einzig feste, was er behauptet, ist eine Platte, welche jederseits im Längscanal dem sogen. Nervenbände aufliegt. Doch nehme man seine Bemerkung über deren Volum (p. 270) hinzu: »Der Querdurchmesser der Platten und somit das in der Zeichnung angegebene Verhältniss derselben zur Dicke des Bandes ist übrigens nicht immer derselbe. In den mittleren Theilen des Armes ist die Dicke der Platten am bedeutendsten; sie scheint aber auch sonst in regelmässigen Abständen zu variiren«. Was werden die regelmässigen Abstände anders sein als Metamerenlängen? Und damit ergibt sich auch hier, wo ich es noch am meisten vermisste, vor Allem ein paariges Ganglion in jedem Armgliede. Freilich sind hier die Unterschiede zwischen Ganglien und Längscommissuren weniger scharf ausgeprägt als bei den Ophiuren, und man kann daher wohl mit LANGE sagen, »das ganze Nervensystem des Seesternes stehe auf einer indifferenten Stufe als das der Ophiure« (L. p. 279), und kann daraus die Unterschiede in den Bewegungen beider Thiere herleiten. Die indifferentere Stufe aber sofort für die niedere zu erklären und daraus descendenz-theoretische Schlüsse zu ziehen, halte ich mindestens für gewagt, wo nicht für unzulässig. Ich glaube vielmehr die grössere Concentrirung der Ganglienzellen bei den Ophiuren auf ein rein mechanisches Moment in der Entwicklung zurückführen zu können (s. Thl. II, Cap. II), d. i. nämlich die Ueberdachung der Ambulacralrinne, oder exacter ausgedrückt, um Irrthümern entgegenzutreten, das tiefere Eindringen der jungen Wassergefässanlagen in's Integument, gegenüber dem ganz oberflächlichen bei den Asterien. Daraus aber allein über die höhere oder tiefere Stufe der einen oder andern Gruppe entscheiden zu wollen, dürfte schwerlich angehen.

Doch hier habe ich LANGE erst zu fragen, ob er die Identität seiner Ganglienknoten mit den von mir beschriebenen zugeben will oder nicht. Beinahe fürchte ich das letztere. Auch hat er die beiden Commissurensysteme, welche ich hinzugefügt habe (p. 474, 2 u. 3), wo nicht direct geläugnet, so doch als dem Bände oder Integumente zugehörig hingestellt. Ich werde, nicht ohne einige nebensächliche Concessionen, meine Auffassung zu rechtfertigen haben. Das Band der Seesterne, das als Nerv präparirt zu werden pflegt, hat LANGE sehr deutlich als ein Stäbchenepithel erwiesen, wo aussen die Zellkörper sitzen, die den früheren Beobachtern allein als Epithel erschienen, nach innen aber die zugehörigen Stäbchen, zwischen denen Längsfasern verlaufen (von denen es doch wohl noch fraglich sein kann, ob sie nicht nervöser Natur sind). Darauf folgen die Nervenplatten. Diesen Befund verwendet nun LANGE für die Ophiuren so, dass er das ganze Band, welches den



Bauchschildern aufliegt, als Integument und Homologon des Seesternbandes nimmt (s. o.) und allein die bei *Ophiura text.* gefundenen, aufgelagerten Ganglien als Nervensystem gelten lässt. Hier will ich gern zugestehen, dass die Zell- oder Kernschicht, welche ich überall in meinen Zeichnungen den Präparaten gemäss scharf markirt habe, vielleicht epithelialer Natur sein mag; für das mehr homogene Band aber behaupte ich die nervöse. Erstens habe ich nämlich nach innen oder oben von der Kernschicht des Bandes auf zahlreichen Quer- und Längsschnitten nirgends etwas gefunden, was sich vom Bande selbst irgendwie ausgezeichnet hätte. Zweitens bin ich gerade dadurch, dass das Band (zusammen mit der Epithelschicht) die Anschwellungen in den Metameren macht, darauf gekommen, den Ophiurenerven u. a. in eine doppelte Ganglienkette aufzulösen. Drittens habe ich vom Bande mit seinem Epithel nicht nur die Zweige für die Tentakeln, was kein Beweis sein würde, sondern auch sehr deutlich die für die Muskeln abgehen sehen <sup>1)</sup> (s. Text und Fig.). Weiterhin weiss ich nicht, warum ich die blassen Zellen in Fig. 28 der Taf. XXXIII, welche bei der Richtung des Schnittes offenbar nicht aus der Epithelschicht stammen, nicht für Ganglienzellen halten soll. Endlich dazu wohl der Hauptgrund, nämlich die deutliche Trennung des Bandes in einen unpaaren mittleren und vier paarige seitliche Abschnitte, welche ich auf die verschiedenste Weise klar legte und welche ohne die Annahme, dass wir hier Nerven-elemente vor uns haben, allen Werth verliert. Diese Unterscheidung in Ganglienknoten und ein doppeltes Commissurensystem führt mich nochmals zur Vergleichung mit anderen Gruppen über; ich berühre vor Allem nochmals die Uebereinstimmung mit dem Nervenstrange der Echiniden nach HOFFMANN'S Bild, welches er ohne irgend welche Tendenz, also völlig objectiv, zeichnete. Nicht weniger weise ich nochmals auf die gleichen Verhältnisse bei den Holothuriern hin, wie sie SEMPER beschrieben hat. Doch mögen die, da sie von LANGE in anderem Sinne aufgefasst worden sind, lieber aus dem Spiele bleiben; jedenfalls passen sie recht gut in mein Schema. So glaube ich denn, dass die stärkere Ablösung und Isolirung der Ganglienknoten bei der *Ophiura text.*, welche LANGE bei anderen Schlangensternen nicht wieder fand, ihn zu Folgerungen verleitet hat, welche die natürliche Grenze überschreiten. Mögen neue Untersuchungen über unsere Streitfrage entscheiden!

Hier muss ich auf die Ansicht, welche die Echinodermen als Wurm-

1) Der Muskelnerf, für welchen bei der *Ophiura text.* ein besonderer Knochen-canal existirt (L. p. 266), entbehrt bei der kleinen *Ophiactis*, so viel ich erkenne, dieser Umhüllung und dringt in die dicht anliegenden Muskeln unmittelbar ein.

colonien nehmen möchte (L. p. 279), zurückgreifen. Das Nervensystem soll vermöge seiner Decentralisation und Zusammensetzung aus paarigen Ganglienknoten unbedingt an die Würmer erinnern. Und doch ist die Decentralisation die erste Form, unter welcher das Nervensystem in allen niederen Thiergruppen auftritt! Ein sehr wichtiger Unterschied liegt jedenfalls in der Umwachsung des Darmes und der Hirnbildung bei den Würmern, und ich möchte den als ganz principiellen Unterschied auffassen, der gerade durch Centralisation den niederen Stufen, etwa bei den Echinodermen, gegenübertritt. Es ist, um mich der GÖTTE'schen Terminologie zu bedienen, die gewichtige Differenz zwischen gastro-axialem (Echinodermen) und ventro-axialem Typus (Anneliden). Erst in letzterem scheint das Nervensystem eine bedeutendere entwicklungs-geschichtliche Rolle zu übernehmen. Ist es aber nicht überhaupt gewagt, aus der Uebereinstimmung der höheren Form, der Ophiure, mit den Würmern auf die Verwandtschaft zu schliessen, während bei der niederen und indifferenteren, dem Seestern, wo man doch am meisten die gemeinsamen Merkmale erwarten sollte, diese fehlen oder doch zurücktreten? Und wie begründet LANGE die Abstammung der Ophiuren von den Seesternen? Er benutzt hauptsächlich die GREFF'sche Entdeckung eines Canales zwischen dem Bande und den Bauchschildern der Ophiuren, um diesen als Homologon der Ambulacralrinne darzustellen. Nachdem ich in diesem Nachtrage zugegeben habe, dass wenigstens die äussere Hälfte jenes Bandes bei den Ophiuren epithelialer Natur sein möge (was ich freilich noch nicht als erwiesen erachte), so scheint meine gegentheilige Behauptung vielleicht an Terrain zu verlieren. Keineswegs thut sie das. Da ich diesen Punct in meiner Arbeit nur flüchtiger behandelt habe, bin ich jetzt die nähere Erklärung schuldig. Ich habe jenen Canal einfach geläugnet und eine feste Adhäsion des Bandes an die Armbauchplatten behauptet. Gleichwohl weiss auch ich, dass man im Querschnitt ein Lumen erhalten kann. Des Widerspruchs Lösung ist einfach genug: Unter jedem Ganglienpaare ist das Band fest mit dem Bauchschilde verklebt und verwachsen, unter den Commissuren findet sich eine Lücke, entstanden durch einen partiellen Schwund des hier gelegenen ventralen Integumentes bei der Entwicklung (die mechanische Begründung s. Thl. II, Cap. II). Und hiermit ist zugleich die Ursache gegeben, warum es LANGE nicht gelingen wollte, in seiner Ganglienkette bei der Abtragung der Bauchschilder mit dem Scalpell die Commissuren zu erhalten. Wäre ein durchgängiger Canal da, warum sollten sie zerreißen? Bei der Lagerung aber, die ich eben angab, muss jedesmal, wenn das Messer ein Ganglienpaar von seiner Unterlage trennt, eine Zerrung eintreten, welche die zarten Commissu-



ren zerstört. Und hiermit hoffe ich die Ableitung der Ophiuren aus den Seestern durch Ueberdachung der Ambulacralrinne ein für allemal zurückgewiesen zu haben. In meiner Arbeit habe ich (Cap. II) die Bauchschilder der Ophiuren der Cuticula über dem Nervenbände der Seesterne homolog gesetzt. Wenn jetzt LANGE einen Hauptantheil dieses Bandes in ein Epithel verwandelt, so mag meine frühere Homologisirung bestehen bleiben und dieses Epithel in der epithelialen Schicht des Ophiurenbandes seinen Vertreter finden.

Schliesslich noch ein Wort über die Nerven, bezw. Blutbahnen. Dadurch, dass LANGE am Septum Wimperzellen entdeckte (L. p. 270), hat er den bisher von sämmtlichen Beobachtern behaupteten Unterschied zwischen Wasser- und Blutgefässen, den auch ich mehrfach betont habe, aufgehoben. Die Aenderungen aber, welche er für die Nervenblutbahnen angiebt, beziehen sich lediglich auf den Querschnitt, worin GREEFF und HOFFMANN gefehlt haben, auf die Sache selbst aber, die Anzahl und Anordnung der Blutgefässe so gut wie gar nicht. Dass es mir erging wie jenen beiden, dafür hoffe ich vom billig denkenden Leser Verzeihung; handelte es sich doch bei meinem kleinen Object darum, Anknüpfungspuncte an die älteren Angaben zu finden; und ich habe es an Mühe nicht fehlen lassen. Zudem aber kommt die ganze Differenz zwischen LANGE und HOFFMANN darauf hinaus, dass letzterer durch Injection drei Nervenblutbahnen fand, welche durch seitliche Schlingen mit einander communiciren, dass er aber das Lumen des mittleren Gefässes fälschlich unmittelbar oberhalb der beiden seitlichen bestimmte, während es LANGE in das Septum selbst hinein verlegt. Im Wesentlichen wird also an der ganzen Anlage fast nichts geändert, und so mag denn auch der betreffende Passus über die *Ophiactis* (p. 463 ff.) Bestand haben. Was aber LANGE zwingt, das mittlere Gefäss dem ventralen Blutgefäss der Anneliden zu homologisiren, bleibt mir verhüllt, sobald ich die beiden seitlichen Gefässe und die Communicationen bei den Asteriden dazu nehme und diese Gruppierung mit dem ganz differenten Gefässverlauf der Anneliden (s. etwa VEJDovsky, diese Zeitschr., dieser Bd., Taf. VIII, Fig. 2 u. 7. Taf. XXI, Fig. 1, 7, 8, 9) vergleiche.

Naumburg a/S., den 20. September 1876.



est  
oh









SMITHSONIAN INSTITUTION LIBRARIES



3 9088 01316 5881