









# ZOOLOGISCHE JAHRBÜCHER.

---

ABTEILUNG

FÜR

ANATOMIE UND ONTOGENIE  
DER TIERE.

---

HERAUSGEGEBEN

VON

PROF. DR. J. W. SPENDEL  
IN GIESSEN.

---

ACHTUNDZWANZIGSTER BAND.

MIT 23 TAFELN UND 195 ABBILDUNGEN IM TEXT.



JENA,  
VERLAG VON GUSTAV FISCHER.  
1909.

Alle Rechte, namentlich das der Übersetzung, vorbehalten.

3802

# Inhalt.

## Erstes Heft.

(Ausgegeben am 15. September 1909.)

	Seite
ZSCHIESCHE, ALFRED, Untersuchungen über die Metamorphose von <i>Aleyonidium mytili</i> . Mit Tafel 1—5 und 3 Abbildungen im Text . . . . .	1
FRANZ, VICTOR, Das Vogelauge. Mit Tafel 6—10 und 122 Abbildungen im Text . . . . .	73
VERSLUYS, J., Ein großes Parasphenoid bei <i>Dermochelys coriacea</i> LINN. Mit 3 Abbildungen im Text . . . . .	279

## Zweites Heft.

(Ausgegeben am 13. November 1909.)

DOWNING, ELLIOT R., The Ovogenesis of Hydra. With plates 11—12 and 2 figures in text . . . . .	295
HARMS, W., Postembryonale Entwicklungsgeschichte der Unioniden. Mit Tafel 13—16 und 9 Abbildungen im Text . . . . .	325
KÜHN, ALFRED, Sproßwachstum und Polypenknospung bei den Thecaphoren. Mit Tafel 17—22 und 22 Abbildungen im Text . . . . .	387

## Drittes Heft.

(Ausgegeben am 22. Dezember 1909.)

KAUTZSCH, GERHARD, Über die Entwicklung von <i>Agelena labyrinthica</i> CLERCK. Mit Tafel 23—25 und 25 Abbildungen im Text . . . . .	477
SPÄTLICH, WALTER, Untersuchungen über Tetrabothrien. Mit Tafel 26—29 und 9 Abbildungen im Text . . . . .	539
CARY, LEWIS R., The life history of <i>Diplodiscus temporatus</i> STAFFORD. With especial reference to the development of the parthenogenetic eggs. With Plate 30—33 . . . . .	595





Nachdruck verboten.

Übersetzungsrecht vorbehalten.

# Untersuchungen über die Metamorphose von *Alcyonidium mytili*.

Von

Alfred Zschiesche aus Breslau.

Mit Tafel 1–5 und 3 Abbildungen im Text.

Nachdem SEELIGER (33) in seiner Arbeit: „Über die Larven und Verwandtschaftsbeziehungen der Bryozoen“ die Morphologie und Histologie der Larve von *Alcyonidium mytili* genau festgestellt und SILBERMANN (35) in den „Untersuchungen über den feineren Bau von *Alcyonidium mytili*“ über die Organisation des ausgebildeten Tieres berichtet hat, ergab es sich als wünschenswert, auch die Verhältnisse klarzulegen, die zwischen diesen beiden Entwicklungsphasen gelegen sind, die Brücke gleichsam zwischen den zwei vorliegenden Arbeiten zu schlagen. Auf Anregung des Herrn Prof. Dr. SEELIGER unternahm ich es gern, diese Aufgabe zu lösen, und will im Folgenden die Ergebnisse meiner hierüber angestellten Untersuchungen mitteilen.

Was zunächst die ältere Literatur anbetrifft, die sich mit unserer Bryozoe befaßt, so möchte ich nur kurz erwähnen, daß zuerst DALYELL (9) 1847 das Tier genauer untersuchte und ihm dabei den Namen, *Alcyonidium mytili*, erteilte. Einige Jahre vorher, 1844, erwähnt bereits VAN BENEDEN (4) die Gattung *Alcyonidium* unter der von FARRE herrührenden Genusbezeichnung *Halodactylus*. HINCKS (12, 13) gibt dann kurze Zeit darauf eine Schilderung unserer

Larve und beschreibt hierbei auf ihrer ventralen Seite eine Öffnung, in der von Zeit zu Zeit ein besonderes Organ sichtbar wird, das BARROIS (1) 1877 als Pharynx deutet. Diese letzte Arbeit interessiert besonders deshalb, weil sie meines Wissens die erste ist, die versucht, eine umfassende Darstellung der gesamten Entwicklung zu geben. BARROIS geht in derselben von der Eifurchung aus; es folgt die Schilderung der Larve, ihre Festsetzung, Metamorphose und Koloniebildung. Seine Angaben werden von einer großen Anzahl sorgfältig ausgewählter Zeichnungen begleitet. Der Irrtum aber, den dieser Forscher schon bei der Deutung gewisser Larvenorgane begeht, läßt sich durch die ganze weitere Arbeit hindurch verfolgen. Ich komme an den betreffenden Stellen darauf zurück. Wenn ich nun auch BARROIS mit meinen Ausführungen in vielen Punkten entgegneten muß, so verdanke ich ihm doch manchen Hinweis, der mich zu eignen Beobachtungen und Untersuchungen angeregt hat.

Eine letzte Arbeit aus dem Jahre 1906 endlich rührt von RÖMER (31) her und befaßt sich neben *Bugula* hauptsächlich mit der Knospung, Degeneration und Regeneration von *Alcyonidium mytili*.

Wie nach SILBERMANN (35) die Angaben über die Histologie der ctenostomen Bryozoen den chilostomen gegenüber nur sehr spärlich vorhanden sind, so gilt fast das gleiche hinsichtlich der Metamorphose, wie ein Blick in die Literatur beweist.

Aus der Reihe der Chilostomata wird die Metamorphose von *Bugula* in fast allen Arbeiten von BARROIS (1—3), ferner von NITSCHKE (21), VIGELIUS (36, 37), CALVET (5) behandelt, die von *Leprealia* ebenfalls von BARROIS, CALVET, REPIACHOFF (30), OSTROUMOFF (25), während die Metamorphose von *Cyphonautes* außer durch OSTROUMOFF (26) neuerdings durch KUPELWIESER (18) ihre Bearbeitung gefunden hat.

Was nun die Entwicklungsgeschichte und Metamorphose der marinen Ctenostomata anbelangt, so wäre außer der oben angegebenen Arbeit von BARROIS über *Alcyonidium* (1877) noch die desselben Forschers über *Serialaria lendigera*, diejenige von EHLERS (11) über *Hypophorella expansa* (1876), Angaben von OSTROUMOFF (25) über *Vesicularia* 1886 und, wenn wir von den vergleichenden Studien CALVET'S über die marinen Ectoprocten absehen, als letzte größere Arbeit die von PROUHO (28) über *Flustrella hispida* (1890) zu erwähnen.

## I. Technik.

Das in meiner Arbeit verwendete Material entstammt der Ostsee zwischen Warnemünde und Darser Ort und bestand ausschließlich aus geschlechtsreifen Kolonien, die auf Laminarien oder *Fucus serratus* saßen. Bekanntlich kommt ja *Alcyonidium mytili* auch auf *Mytilus edulis* vor, doch habe ich hiervon für meine Zwecke brauchbares Material nie erhalten.

Meine Züchtungen begann ich im Sommer 1906 und setzte sie mit kurzer Unterbrechung bis Anfang November desselben Jahres fort, während welcher Zeit ich stets geschlechtsreife Zoöcien mit entwickelten Embryonen geliefert bekam. Wenn mir auch die Wintermonate November und Dezember infolge stürmischer Witterung kein Material brachten, so konnte ich doch solches von Januar und Februar 1906 untersuchen, das von Herrn Prof. Dr. WILL gezüchtet und mir in liebenswürdigster Weise von ihm zur Verfügung gestellt wurde. Meine eignen Züchtungen setzte ich dann Anfang Mai 1907 fort und betrieb dieselben bis Ende des Monats, wo ich sie abbrach, so daß die zur Untersuchung verwandten Stadien mit Ausnahme der beiden Wintermonate zu allen Jahreszeiten gesammelt wurden. Hieraus dürfte der Schluß zu ziehen sein, daß geschlechtsreife Individuen von *Alcyonidium mytili* fast das ganze Jahr hindurch vorkommen. Wenn mir die Fischer von Ende Mai bis Anfang August 1907 kein geeignetes Material nachliefern konnten, trotzdem dieselben Monate im Vorjahre die beste Ausbeute gebracht hatten, so lag dies wohl daran, daß im Mai 1907 nach verhältnismäßig kühlen Wochen plötzlich starke Hitze eintrat und die Entwicklung der Embryonen in den Mutterzoöcien daher außerordentlich rasch vor sich ging, was ein ungewöhnlich starkes Ausschwärmen der Larven zur Folge hatte.

Bezüglich der Geschlechtsreife hat EHLERS (11) bei *Hypophorella expansa* eine ähnliche Beobachtung gemacht, auf Grund welcher er zu der Überzeugung kommt, daß die Erzeugung entwicklungsfähiger Geschlechtsprodukte während der ganzen wärmern Jahreszeit stattfindet, wohingegen er über das Verhalten der Tiere in den Wintermonaten zu keinem Resultat gekommen ist.

Bei der künstlichen Eröffnung der Zoöcien konnte ich feststellen, daß meistens 2—3 Larven in je einem enthalten waren. Schnitte ergaben dann, daß häufig die in einem Zoöcium enthaltenen Larven fast auf gleicher Entwicklungsstufe standen, während in

andern Fällen wieder die eine Larve den übrigen in der Entwicklung weit voraus war.

Außer den Larven mit ihrer Umhüllung scheinen die Zoöcien noch ganz geringe Spuren einer flüssigen, etwas fadenziehenden Substanz einzuschließen. Ich glaube nicht fehlzugehen, wenn ich annehme, daß es sich hier um die Restprodukte des ursprünglich das Zoöcium einnehmenden Polypids handelt, das jetzt zur Zeit der Eireife degeneriert, eine Detritusmasse darstellt, bestimmt, nach dem Ausschlüpfen der Larven dem sich regenerierenden jungen Polypid als Nahrung zu dienen. Ich erwähne diese Masse nur deshalb, weil sie bei der künstlichen Eröffnung der Zoöcien meist mit austritt, infolge ihrer klebrigen Beschaffenheit den jungen Larven leicht anhaftet, dann aber häufig ihre Festsetzung beeinträchtigt, ja selbst, besonders wenn noch Schleimpartikelchen der Laminarien hinzukommen, direkt unmöglich macht. Wie ich mich zu überzeugen Gelegenheit hatte, bewirkt ferner dieses klebrige Substrat oft ein Aneinanderhaften zweier, ja selbst mehrerer Larven, woraus dann wieder Bildungen entstehen, die in etwas ältern Stadien unter Umständen, besonders nach Verschmelzung der trennenden Wände, entweder zu der Annahme Veranlassung geben können, es mit abnormen Bildungen zu tun zu haben, oder aber leicht zu Trugschlüssen über die Entstehung der Kolonien verleiten.

Bei meinen Züchtungen, die mir zum Studium der Festheftung der Larve und ihrer Metamorphose bis zur vollen Ausbildung des Polypids dienen sollten, bediente ich mich zunächst des von PROUHO (28) vorgeschlagenen Verfahrens, das auch später CALVET (5) befolgt hat. Die Larven in den Aquarien einfach sich selbst zu überlassen, ohne ihnen besondere Anheftungsmöglichkeiten zu geben, wie es vielfach ältere Forscher getan haben, ist nicht empfehlenswert, da es bei der spätern Untersuchung zu große Schwierigkeiten macht, die festgesetzten Larven ohne Verletzung wieder abzulösen. Auch bietet die künstlich geschaffene Anheftungsfläche außer der Möglichkeit einer bessern Orientierung des Präparats auch dessen bequemere Behandlung, z. B. Färbung und Übertragung, und ferner die Möglichkeit, leicht größere Larvenmengen auf bestimmte Punkte hin in kürzerer Zeit als sonst zu durchmustern. Ich verfuhr nun ebenfalls in der Art, daß ich ein Stück der mit geschlechtsreifen Zoöcien besetzten Laminarien in einer großen Urnschale mit Seewasser unter die Lupe nahm und mit Hilfe eines feinen Skalpell und der Nadel die Zoöcien vorsichtig zu eröffnen versuchte. Die dadurch in Frei-

heit gesetzten Larven tummelten sich dann bald lebhaft umher. Mittels einer Pipette brachte ich sie dann in besondere Aquarien, deren Salzgehalt entsprechend dem Tiefenwasser der Ostsee vor Warnemünde auf 1,015 ‰ gebracht war und in denen mit Photoxylin überzogene Objektträger oder größere Glasplatten lagen. Die zu verwendenden Platten behandelte ich derart, daß ich sie zunächst mit absolutem Alkohol und Äther säuberte und dann mit einer möglichst dünnen Schicht von Photoxylin überzog. Nachdem dann die Platten lufttrocken geworden waren und jede Spur eines Geruches verloren hatten, brachte ich sie etwa 1—2 Stunden in Leitungswasser und dann erst in Seewasser. Ich wendete später statt der Photoxylinüberzüge solche von verdünntem Kollodium an, muß aber gestehen, daß die Photoxylinüberzüge sich in jeder Beziehung besser bewährten.

Ein anderes Verfahren, um die Larven nach der Festsetzung bequem zu verwenden, wurde mir von Herrn Prof. WILL in Vorschlag gebracht und hat mir ebenfalls sehr gute Dienste geleistet. Ich überzog Objektträger und kleine Uhrschildchen mit Paraffin und verbrachte sie dann nach vorherigem gründlichen Wässern in die Aquarien. Die Larven setzten sich hier ebenfalls gut an, und später könnte das Paraffin mit den Larven in Form von kleinen Plättchen leicht mit dem Messer abgehoben werden, oder ich verbrauchte die Uhrschildchen mit den darauf befindlichen Larven selbst, ohne sie erst von ihnen wieder abzulösen. Hier bei der Paraffinmethode empfiehlt es sich, im Gegensatz zu dem Kollodium und Photoxylin, den Überzug eher etwas stärker zu wählen, da dann das Abheben der einzelnen Plättchen um so leichter gelingt und ein Zerbröckeln eher vermieden wird. Sollten derartige Präparate für Schnitte Verwendung finden, so brachte ich sie nach dem absoluten Alkohol in Cedernholzöl. Hierin fand bereits ein leichtes Auflösen des Paraffins statt. Bei der nun folgenden Einbettung in Paraffin lassen sich solche Larven, besonders nach vorheriger Färbung, außerordentlich gut orientieren, da hier die doch immer etwas störende Unterlage durch Lösung derselben beseitigt wird. Auch zu Totalpräparaten, bei denen die Lösung der Paraffinunterlage durch Xylol bewerkstelligt wird, sind so festgeheftete Larven natürlich vorzüglich zu verwenden.

Als Konservierungsmittel gebrauchte ich Formol in Seewasser (1 : 10), Sublimat-Essigsäure und die FLEMMING'sche Lösung. Letztere so gut sie auch konservierte habe ich später wegen der schwierigen

Färbbarkeit der Präparate nicht mehr benutzt. Alaunkarmin in konzentriertester Form und nach stundenlanger Einwirkung, ebenso die Färbung mit HEIDENHAIN'schem Eisenhämatoxylin lieferten von mit FLEMMING'scher Lösung konservierten Larven Bilder, die wie ausgewaschen aussahen und an denen die Kerne nur mit stärksten Systemen zu erkennen waren. Meine schlechten Erfahrungen hiermit fand ich leider erst später durch eine Notiz in der Arbeit von CALVET bestätigt. Formol genügte als Konservierungsmittel nur zur Erzielung von Totalpräparaten und der Erhaltung der äußern Form, für Schnitte ist es ungeeignet.

Die besten Erfolge erhielt ich mit Sublimat-Essigsäure, die ich für derartige Objekte und Untersuchungen warm empfehlen kann. Die von mir verwendete Lösung hatte eine Zusammensetzung von

8	Teilen Sublimat
2	„ Essigsäure
90	„ Seewasser.

Auch SEELIGER (32, 33) hat Sublimat-Essigsäure mit gutem Erfolge angewandt und spricht sich in seinen Arbeiten lobend über sie aus. Die mit Larven besetzten Photoxylinhäutchen wurden bereits im Aquarium von ihrer Unterlage gelöst, was sehr leicht gelingt, und dann in jene Konservierungsflüssigkeit gebracht, in der ich sie 25—30 Minuten beließ, um sie alsdann in mehrfach gewechseltem Leitungswasser auszuwaschen und in steigenden Alkohol zu überführen. Zur Färbung der Totalpräparate verwandte ich Alaunkarmin, für Schnittpräparate zunächst Hämatoxylin nach DELAFIELD, die Doppelfärbung Hämatoxylin-Eosin, dann aber mit ganz besonderm Erfolge die vielfach in unserm Institut, und von SEELIGER (33) auch für Bryozoen-Larven, angewandte Alaunkarmin-Färbung mit Nachfärbung in Orange G.

Die Schnittdicke betrug 5  $\mu$ .

## II. Die schwärmende Larve und ihre Vorbereitung zur Festheftung.

Die Larven, einmal in die Aquarien verbracht, tummelten sich hier lebhaft umher. Das Schlagen der Cilien geht dabei so schnell und intensiv vor sich, daß es nicht gelingt, die einzelnen Phasen selbst mit dem Mikroskop zu verfolgen und festzustellen, ob das Schlagen gleichmäßig an der ganzen Zirkumferenz stattfindet. Nur mitunter, wenn bei einer scheinbaren Ermüdung diese Bewegungen

an Intensität nachlassen, kann man erkennen, daß jetzt die Cilien insgesamt regelmäßig von oben nach unten herabschlagen. Aber nur ein paar solcher langsamen Bewegungen erfolgen, im nächsten Augenblicke beginnt dieses rasende Spiel der Wimpern von neuem, und die Larve setzt ihre Bewegungen in bisheriger Weise fort. Hierbei scheint sie im allgemeinen kreisende Bahnen zu ziehen, und in solchen Kreisen senkt sie sich allmählich abwärts nach dem Boden des Gefäßes zu. Hiermit stimmt überein, daß die Larven sich vorzugsweise an den am Boden befindlichen Gegenständen festsetzen, denn Objektträger, die ich durch Korkstücke an der Oberfläche des Aquariums schwebend erhielt, wurden von keiner Larve als Anheftungspunkt benutzt.

NITSCHÉ (21) behauptet bei seinen an *Bugula flabellata* ausgeführten Versuchen, daß die Larven sich dicht unterhalb der Wasseroberfläche an der dem Lichte zugewandten Seite des Glases festheften. Ich habe ähnliches bei *Alcyonidium* nicht gesehen. Ich stellte, um meine Larven daraufhin zu prüfen, die Gläser so, daß das Licht sie nur von einer Seite traf, und konnte dann sicher feststellen, daß eine Beeinflussung seitens des Lichtes nicht vorlag, die Larven also nicht lichtempfindlich waren, vielmehr an allen Teilen des Bodens, sowohl an der dem Lichte zugewandten wie an der abgewandten Seite, die Anheftung erfolgt war. Dieser Beobachtung von NITSCHÉ bei *Bugula* steht eine andere Beobachtung von VIGELIUS (36), die ebenfalls an *Bugula*-Larven gemacht, gegenüber, wonach sich die Larven an allen Seiten des Zylinderglases, also nicht nur an der dem Lichte ausgesetzten Wand desselben, und zwar in verschiedenen Höhen unter dem Wasserspiegel, festsetzen sollen.

Über die ersten Lebenserscheinungen der freien Larven äußern sich BARROIS (1), VIGELIUS (36), PROUHO (28) und CALVET (5) in fast übereinstimmender Weise. So sagt BARROIS, p. 121, von unserer *Alcyonidium mytili*: „Après avoir nagé pendant un certain temps, la face orale dirigée en bas, et le plumet ciliaire dirigé en avant, — les larves d'*Alcyonidium* ne tardent pas à se fixer.“

Es ist nun nicht möglich, einen genauen Zeitpunkt anzugeben, wie lange wohl das freie Larvenleben währt. Meine darüber angestellten Vergleiche ergaben bei verschiedenen Larven stets wechselnde Resultate. CALVET (5) erging es ähnlich: er meint, daß die Dauer des freien Larvenlebens bei den verschiedenen Arten eine stets wechselnde sei und selbst bei den Vertretern ein und derselben Kolonie unter denselben Lebensbedingungen variere. Den Grund

hierfür zu ermitteln war ihm nicht möglich, doch nimmt er an, daß die Larven auf einem bald mehr bald weniger vorgeschrittenen Stadium ausschlüpfen und nun die letztern ihre Ausbildung während eines etwas längern, freien Larvenlebens vollenden, um sich dann erst anzuheften. Diese Annahme würde mit den von mir bei *Acyonidium* konstatierten Tatsachen völlig übereinstimmen, denn die Larven wurden aus den im Sommer 1906 mir gelieferten Mutterzoöcien größtenteils erst künstlich zum Ausschlüpfen gebracht, und es ist daher ganz leicht verständlich, daß hierbei Larven von verschieden weit vorgerückter Entwicklungsstufe dem freien Leben im Wasser überantwortet wurden. Während dementsprechend ein Teil der Larven, kaum in das Aquarium eingesetzt, möglichst schnell, oft innerhalb weniger Minuten, sich anzuheften suchten, trieben sich andere stundenlang umher, fortwährend ihren Aufenthalt wechselnd.

Infolge dieser ungleichen Schwebepériode ergaben sich dann auch wesentliche Unterschiede bei der gleichzeitig vorgenommenen Konservierung von Entwicklungsstadien, die durchaus zur gleichen Zeit in das Aquarium gesetzt worden waren. Während eine gewisse Anzahl Larven sich eben festgeheftet haben konnte, hatten andere die ersten Phasen der Entwicklung längst hinter sich. Es ist daher, wie auch WILL bei seinen Züchtungen gefunden hat (persönliche Mitteilung), völlig überflüssig, das erzüchtete Material nach der Zeit, die vom Ausschlüpfen her verstrichen ist, nach Altersstufen zu ordnen, da diese Altersstufen doch alle ein verschiedenes Bild zeigen müßten. Wirkliche Altersstufen könnte man nur zusammenstellen, wenn man den Zeitpunkt der Anheftung zum Ausgangspunkt wählte, was aber in der Praxis wiederum undurchführbar ist, weil es bei den vielen im Kulturgläse herumschwimmenden Larven kaum möglich sein dürfte, den Festheftungsmoment der einzelnen Larve festzustellen.

Ähnlich nun wie bei BARROIS lauten die Angaben von VIGELIUS (36) für *Bugula*-Larven, p. 536: „Wenn die Larven sich zur Metamorphose anschicken, so fangen sie an, sich fortwährend in kreisförmigen Bahnen, manchmal abwechselnd von rechts nach links und von links nach rechts zu bewegen. Nachdem sie einige Zeit an einer Stelle verweilt haben, schwimmen sie plötzlich weiter und beginnen an einem anderen Orte dasselbe Spiel. Während dieser Bewegungen, welche von schwachen Kontraktionen des Körpers begleitet werden, wird das retractile Scheibenorgan soweit wie möglich ausgestülpt, sodaß seine unbeweglichen freien Haare deutlich sichtbar sind.



Dann erfolgt auf einmal eine starke Kontraktion des Körpers, wobei der Saugnapf nach außen umgestülpt und wahrscheinlich mittels der zugleich ausgetriebenen klebrigen Substanz gegen die Wand des Glases angeedrückt wird.“

Ob dieses Vorstrecken des Scheitelorgans lediglich als ein Kontraktionszustand aufzufassen ist oder der bessern Orientierung dient?

Auch bei *Aleyonidium*-Larven kann man während ihres Schwärmens häufig beobachten, daß plötzlich der dorsal von den Coronazellen gelegene Körperabschnitt sich emporwölbt, wobei dann die Ringfurche fast zum Verschwinden gebracht wird, während umgekehrt auch wieder dieser aborale Teil zeitweise ganz in das Innere des Larvenkörpers einzusinken scheint. Während dieser freien Zeit des Larvenlebens funktioniert das Dorsalganglion bei *Aleyonidium* zweifellos als Sinnesorgan, wobei es jedenfalls statischen Zwecken dient. Ich habe öfters bemerken können, daß meine Larven Drehbewegungen ausführten oder durch den Wimperschlag derartig gerichtet wurden, daß das aborale Körperende nach vorwärts zeigte und die Larven dann einige Augenblicke in dieser Stellung schwammen. Immer aber kehrten sie zu der ursprünglichen Lage zurück, in der das Scheitelorgan nach aufwärts, die orale Partie schräg abwärts und das sog. birnförmige Organ mehr nach vorn gerichtet war.

Auch HARMER (14) hat festgestellt, daß *Aleyonidium* immer mit dem birnförmigen Organ voran schwimmt, und KUPELWIESER (18) spricht die Vermutung aus, daß dies im Gegensatz zum *Cyphonautes* möglicherweise auch bei allen andern darmlosen Larven der Fall sein wird, deren Bewegungen von vornherein nach dem Festsetzungsobjekt gerichtet sind. Auch bei den Entoprocten scheinen ähnliche Verhältnisse vorzuliegen. HATSCHEK (19) (l. c., p. 515) erwähnt für *Pedicellina* Folgendes: „Das Kittdrüsenende ist beim Schwimmen nach vorn gekehrt, und es scheint deshalb, daß der Kranz von Härchen als Tastorgan, namentlich bei der Festsetzung, diene.“ Die erste Behauptung HATSCHEK's ist zutreffend, während die zweite ein Irrtum war. Nach den Untersuchungen SEELIGER's (33) kann kein Zweifel bestehen, daß das als Kittdrüse bei *Pedicellina* bezeichnete Gebilde ein Homologon zu dem Dorsalganglion (Scheitelorgan) der *Aleyonidium*-Larve ist, als wichtigste Elemente Ganglienzellen enthält und dann zur Orientierung im Raum während des freien Larvenlebens bestimmt sein wird. Die Bewegung bei *Pedicellina*-Larve erfolgt ähnlich wie bei *Cyphonautes* und im Gegensatz wieder zu *Aleyonidium* mit nach vorn gerichtetem Scheitelorgan. Durch dieses

merkwürdige Verhalten jener mit Darm ausgestatteten Larven ist man vielleicht, wie auch KUPELWIESER andeutet, zu dem Schluß berechtigt, daß bei den Darmlosen, in unserm Falle bei *Alyonidium*, gewisse Rückbildungsprozesse auch an diesem Dorsalganglion Platz gegriffen haben und daß dieses somit, seine Funktion als Sinnesorgan zugegeben, doch infolge des im allgemeinen kurzen, freien Larvenlebens teilweise seine ursprünglichen Funktionen aufgegeben hat, die dann von dem birnförmigen Organ übernommen werden.

Gerade zur Zeit, wo die Larve sich festsetzen will, spielt das ventrale Nervendrüsensorgan (birnförmige Organ vieler Autoren) seine für die ganze weitere Entwicklung so bedeutsame Rolle, indem es die Orientierung über die Beschaffenheit der Unterlage für die folgende Festsetzung vornimmt. BARROIS (1) erwähnt von diesem Vorgange nichts; er schildert nach Obigem sofort Stadien, die sich auf bereits festgesetzte Larven beziehen. Ihm selbst war die Bedeutung des birnförmigen Organs noch völlig unbekannt geblieben, glaubte er doch hier den Eingang zu einem Verdauungstractus zu erblicken. Das von BARROIS als Magen gedeutete Gebilde hat sich später als Vestibulum herausgestellt, aber erst die genauen histologischen Untersuchungen SEELIGER'S (33) haben über die wahre Natur des ventralen Nervendrüsensorgans Klarheit verschafft.

Bei *Alyonidium*-Larven stellt hiernach das birnförmige Organ lediglich einen eigenartig differenzierten Teil der äußern Leibeswand dar, dessen histologischer Charakter darüber keinen Zweifel bestehen lassen kann, daß es sich um ein drüsiges und zugleich nervöses Organ handelt. Die das Organ selbst zusammensetzenden Elemente sind teils Nervenzellen, teils Drüsenzellen, und gerade dieses histologische Verhalten war es, was SEELIGER veranlaßte, statt des „birnförmigen Organs“ den mehr entsprechenden Namen „ventrales Nervendrüsensorgan“ anzuwenden.

Auch PROUHO verwendet bei *Flustrella* den Namen „organe piriforme“. Recht zweifelhaft drückt er sich aber über dessen Funktion aus, wobei er sich nicht schlüssig werden kann, ob bei dem in Frage stehenden Gebilde die Drüsen es sind, die die Hauptrolle spielen, oder die nervösen Bestandteile, p. 434: „Est-ce une sécrétion de la part de la masse glandulaire? Est-ce un acte locomoteur peut-être directeur de la part du plumet et de la gouttière? Enfin lorsque vient le moment de la fixation, cet organe n'est-il pas chargé d'apprécier les conditions de la fixation et de choisir le support de la future colonie? Toutes ces hypothèses sont

permises; aucune affirmation n'est possible.“ VIGELIUS (36) endlich glaubt das ganze Organ als eine Drüse auffassen zu müssen, welche später bei der Ausbildung des Hautskelets tätig ist. Zwischen dieser Behauptung und seinen Angaben über die Metamorphose (37) besteht aber ein Widerspruch, denn hier läßt VIGELIUS die innern Larvenorgane einer Histolyse anheimfallen, und zu diesen gehört auch das birnförmige Organ.

Nach KUPELWIESER endlich ist die Funktion des birnförmigen Organs bei *Cyphonantes* eine zweifache, einmal während der Schwebepériode der Larve und zweitens bei der beginnenden Festsetzung. Den Schlag, den der Wimperschopf (sein „plumet“) während der ersten Periode ausführt, deutet er als „Greifbewegung“, um Nahrungspartikelchen zu erfassen, „zweifellos als Sinnesorgan funktioniert es jedoch unmittelbar vor dem Festsetzen“. Bei diesem Akt konstatierte KUPELWIESER die eigentümliche Tatsache, daß die Larven, der Unterlage dicht anliegend, kriechende Bewegungen auszuführen imstande sind. Während früher das Scheitelorgan vorgestreckt wurde, kriecht jetzt die Larve mit dem birnförmigen Organ voran und tastet dabei mit dem Wimperschopf ihre Umgebung ab, „und als Tastorgan“, so schließt KUPELWIESER diese Betrachtung, „haben wir das birnförmige Organ hier aufzufassen“.

Ich muß, um die einzelnen Vorgänge bei *Alcyonidium* zu schildern, nochmals etwas zurückgreifen. Anfang des Sommers 1907 wurden mir neue Laminarienblätter zugestellt, die reichlich mit Mutterzöcien besetzt waren. Ich ließ dieselben alsbald in unsere großen Ostseeaquarien verbringen, da ich vorläufig für sie keine Verwendung mehr hatte, und konnte nun schon nach einigen Tagen die überraschende Wahrnehmung machen, daß es in den oberflächlichen Wasserschichten von Larven geradezu wimmelte. Eine herausgenommene Probe zeigte die Larven fast alle von gleicher Größe und in munterer, lebhafter Bewegung. Ich schreibe das schnelle Ausschlüpfen der Larven dem Umstande zu, daß gerade in jenen Tagen hohe Temperatur herrschte und demgemäß auch das Wasser unseres Aquariums eine Temperatur hatte, die jene der tiefern Wasserschichten, in der *Alcyonidium mytili* gewöhnlich vorkommt, um einige Grade übertrifft. Die Larven hatten mich so der Mühe, sie künstlich zu befreien, oder des langen Wartens bis zum natürlichen Ausschlüpfen überhoben. Infolge dieses Reichtums an Material versuchte ich nun nochmals, gerade die allerjüngsten Festheftungsstadien zu erhalten und den Prozeß der Festsetzung selbst unter dem Mikroskop zu verfolgen.

Ich versah zu diesem Zwecke wieder mittelgroße Uhrschalen mit einem feinen Photoxylinüberzuge, behandelte sie weiter nach dem angegebenen Verfahren und füllte sie dann mit vorher gut durchlüftetem Seewasser. 2—3 Larven brachte ich nun in diese Schalen und verfolgte deren Bewegungen unter dem Mikroskop. Die Larven strudelten zunächst eine Zeitlang, etwa 10—15 Minuten, lebhaft umher, wobei sie meist kreisförmige Bahnen beschreiben. Das ventrale Nervendrüsenorgan ist hierbei derart gerichtet, daß es zu dem Boden des Gefäßes in spitzem Winkel steht. Ein leichtes Heben und Senken des oberhalb der Ringfurche gelegenen Körperabschnitts in der angegebenen Weise ist hierbei wahrzunehmen und auf Kontraktionen der dorsoventral ziehenden Muskelfasern zurückzuführen. Die Larven berühren nun ab und zu mit dem Nervendrüsenorgan den Boden, verweilen in schräg nach oben gerichteter Stellung hier einige Augenblicke, während welcher die Wimpern kräftig abwärts schlagen, dann erheben sie sich wieder und strudeln weiter.

Solch kriechende Bewegung, wie sie *Cyphonautes* auf der Unterlage ausführt, kommen bei *Aleyonidium* niemals vor. Ich konnte nun ebenso wie SEELIGER (33) deutlich erkennen, daß, während die Larven den Boden berührten, eigentümliche, helle Kügelchen zwischen den Wimpern des birnförmigen Organs hin und her gerollt wurden, die aus der Tiefe der Grube zu kommen schienen. Die Bewegungen der Larven erscheinen nun bald etwas verändert, ich möchte sagen, fast taumelnd. Sie berühren häufiger den Boden des Glases und verweilen hier auch länger. Ob jetzt nun etwa mit Hilfe der erwähnten Kügelchen, die ein Produkt der hier befindlichen Drüsen darstellen, vielleicht eine Anheftung zwecks bessern Ab tastens der Unterlage mit dem Wimperschopf erfolgt, konnte ich nicht mit Sicherheit feststellen. Hätte eine derartige Anheftung wirklich stattgefunden, so konnte dieselbe doch nur von ganz kurzer Dauer sein, denn schon im nächsten Augenblick erhebt sich die Larve wieder, um in einiger Entfernung von neuem den Boden zu berühren. Dieser ganze Vorgang dient einzig dazu, um den für die Anheftung geeigneten Platz auszuwählen. Es treten erst vereinzelt, dann häufiger kreisende Bewegungen um einen bestimmten Punkt auf, den sie nun öfters abtasten und der für die Festsetzung der geeignete zu sein scheint. Die Larve setzt sich endlich wirklich hier fest, wiederum mit Hilfe des ventralen Nervendrüsenorgans, ohne sich aber wieder zu erheben. Die Fixation kann nur mittels des Secrets der Drüsen des erwähnten Organs erfolgt sein. Die

Larve sitzt zunächst so, daß sie an dem einen Körperende, mit dem birnförmigen Organ, dem Boden des Glases leicht anliegt, während der ganze übrige Körper im Wasser noch schwebt, da während all dieser Zeit die Wimpern noch arbeiten und so ein fortwährendes leichtes Bewegen des freien Körperendes deutlich zu bemerken ist.

Auch CALVET (5) glaubt bei *Bugula sabatieri*, daß, nachdem die Larve einmal zur Ruhe gekommen ist, sie sich auf ihrer Unterlage mit Hilfe des Secrets des Drüsenorgans festhält.

### III. Die definitive Festsetzung der Larve und ihre Umwandlung in das Cystid.

BARROIS hat 1877 in bezug auf die Metamorphose von *Aleyonidium mytili* versucht, indem er die ausgesetzten Larven von Stunde zu Stunde beobachtete, gerade in die noch so unbekanntesten Erscheinungen der Metamorphose Klarheit zu bringen. Das in seiner fig. 24 wiedergegebene Präparat hält er für das Verständnis dieser Vorgänge am geeignetsten, obwohl es bereits ein Alter von 1 Stunde hat. Seine Deutung muß jedoch vorsichtig aufgenommen werden, da sich hier wieder BARROIS' Irrtum hinsichtlich der Erklärung gewisser Larvenorgane stark geltend macht. Manchen Ausführungen stehe ich an der Hand meiner Präparate zweifelnd gegenüber. So erwähnt BARROIS unter andern Veränderungen p. 122: „La couronne ciliaire avait perdu ces cils, et ne présentait plus les limites de ces cellules.“ Daß die Corona durch Umkehrung in das Innere des neuen Körpers gelangt, hat BARROIS später selbst erkannt. Stadien, die zwischen dieser fig. 24 und der noch frei herum schwimmenden Larve liegen, hat er jedoch nicht gesehen, und so sind ihm gewisse Umbildungen und Veränderungen, die ihm nun entgegentreten, nur durch Vermutungen erklärlich. Ich werde Gelegenheit nehmen, auf einige Stellen dieser Arbeit etwas näher einzugehen.

Ähnlich wie BARROIS geht es aber auch andern Forschern. Auch ihnen fehlen häufig die ersten Stadien für Schnittuntersuchungen, und nur aus den Ergebnissen der darauf folgenden oder aus der Beobachtung der einzelnen Vorgänge am lebenden Tiere ist es ihnen möglich, Schlüsse auf die Einzelheiten zu ziehen. So äußert sich auch CALVET (5) p. 105 über diesen Punkt in bezug auf *Bugula*: „Die ersten Phasen der Metamorphose können genau nur an lebenden Larven verfolgt werden; die fixierenden Reagentien zerstören sehr häufig die Larve, wenn sie noch nicht das Cystidstadium erreicht hat, und man ist nach einigen fruchtlosen Versuchen gezwungen,

auf den Gebrauch von Schnitten zum Studium der ersten Bilder der Metamorphose zu verzichten.“ Seine Schnitte zeigen uns daher erst Stadien, die von Individuen 2 Stunden nach erfolgter Festsetzung stammen.

Glücklicher in dieser Beziehung waren PROUHO (28) bei *Flustrella* und OSTROUMOFF (24) bei den cyclostomen Bryozoen. Letzterer schildert bei diesen ebenfalls die Ausstülpung des Vestibulums, dann im weitern das Umschlagen des Mantels und Verwachsen des untern Randes desselben mit der Basalplatte, die sich inzwischen aus dem Saugnapfe gebildet hat.

Ich gebe ganz unumwunden zu, daß gerade das Studium dieser ersten Veränderungen außerordentlichen Schwierigkeiten unterworfen ist und Mißerfolge nicht zu vermeiden sind. Nur durch die Menge des mir zur Verfügung stehenden Materials und die Bequemlichkeit der Untersuchungsart, die mir das angewandte Züchtungsverfahren bot, war es mir möglich, einige brauchbare Formen zu erhalten.

Dabei muß ich in teilweiser Übereinstimmung mit CALVET bemerken, daß, wenn auch das Totalpräparat sich oft als zufriedenstellend erweist, doch die betreffenden Schnitte sich häufig als unbrauchbar herausstellen oder aber ergaben, daß die Entwicklung tatsächlich weiter vorgeschritten war, als man bei äußerer Untersuchung annehmen konnte. Die zu Fehlresultaten führenden Konservierungsschwierigkeiten haben offenbar ihren Grund darin, daß bei diesen Festheftungsstadien alles in Fluß und in Umbildung, manche larvalen Organe und Gewebe bereits in Auflösung begriffen sind, und außerdem die mancherlei an der Oberfläche sich abspielenden Faltungsprozesse den Konservierungsflüssigkeiten auch Gelegenheit zu allerlei mechanischen Insulten geben. Die Schwierigkeiten der zeichnerischen Wiedergabe solcher Schnitte sind ebenfalls keine geringen, und daher ging mein Bestreben dahin, einmal nur die bestkonservierten Schnittserien zur Abbildung heranzuziehen und diese ohne jede Schematisierung möglichst getreu nach dem Präparat zur Anschauung zu bringen.

In einzelnen Zeichnungen, wie z. B. in Fig. 57, kommen dadurch auch gewisse Merkmale, die nur durch die Art der Konservierung hervorgebracht sind, zum Ausdruck.

#### a) Die Ausstülpung des Vestibulums.

Nachdem unsere Larve den für ihre Anheftung geeigneten Platz aufgefunden hat, treten an ihr von Zeit zu Zeit heftige Kontraktionen auf, die den ganzen Körper in seiner Form verändern.

Während bei dieser Muskeltätigkeit die Wimpern noch schlagen, tritt nach Ablauf des Kontraktionszustandes ein Stillstand in ihren Bewegungen ein. Die Larve liegt völlig unbeweglich da. Bald setzen aber die Kontraktionen wieder ein und nehmen nun an Heftigkeit mehr und mehr zu. Hierbei kommt es jetzt zur Ausstülpung des Vestibulums, das seinerseits die weitere und innigere Anheftung an der Unterlage übernimmt. Ist dies geschehen, so hören auch die Cilien auf zu schlagen, die Kontraktionen brechen plötzlich ab, und der Prozeß der Festsetzung scheint beendet.

Eine Frage drängt sich hierbei sofort auf: in welchem Zusammenhange steht die Ausstülpung des Vestibulums mit den Muskelkontraktionen, oder welches sind die eigentlichen Gründe für diesen Vorgang? Bei Durchsicht der einschlägigen Literatur habe ich irgendwelche Angaben, die sich mit der Lösung dieses Rätsels befassen, nirgends gefunden; sämtliche Autoren begnügen sich mit der Tatsache, feststellen zu können, daß das Vestibulum ausgestülpt wird und später sich zu einer Platte verbreitert, die die definitive Festheftung bewirkt. Und in der Tat ist es auch nicht möglich, eine direkte Antwort auf die Frage zu erteilen, sondern nur aus der anatomischen Beschaffenheit der Larve vor und nach ihrem Festhaften Schlüsse auf den physiologischen Vorgänge hierbei zu ziehen. Mit wenigen Worten geht CALVET (p. 105) über den ganzen Prozeß hinweg: „On ne tarde pas alors à assister à la dévagination du sac interne, formant un disque courtement pédiculé par lequel la larve adhère fortement à la surface contre laquelle elle s'est fixée. Le sac interne constitue la plaque adhésive.“

KUPELWIESER (18) ist es wieder, der sich bemüht, in einem besondern Kapitel „Mechanik des Festsetzens“ den Vorgang bei *Cyphonautes* klarzustellen. Drei Akte sind es nach ihm, die sich innerhalb sehr kurzer Zeit abspielen:

1. Eine maximale Kontraktion aller inserierenden Muskeln, wodurch auch das birnförmige Organ und die Corona zurückgezogen werden,
2. Ausbreitung des Saugnapfes zu einer membrandünnen Platte und
3. Zugwirkung des Saugmuskels, wodurch dann zwischen Anheftungsplatte und Unterlage ein luftverdünnter Raum hergestellt wird, welcher das weitere Festhalten der Larve verbürgt. Die erste Fixation des ausgebreiteten Saugnapfes geschieht aber nach KUPELWIESER, wenn ich ihn recht verstehe, mit Hilfe eines klebrigen Secrets, das das Produkt gewisser Zellen dieses Organs ist und auf seinen Larvenabbildungen auch zum Ausdruck kommt.

Zu einer ähnlichen Ansicht, die auch KORSCHOLT u. HEIDER (15) sich angeeignet haben, ist VIGELIUS (36) bei *Bugula*-Larven gelangt. Dort, wo das Vestibulum (Saugnapf) mit dem Epiblast zusammenhängt, verlieren die Zellen ihre scharfen Umrisse, um mit einer körnigen Masse zu verschmelzen. Letztere vermittelt später wahrscheinlich die Anheftung des Saugnapfes an der Unterlage. Was die Ausbreitung der Saugnapfzellen endlich selbst anbetrifft, so nimmt KUPELWIESER an, daß durch Zerreißen gewisser Muskelfasern rein mechanische Spannungen in den Zellen frei werden und daß dieser ganze Vorgang möglicherweise auf gewisse Nervenreize zurückzuführen sei, da Präparate eine Innervation der Saugnapfzellen ergaben.

Bei *Alcyonidium* müssen, durch die anatomischen Verhältnisse bedingt, die Vorgänge anders liegen, denn einmal kommt hier ein Saugmuskel, wie ihn etwa *Cyphonautes* besitzt, nicht vor, und ebenso wenig besitzt das Vestibulum in seinen Wänden drüsige Elemente, die irgend ein zur Festheftung dienendes, klebriges Secret lieferten. In seiner histologischen Beschreibung der Vestibularzellen erwähnt SEELIGER (33) nichts von derartigen Zellen oder einer Umbildung zu Secretstoffen, und ebenso ist ihm eine Innervation des betreffenden Organs nicht bekannt. Das Vestibulum stellt bei unserer Larve ein in dorsoventraler Richtung etwas zusammengedrücktes, unbewegliches Organ dar, das den ganzen ventralen Abschnitt des Larvenkörpers mit Ausnahme seiner vordersten Region ausfüllt. Beigegebenes Schema Fig. A zeigt im wesentlichen alle Larvenorgane. Die eingezeichneten Pfeile sollen die Richtung angeben, in der die Muskelkontraktion verläuft. Daß diese in der angegebenen Weise vor sich geht, ergab sich mir als Schluß aus Vergleichen zwischen den Abbildungen SEELIGER'S über den Bau der Larve und den so merkwürdigen Bewegungen und Zuckungen, die das zur Anheftung sich anschickende Tier unter dem Mikroskop zeigte. Die dorsoventral ziehenden Fasern (im Schema nur eine angegeben) verbinden die Dorsalscheibe mit dem Grunde der Wimpergrube, während die Horizontalmuskeln sich zwischen der Ringfurche ausspannen. Durch die Kontraktion der erstern kommt es zum Heben und Senken der obern dorsal der Ringfurche gelegenen Körperpartie, durch die Kontraktionen der Horizontalmuskeln, die teils Längs-, teils Transversalmuskeln darstellen, zu Formveränderungen des gesamten Larvenkörpers. Nun ist aber zu beachten, daß bei jeder Muskelkontraktion eine Veränderung des Körperrumfangs stattfindet und gleichzeitig mit jeder



Zusammenziehung eine Steigerung des Druckes im Innern verbunden ist. Denkt man sich in dem Schema die eine oder die andere Muskelgruppe in Tätigkeit, so werden die gegenüberliegenden Seiten einander genähert, der Innenraum des Körpers dadurch verengt, damit aber eine Kraft erzeugt, die nun einen gleichmäßigen Druck auf alle Seiten ausübt. Diese aufgespeicherte Kraft wechselt, steigt und fällt je nach der Größe der Kontraktionen. Wie erwähnt, nehmen letztere an Mächtigkeit bis zur definitiven Anheftung mehr und mehr zu. Der im Innern anwachsende Druck sucht sich nun irgendwo in Aktion umzusetzen, findet aber an den Körperwänden ein gewisses Gegengewicht, indem diese Wände durch die an ihnen inserierenden Muskelfasern, die ja andererseits auch wieder selbst die Erzeuger dieser Kraft sind, unveränderlich in ihrer Lage

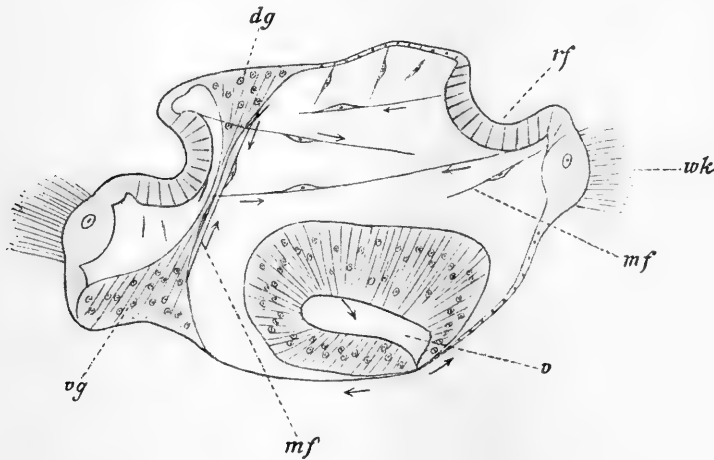


Fig. A.

Schematische Darstellung einer freischwimmenden *Aleyonidium*-Larve nach O. SEELIGER mit eingezeichneten Muskelfasern.

*mf* Muskelfasern. *rf* Ringfurche. *wk* Wimperkranz. *dg* Dorsalganglion. *vg* Ventralganglion. *v* Vestibulum.

erhalten werden. Es ist also demgemäß an diesen Teilen des Körpers völlig ausgeschlossen, daß irgendwelche Veränderungen eintreten können. Der einzige Punkt, wo die Wirkung der Kraft zum Ausdruck kommen kann, ist die obere Wand des Vestibulums. Die Wirkung der sich zwischen Ringfurche und Atrialbasis ausspannenden Muskelfasern, die etwa bei diesem Prozeß als Antagonisten auftreten würden, scheint gegenüber den übrigen großen Körpermuskeln von verschwindender Bedeutung zu sein. Angenommen

nun, die Kontraktionen erreichen einen derartigen Grad, daß der Innendruck bei weitem jene Kraft übersteigt, durch welche normalerweise das Vestibulum sich in seiner Lage erhält, so wird als Folgeerscheinung zunächst eine Vorwölbung der obern Vestibularwand nach unten und schließlich eine totale Umstülpung resp. Ausstülpung dieses Organs eintreten.

Die Pfeile in Fig. A deuten die Richtung an, in der die einzelnen Punkte des Vestibulums sich in diesem Prozeß bewegen.

Die Ausstülpung des Vestibulums spielt sich in ähnlicher Weise ab wie an einem Gummiball, dessen eine Seite durch äußern Druck eine beulenartige Einstülpung erfahren hat, die man durch einen von außen mit der Hand auf den Ball ausgeübten Druck wieder zur Ausstülpung bringen kann. Statt des in diesem Beispiel angewandten äußern Druckes wirkt bei unserer *Alcyonidium*-Larve der Druck von innen.

Wie geschieht aber nun mit Hilfe des ausgestülpten Vestibulums die endgültige Befestigung an der Unterlage? Zwei Möglichkeiten liegen vor, die beide in rein mechanischem Sinne die Frage zu lösen scheinen. Man betrachte Fig. A. Während hier die obere Wandung nach außen zu gewendet wird, weichen die untern Wandteile seitlich aus, so daß man füglich nicht nur von Ausstülpung, sondern geradezu von einer Umstülpung reden kann. Am vollendetsten zeigt sich dieser Vorgang in dem Totalpräparat Fig. 2, in dem die ganze Larve eine petschaftförmige Gestalt angenommen hat. Der Larvenkörper bildet den Griff, die flächenhaft der Unterlage angepreßte Hauptmasse des Vestibulums die Druckfläche, die in der Larve ventral gelegenen Teile des Vestibulums den verbindenden Stiel des Petschafts.

Fig. 1 zeigt ferner, wie das Vestibulum, indem es aus der Tiefe des Larvenkörpers hervortritt, sich gleichsam auf der Unterlage ausrollt, so daß man sich leicht ein etwas älteres Bild dieser Larve vorstellen kann. Das Vestibulum legt sich, sich auf der Unterlage vorschiebend, ihr ohne einen Zwischenraum an. Unterstützt wird dieses Verhalten noch dadurch, daß die weiche Beschaffenheit der Zellen sich der Form der Unterlage natürlich in jeder Weise anzupassen imstande ist. Die Anheftung findet also lediglich mechanisch durch Adhäsion statt, und es ist daher das Bestreben der Larven erklärlich, möglichst glatte Anheftungsflächen aufzusuchen.

Es wird nach Ausstülpung des Vestibulums jener Teil gebildet (*Ap*, Fig. 3, 4, 10 u. 11), der von den Autoren als Anheftungsplatte (*plaque adhésive*) bezeichnet wird, ein Name, der nach dem Zweck,

welchem jener Teil dienen soll, gebildet ist. Man muß nun annehmen, daß nach erfolgter Ausstülpung in den einzelnen Vestibularzellen, die vorher in der freien Larve an manchen Stellen wie ineinandergekeilt aussahen, mechanische Spannungen frei werden und sie so zu dieser Ausdehnung befähigen. Betrachtet man nämlich die Totalpräparate Fig. 3, 4, 10 u. 11, so sieht man, daß der Umfang der Anheftungsplatte (*Ap*) dem des ehemaligen obern Larvenabschnitts ganz entspricht, und fernerhin ist die Ausdehnung dieser Platte sogar bestimmend für die Ausdehnung und den Umfang des spätern Körpers. Die Platte in den beiden Abbildungen Fig. 3 u. 4 besitzt noch beträchtliche Dicke, während mit der weitem Ausbreitung diese dann mehr und mehr abnimmt. Die Serie, der Fig. 5 angehörte, bestand noch aus 25 Schnitten, Serien vom Typus der Fig. 6 aus 30—35, und endlich die Serie, der Fig. 9 entstammt, aus 40 Schnitten. Aus den angegebenen Zahlen läßt sich ersehen, in welchem Maße die Ausdehnung erfolgt und demnach die flächenhafte Ausbreitung des Körpers zunimmt. Das ausgestülpte Vestibulum bildet also die Anheftungsplatte, letztere dehnt sich weiter aus, und dieser Ausdehnung folgen die inzwischen mit ihr verwachsenen seitlichen Wandungen des Gesamtkörpers (Fig. 3, 4), Vorgänge, welche schon mit der Einstülpung der Corona im Zusammenhang stehen und später geschildert werden sollen. Mit dieser Ausdehnung Hand in Hand geht dann die Abflachung der Zellen selbst (Fig. 3, 10 u. 11). Noch ein anderer Vorgang tritt begleitend hinzu: Wenn wir ältere Formen (Fig. 27 u. 28) betrachten, so unterscheidet sich histologisch diese untere Wandung, die dem Photoxylinhäutchen aufliegt, in nichts von den übrigen Wänden, die doch eigentlich, wie wir sehen werden, aus ganz andern Abschnitten des ehemaligen Larvenkörpers hervorgegangen sind. Durch jene Abflachung der Vestibularzellen allein ist diese Übereinstimmung nun nicht entstanden, vielmehr kommt noch eine Plasmolyse hinzu (Fig. 7a), die sich wohl immer neben der Abflachung an den obern Enden der cylindrischen Zellen abspielt. So findet man fast regelmäßig zu jener Zeit über der untern Zellenlage da und dort eine infolge der angewendeten Konservierung schaumig aussehende Masse, von der sich durch Übergänge nachweisen läßt, daß sie aus dem Plasma der Vestibularzellen herrührt.

Nochmals zusammengefaßt, wären also diese Vorgänge folgende:

1. Ausstülpung des Vestibulums.
2. Ausdehnung und dadurch bedingte Abflachung der gebildeten

Platte neben teilweiser, gleichzeitig verlaufender Plasmolyse an den obern Zellenden.

Diese eben erwähnte Ausdehnung und Abflachung möchte ich nun in Beziehung zu der Anheftung selbst bringen, indem dadurch eine bedeutend größere Adhäsionsfläche, ein größerer Halt für das Tier an seiner Unterlage geschaffen wird.

### b) Die Einstülpung der Corona.

Drei Momente sind es, die BARROIS (2 u. 3) in seinen spätern Arbeiten für die Metamorphose von *Bugula* und *Lepralia* hervorhebt: *dévagination du sac interne* —, *retournement du manteau et de la couronne* — *invagination de la calotte*.

Von gewissen Abweichungen abgesehen, wie sie durch die anatomischen Verhältnisse der Larve bedingt sind, stimme ich für *Alcyonidium*, ebenso wie CALVET (5) für die von ihm untersuchten Formen, diesen Ausführungen bei. Auch bei *Alcyonidium mytili* kommt es mit der Ausstülpung des Vestibulums zu einer Umkehrung des Wimperkranzes, wodurch letzterer alsdann in das Innere des sich nun bildenden Körpers gelangt, ferner zu einem Verschwinden der Ringfurche und zu einer Einstülpung des Dorsalganglions.

In Fig. 2 lassen sich die Coronazellen (C) noch als ein Gürtel erkennen, der außen um den Körper herumläuft und selbst die Cilien noch aufweist, während das Vestibulum sich schon ausstülpt und die ganze Larve so vorübergehend die Gestalt eines Petschafts angenommen hat, dessen Platte von dem ausgebreiteten Vestibulum gebildet wird. Man sieht hier ferner, wie der obere Abschnitt des Körpers im Vergleiche mit dem entsprechenden einer Larve eine weit mächtigere Ausdehnung gewonnen hat und den Cilienkranz in der Breitenausdehnung etwas überragt. Fig. 3 zeigt nun, daß hier die in voriger Figur vorhandene stielartige Verbindung zwischen Vestibularplatte und oberem Körperabschnitte verschwunden ist, mithin dieser Körperteil sich der Anheftungsplatte genähert hat und mit ihr in Verbindung getreten ist. Immerhin sind die eigentlichen Grenzen dieser zwei Abschnitte noch zu sehen. Die Coronazellen sind aber hier durch eine Drehung bereits in das Innere verlagert, auch erscheinen ihre Konturen nicht mehr so deutlich, ein Zeichen, daß degenerative Vorgänge an ihnen eingesetzt haben. Dagegen lassen sich noch bei bestimmter Einstellung an zwei gegenüberliegenden Partien (C, C<sub>1</sub>) die einander zugewendeten Cilien verfolgen.

Noch etwas weiter in der Entwicklung befindet sich die in dem Totalpräparat Fig. 4 wiedergegebene Larve. Ein Vergleich mit der vorigen ergibt, daß eine weitere Änderung in der Form sich vollzogen hat, indem die Anheftungsplatte sich mehr ausgedehnt hat und damit eine Verbreiterung des ganzen Körpers eingetreten ist, die mit einer Abflachung Hand in Hand geht. Im Innern lassen sich Zellkonturen und Cilien nur noch schwer unterscheiden.

Es ergibt sich aus diesen 3 Präparaten Folgendes:

Nach der Ausstülpung des Vestibulums kommt es zu einer starken Dehnung aller dorsal vom Wimperkranz gelegenen Wandpartien, wodurch dann die Ringfurche verstreicht und wobei jedenfalls inzwischen einsetzende degenerative Vorgänge, die unter andern auch die Muskelfasern betreffen und so zu einer Entspannung der Wände führen, fördernd einwirken. Durch diese Dehnung, von der also alle unter der Ringfurche gelegenen Abschnitte, so in erster Linie der Wimperkranz, nicht betroffen werden, geschieht es auf ganz natürlichem Wege, daß jene Teile diesem von oben her wirkenden Drucke weichen müssen. Der Zusammenhang der Coronazellen ist aber noch nicht so weit gelockert, daß diese Zellenreihe durch den Druck zum Zerfall gebracht würde, während andererseits nach unten hin ihrem weitem Ausweichen durch die inzwischen zur Anheftungsplatte ausgebreitete Vestibularausstülpung ebenfalls ein Ziel gesetzt ist. Die Folge davon ist, daß jene vollkommen passiv sich verhaltenden Zellen der von oben her wirkenden Kraft nachgeben und, gleichsam einem Zuge folgend, nach innen umgekehrt werden. Diese Drehung erfolgt, wie meine Figg. 1, 3, 5, 6a u. 7a erkennen lassen, um annähernd  $180^\circ$ , so daß die ursprünglich bei der Larve nach außen gelegenen Cilien des Wimperkranzes jetzt in entgegengesetzter Richtung nach innen gewendet sind (Fig. 5 C, C<sub>1</sub>). An dieser Umwendung nehmen die eng benachbarten Wandteile, da sie ja den ganzen Vorgang bewirken, wie auch die Grenzstreifen des Wimperkranzes (Fig. 1 u. 5 *ds* u. *vs*) natürlich mit Teil.

Auch in dem Schnitt Fig. 5 ist die Ringfurche völlig verschwunden, und man erkennt wieder die Ausdehnung aller dorsal vom Wimperkranze gelegenen Abschnitte. Eine Folge hiervon ist der lange, schmale Spalt, der sich rechts im Präparat von oben bis unten an der Wand entlang zieht und an dem sich vielleicht der Grad der Dehnung ermessen läßt. Die Zellen selbst liegen hier nur vereinzelt, ihr Plasmaleib ist zu schmalen Brücken ausgezogen, ein Resultat der Streckung, deren Zweck darin be-

steht, die Annäherung und schließliche Vereinigung mit der Anheftungsplatte zu bewirken. Dabei zeigt sich, daß bereits dieser Prozeß auf der einen Seite etwas weiter vorgeschritten ist als auf der andern. Links liegt die Falte der Platte bedeutend näher als rechts, und so kommt eine gewisse Asymmetrie in das ganze Gebilde. Die Folge wird sein, daß sich in einem solchen Falle auch die Verlötung der obern Körperpartie mit der Anheftungsplatte früher vollziehen wird als rechts, eine Vermutung, die durch Fig. 6a bestätigt wird, die nur das Spiegelbild zur vorigen darstellt, so daß alle hier rechts gelegenen Organe dort links liegen und umgekehrt. An dieser Larve ist rechts die Verwachsung des obern Abschnitts mit der Anheftungsplatte bereits beendet, während links dieser Teil, wie genau zu erkennen ist, sich den hohen Zellen eben erst angelegt hat, so daß zwischen beiden noch ein feiner Spalt bestehen bleibt.

SEELIGER (33) stellte nun in der Ringfurchenwand der Larve neben indifferenten Deckepithelzellen zahlreiche Drüsenzellen fest, von denen ein helles schleimiges Secret geliefert wird. Diese Drüsenzellen haben, wie ich glauben möchte, den Zweck, nach erfolgter Festsetzung der Larve eine Verklebung der Ränder des obern Abschnitts mit der Anheftungsplatte zu bewirken. Nachdem so dann einmal die erste Verbindung hergestellt ist, kommt es auch bald zum definitiven Verschmelzen der beiden Teile.

Was schließlich noch die neue Lagerung der Coronazellen im Innern des Körpers anbelangt, so sollte man eigentlich erwarten, daß bei normalem Verlaufe der Umwandlung der Wimperkranz einfach nach innen um  $180^{\circ}$  gedreht würde und dann hier ebenfalls ringförmige Lage einnehmen müßte. Tatsächlich zeigt auch Fig. 3 ein solches Verhalten. Recht häufig aber findet man (Fig. 5, 6a, 10 u. 11) die umgewendete Corona teilweise so gelagert, daß sie bis dicht unter das eingestülpte Dorsalganglion zu reichen scheint. Auf Schnitten sieht man daher in dessen Umkreis häufig Zellen, die, falls die Wimpern schon zerfallen sind, durch ihre großen Kerne (Fig. 5 C) sich sofort als Wimperkranzzellen herausstellen.

### c) Die Einstülpung des Scheitelorgans.

Dieser Prozeß scheint im allgemeinen so zu verlaufen, daß, nachdem einmal die Ausstülpung des Vestibulums angebahnt ist, jetzt durch eine letzte maximale Kontraktion der dorsoventral ziehenden Muskelfasern es zu einer Einstülpung an der Dorsal-

scheibe kommt, während gleichzeitig das sog. „ventrale Nerven-Drüsenorgan“, dessen Funktion ja nun überflüssig geworden ist, ebenfalls in das Innere des Körpers hineingezogen wird. Das so verlagerte Organ ist auf dem Schnitt Fig. 5 (*v. nd*) noch verhältnismäßig gut in seiner Form zu erkennen; es liegt jetzt zur Seite und etwas oberhalb des Vestibulums. Genauere histologische Merkmale an ihm selbst sind nicht mehr wahrzunehmen, was auf die schon einsetzenden Zerfallerscheinungen zurückzuführen ist.

Die Einziehung des Scheitelorgans (Dorsalganglions) (*dg*) zeigt bereits der Schnitt Fig. 1. Das Organ ist in die Tiefe gerückt, indem es hierbei die benachbarten Wandpartien mit sich gezogen hat.

In der untenstehenden Fig. B habe ich versucht, in Anlehnung an meine Schnitte die hierbei obwaltenden Verhältnisse schematisch wiederzugeben. *dg* bedeutet das Dorsalganglion, *s*, *s*<sub>1</sub> die Seitenwände der Einstülpung, die oben in die äußere Körperwandung (*Ec*) übergehen.

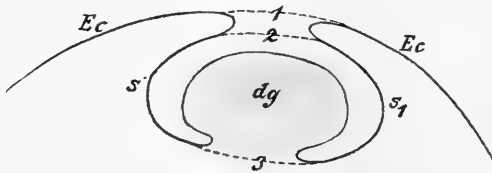


Fig. B.

Schematische Darstellung der Einstülpung an der Dorsalscheibe.

Die punktierten Linien geben die spätere Verwachsung der durch die Einstülpung entstandenen Faltenränder an. 1 u. 2 zwischen der äußern Wandpartie und dem obern Rande der Einstülpung, 3 unter dem Dorsalganglion. *dg* Dorsalganglion. *Ec* Ectoderm. *s*, *s*<sub>1</sub> die Wandungen der Einstülpung.

Während das Scheitelorgan nun in der freien Larve wenig gegen seine Nachbarschaft hervortritt oder höchstens nach außen hin nur eine leichte Erhebung bildet, scheint jetzt (Fig. 1) das Dorsalganglion stark hervorgewölbt, so daß sein oberer Rand fast in die Höhe der beiden Falten zu liegen kommt. Das ganze Gebilde tritt so mehr hervor und ist auch gleichzeitig an seiner Basis gegen die Seitenwände der Einstülpung schärfer abgesetzt, so daß man schon hier den Eindruck gewinnt, als ob es überflüssig wäre und von den weitem Entwicklungsvorgängen ausgeschaltet werden sollte. An seiner Basis treten jederseits Zellen auf (*bs*), die von den untern Faltenrändern, zwischen denen das Scheitelorgan liegt, herkommen

und die eine gegenseitige Verbindung anstreben, die auch fast erreicht ist.

In dem Schema Fig. B geben die punktierten Linien sowohl über wie unter dem Dorsalganglion die spätere Verwachsung der gegenüberliegenden Randabschnitte an.

Die eben beschriebene Einstülpung erfolgt nun oft so, daß die dem Scheitelorgan benachbarten Wandpartien unter dem Organ selbst sich möglichst genähert werden, so daß der spätere Verschuß zwischen deren Rändern, entsprechend der punktierten Linie 3 in meinem Schema, nur einen ganz geringen Raum betrifft.

In den beiden Totalpräparaten Fig. 3 u. 4 zeigen hellere Umrisse am aboralen Pole (*J*) ebenfalls die Stelle an, wo die Einstülpung des Dorsalganglions erfolgt ist.

Die Präparate, denen die Schnitte Fig. 5 u. 6 angehören, schließen sich an Fig. 1 eng an und stellen nur wenig ältere Stadien dar. Die Breite der Einstülpung am obern Ende in Fig. 5 beträgt knapp 0,075 mm. Auf 9 Schnitten ist die Einstülpung des Dorsalganglions zu verfolgen, und an diesem selbst lassen sich degenerative Veränderungen feststellen. Schon für gewöhnlich sind die dieses Organ zusammensetzenden Elemente, wie SEELIGER (33) angibt, mit Dotterschollen geradezu vollgepfropft, und die Plasmakörper zeigen die Neigung, zu einer einheitlichen Masse zusammenzuzießen. Indem sich nun allmählich eine Auflösung und ein Schwinden dieses Plasmas bemerkbar macht, verleihen die so mehr und mehr isolierten Dotterkörner, die in verschiedentlicher Größe vorkommen, diesem Abschnitt ein ganz eigenartiges Aussehen.

Unter dem Organ befindet sich ebenfalls, wie in Fig. 1, eine Reihe von Zellen (*bZ*), die von einer Seite zur andern ziehen und, wie Nachbarschnitte zeigen, von den jederseitigen Faltenrändern herrühren. Sie sind im Begriff, das Scheitelorgan von der Peripherie her zu unterwachsen und aus seinem Zusammenhang mit dem Larvenkörper auszuschneiden.

Ob nun vielleicht an diesem untern Verschuß hier und da einige der in der Nachbarschaft befindlichen Mesenchymzellen (*mZ*) sich mit beteiligen, wie es in diesem Schnitt den Anschein hat, muß ich dahingestellt sein lassen, da ich mich einwandfrei davon nirgends habe überzeugen können.

Auch in dem folgenden Präparat (Fig. 6) habe ich speziell die obere Einstülpung näher untersucht. Diese Serie bestand aus 30 Schnitten, von denen auf 16 am aboralen Pole die Einstülpung



selbst und auf 12 das Scheitelorgan zu sehen war. Die oberen Falten haben sich größtenteils schon aneinandergelegt und sind verschmolzen, entsprechend den punktierten Linien 1 und 2 in meinem Schema; nur an 2 Schnitten, von denen der eine in Fig. 6b wiedergegeben ist, sieht man, daß der Verschuß noch nicht ganz beendet ist. In Fig. 6a ist der Schnitt durch den Rand des Dorsalorgans geführt, während Fig. 6b einen der mittlern Schnitte durch das Scheitelorgan darstellt. Letzterer interessiert besonders deshalb, weil sich hier wieder die gegenseitige Vereinigung der durch die Einstülpung geschaffenen untern 2 Faltenränder, entsprechend der Linie 3 in der Textfigur, erkennen läßt. Von der Falte rechts hebt sich eine Zellenbrücke ab (Fig. 6b bZ), die sich in einen feinen Plasma-saum auszieht und Anschluß an der linksseitigen Falte findet, indem auch von hier einige Zellen entgegen kommen.

Das Dorsalorgan selbst ist besonders in seinem untern Abschnitt stark in Zerfall begriffen (Fig. 6b), und von dem zwischen den Dotterkörnern gelegenen Plasma ist bereits jegliche Spur geschwunden.

Meine bisherigen Beobachtungen gleichen in vielen Punkten denen, die CALVET (5) bei chilostomen Bryozoen gemacht hat. Nachdem es bei diesen zu einer Umdrehung der Corona und Entfaltung des Mantels gekommen ist, stellt CALVET fest, daß durch die Tätigkeit der 2 Muskelstränge, die von dem nervösen Zentralorgan ausgehen, die Kalotte (der dorsale Abschnitt der Larve zwischen der Mantelfurche) in das Innere des Cystids eingestülpt wird. Letztere zieht hierbei die benachbarten Wandpartien mit sich, die, nachdem sie von der Calotte unabhängig geworden sind, in Kontakt miteinander treten, sich vereinen, um oben die Cystidhöhle abzuschließen. Es vollzieht sich schließlich auch die Vereinigung des Mantels mit der Anheftungsplatte, und das Cystidstadium ist erreicht.

Die Entwicklung bis zu diesem Punkte hin zeigt für *Aleyonidium* Fig. 7a. Jederseits kann man als eine Einsenkung noch die Stelle erkennen, wo die obere Larvenpartie mit der Anheftungsplatte verschmolzen ist.

Die Wandungen des sackförmigen Körpers werden von einer zusammenhängenden Zellschicht gebildet, deren Kerne in regelmäßiger, aber verhältnismäßig weiter Entfernung voneinander liegen. Zellgrenzen, wie sie später im fertigen Zoöcium zu sehen sind, sind hier noch nicht vorhanden, wohl aber ist es schon zur Ausscheidung einer feinen Cuticula (Cu) gekommen, die sich scharf von

dem daruntergelegenen Plasma abhebt und als schmaler Saum um den ganzen Körper herumzieht.

Gewisse Beachtung verdient nun wieder der obere Abschnitt unseres Präparats, den ich auf einigen Sonderabbildungen wiedergegeben habe. Die Serie bestand aus 29 Schnitten, von denen 13 die Einstülpung zeigten. Fig. 7c stellt den Schnitt durch den Rand des in die Tiefe versenkten Dorsalganglions dar. Über ihm haben sich die durch die Einstülpung entstandenen Falten noch nicht geschlossen, während dies bereits im nächstfolgenden Schnitt der Fall war; doch zeigen in Fig. 7c jederseits im Plasma auftretende Lücken, daß das ganze Gewebe stark in Dehnung begriffen ist, um diese Vereinigung zu erzielen. Dieselbe zeigt sich in Fig. 7b durch eine Plasmabrücke vollzogen, welche sich zwischen den beiden Falten spannt und in der noch keine Kerne liegen.

Unter dem Organ sind die Entwicklungsvorgänge ebenfalls weiter gediehen. Während in der vorigen Serie bei den 12 hierfür in Betracht kommenden Schnitten nur an den mittlern eine Verbindung der Ränder, zwischen denen das eingestülpte Scheitelorgan lag, zu sehen war, ist hier die Umscheidung des Dorsalganglions und damit die Verbindung, wenn auch noch nicht ganz vollkommen, so doch im wesentlichen vollzogen (Fig. 7a—c).

Parallel mit diesen progressiven Prozessen an seiner Basis schreiten die degenerativen an dem Dorsalorgan selbst (Fig. 7b—c): Zerfall der Zellen, Auflösung des Plasmas und, in dem Maße, wie das gelöste Material von seiten der Nachbarschaft aufgenommen wird, Bildung vacuolenartiger Räume (Fig. 7a).

Fig. 8 schließt sich den vorigen eng an. Die Verhältnisse liegen hier ähnlich. Von den 12 in Betracht kommenden Schnitten ist der mittelste wiedergegeben. Die Verwachsung unter dem Organ ist noch nicht ganz beendet, während sie sich darüber bereits endgültig vollzogen hat. Am Dorsalganglion selbst fällt besonders der Kernzerfall (*k*) und die Plasmolyse auf.

An wenig ältern Stadien sieht man dann schließlich von dem ganzen Organ nichts als einigen Detritus, der dann auch noch verschwindet (Fig. 9 *dtr*).

Diese letztere Abbildung (Fig. 9) zeigt ferner, wie aus der ursprünglichen Einstülpung jetzt ein vollkommen geschlossenes Säckchen entstanden ist, das unter der Körperwand (*Ec*) dieser dicht anliegt. 14 Schnitte der Serie gehören dieser Bildung an; der vorliegende ist ebenfalls wieder aus der Mitte gewählt; die beiden

Nachbarschnitte ähneln diesem nahezu vollständig. Das Zellen-säckchen hat, wie sich aus der ganzen Serie entnehmen ließ und auch Fig. 9 erkennen läßt, eine etwas mehr ovale Form. An dem obern Rande dieses Schnittes bemerkt man eine doppelte Zellenlage, von der sich die eine, die äußere (*Ec*), mit ihrem dunklern Plasma scharf gegen die untere abhebt. Das Zustandekommen dieser doppelten Schicht wird sofort klar, wenn man nochmals die frühern Abbildungen und das Schema Fig. B zum Vergleich heranzieht. Das Scheitelorgan wird in derselben Weise von Falten überwachsen wie der Körper des Wirbeltierembryos von den Amnionfalten. Die aufliegende Zellschicht gehört somit der äußern Körperwand an und würde in unserm Vergleich der Serosa, die darunter liegende obere Wand unseres Säckchens selbst der Amnionhülle des Wirbeltierembryos entsprechen. Auf keinem der 14 Schnitte (Fig. 9) dieser Serie läßt sich noch eine Lücke nachweisen: der Verschuß der obern 2 Faltenränder ist ein definitiver geworden. Die Umriss der ursprünglichen Einstülpung sind jedoch noch erkennbar an dem schmalen Spalt, der sich jederseits zwischen der obern und untern Zellschicht entlang zieht. Ähnliches ließ sich auch an Fig. 8 erkennen.

Auch die untere Wand des Säckchens wird jetzt durch eine zusammenhängende Zellschicht gebildet, die keine Unterbrechung ihres Gefüges mehr erkennen läßt. Vom Dorsalganglion selbst sind nur noch einige Dotterschollen vorhanden und etwas flüssiger Detritus (*dtr*), der infolge der angewendeten Konservierungsflüssigkeit (Sublimatessigsäure) geronnen ist und feine spinnwebeartige Züge im Innern des Schnittes bildet. Man sieht ferner sowohl in der obern wie in der untern Wand Dotterschollen eingelagert und an manchen Stellen, und zwar dort, wo das Zerfallsmaterial sich der Zellwandung anlegt, die Zellkonturen undeutlich und verschwommen, so daß es hier den Anschein hat, als ob das Zellplasma in den angelagerten Detritus überginge oder jene Massen von dem Plasma umflossen würden. Aus diesen Tatsachen lassen sich zunächst folgende Schlüsse ziehen:

1. die Zerfallsprodukte werden von seiten der Nachbarschaft aufgenommen.

2. diese Aufnahme erfolgt:

- a) im verflüssigten Zustande, dessen Reste sich noch als geronnene, fadenähnliche Züge in dem ringförmigen Lumen zeigen;
- b) in festweichem Zustande, in dem die Dotterkörner als solche

in das Zellplasma übernommen werden, um erst hier eine allmähliche Auflösung zu erfahren.

d) Zeitliche Schwankungen und Abweichungen im normalen Entwicklungsverlauf.

Wie in keiner Ontogenie, so läßt sich auch in der Entwicklung von *Aleyonidium* nicht eine regelmäßige Aufeinanderfolge der einzelnen Prozesse, wie ich sie im Vorangehenden geschildert habe, erwarten; vielmehr besteht zwischen diesen Vorgängen, was den Zeitpunkt ihres Einsetzens anbetrifft, der weiteste Spielraum. Sowohl OSTROUMOFF (24) wie VIGELIUS (36) haben dieselbe Tatsache konstatieren können und betonen die individuellen Schwankungen im Charakter des Verwandlungsprozesses, die offenbar durch solche zeitliche Schwankungen hinsichtlich des Beginns und des Abspielens der Einzelvorgänge verursacht werden.

Den in den Figg. 2, 3 u. 4 geschilderten Verlauf in der Umwandlung der Larve möchte ich nun im Gegensatz zu gewissen Asymmetrien, die sich häufig bemerkbar machen, als den normalen Typus bezeichnen. Abweichungen können dadurch begünstigt werden, daß, wie auch SEELIGER in seiner Histologie (33) bemerkt, gewisse degenerative Vorgänge vorzeitig bereits in der Larve sich abspielen. Es ist ferner möglich, daß in der schwärmenden Larve, besonders wenn sie den für ihre Anheftung günstigen Ort nicht sobald findet und gezwungen ist, ihn öfters zu wechseln, wie ich häufig zu beobachten Gelegenheit hatte, sich Vorgänge anbahnen, die wir sonst erst im festgesetzten Tier anzutreffen gewohnt sind, so daß dann, wenn diese Festheftung endlich erfolgt ist, alles gleichsam für die weitere Umwandlung schon vorbereitet ist und so sich dieser Prozeß bei weitem schneller vollzieht, als wir bei dem normalen Verlaufe festgestellt haben. Unter diesem Gesichtspunkte muß wohl auch Fig. 1 aufgefaßt werden. Obwohl hier das Vestibulum noch gar nicht vollkommen zur Ausstülpung gelangt ist, vielmehr seine Lage noch merklich an die der Larve erinnert, scheinen die weitem Prozesse doch schon beendet. Der Wimperkranz (*C*) ist in das Innere gelangt. Alles, was zwischen ihm und den obern zwei Falten gelegen ist, die ihrerseits wieder das in die Tiefe gerückte Scheitelorgan (*dg*) zu überdecken sich bestreben, gehörte ursprünglich dem Larvenkörper dorsal vom Wimperkranze an. Man sieht, welche mächtige Ausdehnung gerade diese Partie bereits erfahren hat, wie dies aber auch gerade die Ursache wird, daß der

Wimperkranz nun nach innen umgewendet wurde und diese Ausdehnung auch schließlich die Berührung und spätere Verwachsung mit der Vestibularausstülpung bewirkt.

Ich möchte ferner hervorheben, daß dieser ganze Prozeß der Umwandlung auch in Fig. 5 u. 6 eingetreten ist, ehe eine völlige Ausbreitung des Vestibulums, wie man eigentlich normalerweise erwarten sollte, erfolgt ist, d. h. ehe letzteres seine Scheibenform ähnlich der Fig. 2 erlangt hat. An und für sich sind diese auf zeitliche Schwankungen zurückzuführenden Abweichungen, was die weitere Entwicklung anbetrifft, auch völlig bedeutungslos und nur für die Form des spätern Cystids, wie ich weiter unten zu erörtern Gelegenheit nehmen werde, von gewissem Belang. Die schiefe Lage der letzten Larve (Fig. 6a) findet möglicherweise auch dadurch ihre Erklärung, daß das Vestibulum mit seinem vordern Ende nicht sofort den genügenden Halt an der Unterlage gefunden hat und sich nun der ganze Larvenkörper infolge seiner Länge seitlich etwas übergelegt hat, so daß jetzt das Vestibulum mit der Unterlage in größere Berührung gekommen ist. Dieser Halt genügte dann für die Befestigung, und die weitem Prozesse schlossen sich an. Ich kam zu dieser Annahme, da ich noch eine andere Larve desselben Stadiums besitze, die nicht schief, sondern völlig normal, ähnlich wie es Fig. 3 zeigt, auf der Unterlage aufliegt. Das Vestibulum hatte sich hier gleichmäßig ausgebreitet.

Am Schlusse dieses Kapitels möchte ich noch auf die beiden Totalbilder Fig. 10 u. 11 aufmerksam machen. Beide Zeichnungen sind von Herrn Prof. Dr. WILL gelegentlich der Konservierung von *Alcyonidium*-Larven angefertigt und mir von ihm für meine Arbeit in liebenswürdigster Weise zur Verfügung gestellt worden. Bei durchfallendem Lichte gezeichnet, geben diese beiden Abbildungen manches wieder, was bei meinen ältern Totalpräparaten infolge der schon weiter vorgeschrittenen degenerativen Prozesse nicht mehr so zur Geltung kommt. So konnte Herr Prof. WILL noch in dem einen Präparat (Fig. 11) den unter dem Dorsalganglion gelegenen mesenchymatösen Zellenbelag (*m. Z<sub>1</sub>*) erkennen. In beiden Abbildungen lassen sich ferner die Cilien der Coronazellen (*w. f*) noch verfolgen, und in Fig. 10 war es sogar möglich, die Zellgrenze des Wimperkranzes (*C*) festzustellen. Die bekannte Einstülpung (*J*) am aboralen Pole liegt in derselben Figur bereits abgeschlossen unter der

äußern Körperwandung (*Ec*), ein kleines, säckchenförmiges Gebilde, das in seinem Innern Zerfallsmassen umschließt.

#### IV. Die degenerativen Prozesse an den ehemaligen Larvenorganen im Innern des Cystids.

Der nach der Festsetzung der Larve entstandene Körper (Fig. 4) stellt sich uns als ein allseitig geschlossenes Gebilde dar, dessen Basis durch die Elemente des ehemaligen Larvenvestibulums, dessen Seitenwände durch Dehnung der apicalen Larvenhälfte gebildet wurde, ein Körper, der, wie der Schnitt Fig. 7a zeigt, im Innern alle übrigen Larvenorgane einschließt: den Wimperkranz (*C*, *C*<sub>1</sub>), die Grenzstreifen (*ds*, *vs*), das bereits zerfallene ventrale Nervendrüsensorgan, die in dem Larveninnern befindlichen Mesenchymzellen (*mz* und *mz*<sub>1</sub>), ferner die Muskelfasern (*mf*) und nicht zuletzt das in die Tiefe gerückte Scheitelorgan (*dg*).

An der Hand der schon einmal angeführten BARROIS'schen fig. 24 aus der Metamorphose von *Alcyonidium mytili* schildert dieser Autor, wie bei der festgesetzten Larve der Verdauungsschlauch allmählich an Klarheit verliert und sich mit den mesodermalen Elementen vermischt, die ihn auf allen Seiten umgeben, während gleichzeitig die Mundöffnung sich verengert und mit dem Pharynx zu verschwinden beginnt.

Abgesehen von den schon erwähnten irrtümlichen Deutungen hat BARROIS recht scharf beobachtet. Das birnförmige Organ (Mund und Pharynx nach BARROIS) verschwindet tatsächlich bei der Metamorphose im Innern. An den obern Enden der Vestibularzellen spielt sich, wie ich S. 19 erwähnt habe, ein Einschmelzungsprozeß ab, dessen Produkte sich nun mit den übrigen in der Cystidhöhle liegenden Zerfallsmassen vermischen. Unter diesem Gesichtspunkte betrachtet, läßt sich vielleicht die Behauptung BARROIS' p. 122 verstehen: „l'intestin commence à diminuer beaucoup en netteté et à se confondre avec le mésoderme granulo-graisseux qui l'entoure de toutes parts.“

Abgesehen von der Arbeit BARROIS' über *Alcyonidium mytili* stellt dieser in seinen weiteren Arbeiten nur fest, daß eine vollständige Degeneration sämtlicher innerer Larvenorgane eintritt, mit Ausnahme gewisser Zellengruppen, die später das Polypid bilden helfen. 1886 spricht BARROIS bei der Metamorphose von *Bugula* von einem Zerfall der Coronazellen in einzelne Kugeln, die sich dann innerhalb des ganzen Cystids zerstreuen.

PROUHO (28) ist meines Erachtens der erste, der sich mit den degenerativen Prozessen, die sich während der Umwandlung abspielen, bei *Flustrella hispida* eingehender beschäftigt.

Auch CALVET (5) und KUPELWIESER (18) unterziehen diese Prozesse, jener bei *Bugula* und *Lepralia*, dieser bei *Cyphonautes*, einer eingehenden Untersuchung.

Indem ich mich den gleichen Vorgängen bei *Aleyonidium mytili* zuwende, sei es mir gestattet, die Ausdrücke „Polypid“ und „Cystid“, obwohl veraltet, wie KORSCHOLT u. HEIDER (15) erwähnen, doch als eingebürgerte und gebräuchliche Bezeichnungen beizubehalten.

Alle bei der Festsetzung in das Innere des Cystids verlagerten Organe haben während der Schwebepériode der Larve ihren Zweck erfüllt und sind nun dem Zerfall bestimmt. Die Wimperzellen der Larve sollten die Bewegung im Wasser ermöglichen, das Nerven-drüsenorgan diene als Sinnesorgan zum Tasten und Aufsuchen des für die Anheftung geeigneten Platzes, und die Muskulatur war für den Akt der Festsetzung selbst tätig. Alles dies ist, nachdem letztere vollzogen, nachdem das Stadium der Bewegung mit dem der Ruhe vertauscht, ein vollständiger Wechsel in den Lebensvorgängen eingetreten ist, überflüssig geworden und verfällt zum Nutzen des Ganzen der Degeneration. Hierbei liegt es nun klar auf der Hand, daß solche Prozesse z. B. an den Coronagrenzstreifen und Vestibularzellen in ganz anderer Weise verlaufen müssen als etwa an den Muskelfasern.

Wie diese Vorgänge auch immer sein mögen, alle streben sie doch demselben Ziele zu, nämlich der Einschmelzung des nutzlos gewordenen Zellenmaterials und seiner Umwandlung in eine Form, die es dem jungen, sich inzwischen entwickelnden Polypid ermöglicht, die Umwandlungsprodukte als Nahrung zu verwenden. Alle diese Prozesse gehen außerordentlich rasch vor sich, so daß einige Zeit nach der Festsetzung innerhalb des Cystids nur noch Coronazellen und die Muskelfasern als ehemalige Larvenelemente deutlich zu erkennen sind.

Gewisse degenerative Erscheinungen aber bahnen sich zweifellos schon eher und zwar während der Schwebepériode der Larve an, ja schon kurz nach beendeter Embryonalentwicklung müssen degenerative Prozesse einsetzen. Ich möchte als solche das Verschwinden eines Darmkanals bezeichnen, den HARMER (14) an seinen Embryonen erkannt zu haben glaubt und von dem an der frei herumschwimmenden Larve nichts mehr zu sehen ist. Ferner be-

merkte bereits SEELIGER an den Kernen der Vestibularzellen eigentümliche degenerative Veränderungen. Diese, normalerweise von länglichrunder Form, entsprechend der Gestalt des Zellkörpers selbst, enthalten im Innern einen größeren, zentralen Nucleolus und eine Anzahl im achromatischen Gerüst suspendierter chromatischer Körner. In vielen von den längsgestreckten Kernen sah nun SEELIGER den Nucleolus, von einem hellen Hofe umgeben, eine exzentrische Lage einnehmen und die Hauptmasse der kleinen Körner sich am entgegengesetzten Kernende ansammeln. Schließlich kommt es zu einem Zerfall der Kerne in ungleiche Partien. Neben biskuitförmigen, noch nicht vollständig geteilten Kernen fand SEELIGER dann im Plasma winzige Kernfragmente, die mehr oder minder gleichmäßig mit Chromatinkörnchen erfüllt waren. Manche Kerne waren schließlich wurstförmig oder auch stärker unregelmäßig geformt, und diese ließen dann häufig keinen Nucleolus und hellen Hof mehr erkennen. SEELIGER gibt an, dieselben Erscheinungen auch in andern Geweben der Larve wiedergefunden zu haben, und deutet sie als beginnende Rückbildungsvorgänge. Ich kann diesen Beobachtungen SEELIGER's, die an frei schwimmenden Larven bis unmittelbar vor der Festsetzung gemacht wurden, vollauf beistimmen und ihnen nur hinzufügen, daß ich dieselben Prozesse auch noch innerhalb des Cystids überall an den Kernen der zugrunde gehenden Organe und der Mesenchymzellen angetroffen habe. Die Bilder, die hierbei zustande kamen, decken sich in allen Einzelheiten mit den Figuren SEELIGER's, so daß ich davon Abstand nehmen konnte, sie durch eigne Abbildungen zu belegen.

Was nun an diesen Stadien besonders auffällt, ist die große Menge von Dotterschollen, die in den verschiedensten Größen angetroffen werden. Meine Messungen ergaben an ihnen einen Durchmesser von  $0,5-1,5 \mu$ , der aber nach Verschmelzung mehrerer Schollen sich oft noch erheblich vergrößern kann. Das Vorkommen dieser Dottermassen kann aber nicht wundernehmen, wenn man bedenkt, daß in der Larve fast sämtliche Organe Dottereinschlüsse enthalten, ja sogar manche Zellen geradezu damit vollgepfropft sind. Jetzt, nachdem diese Organe nach innen verlagert wurden, hier dem Zerfall anheimfielen und das zwischen ihnen verbliebene Protoplasma sich in eine feinschaumige Masse umgewandelt hat, werden die Dottermassen frei und treten mehr in Erscheinung als vorher in der Larve. Bei gewissen Dotterschollen ist es daher jetzt noch möglich anzugeben, welchen Larventeilen sie ehemals angehörten.



In Fig. 5, 6a, 7a sieht man jederseits neben den Wimperfasern eine große Anzahl größerer und kleinerer Dotterkugeln liegen, von denen man so unzweifelhaft sagen kann, daß sie ursprünglich den Coronazellen in der Larve angehörten und jetzt nach Auflösung des Zellverbandes zwar frei wurden, aber doch ihre ehemalige Lagerung beibehalten haben. Recht häufig trifft man größere Schollen auch an andern Stellen des Cystids. Sie verdanken ihr Entstehen der auch von SEELIGER erkannten Tatsache, daß oft mehrere Dotterkörner enthaltende Mesenchymzellen sich zu einer einheitlichen Dottermasse vereinigen können. In einer solchen durch Zusammenfluß entstandenen Scholle werden dann häufig mehrere Kerne angetroffen, entsprechend der Zahl der Zellen, die sich hierbei beteiligt hatten. Auch die in Fig. 12a—c abgebildeten größern Dotterkörner mit dem eingelagerten, ursprünglich einer Mesenchymzelle angehörigen Kerne sind auf diese Weise entstanden. Gerade an diesen der Degeneration verfallenden Kernen habe ich nun die häufig wiederkehrende Beobachtung machen können, daß das Chromatin die Neigung zeigt, sich der Kernwandung kappenförmig anzulegen (Fig. 12a, b), eine Wahrnehmung, wie sie in gleicher Weise KUPELWIESER (18) an den Kernen der zugrunde gehenden Darmzellen von *Cyphonautes* gemacht hat. In den Dotterschollen sah ich öfters eigentümliche, runde Vacuolen (Fig. 12 d—g), die einzeln oder auch zu mehreren auftraten. Solche Vacuolen sind auch im Dotter anderer Tiere häufig gesehen worden. Es ist wohl anzunehmen, daß sie durch regressive Veränderungen im Dotter entstanden und, wenn nicht die Ursache selbst, so doch eine regelmäßige Begleiterscheinung des Zerfalls der größern Schollen in kleinere sind. Tatsächlich spielen sich auch gewisse chemische Veränderungen am Dotter ab, was daraus hervorgeht, daß neben den meist dunkler gefärbten Dotterkörnern Substanzmassen liegen, die unzweifelhaft aus einer Dotterscholle hervorgegangen sind, dem Farbstoff gegenüber (Orange G) aber ein anderes Verhalten zeigen, heller aussehen, den scharfen Kontur eines Dotterkornes verloren haben und auch sonst das homogene Aussehen der Dotterkörner nicht mehr aufweisen.

Es gehen jetzt auch die Cilien der Coronazellen zugrunde. Sie zerfallen in staubförmige Partikelchen, die nur bei stärkerer Vergrößerung wahrzunehmen sind. Der Zerfall schreitet von der Spitze nach dem Grunde der Cilien fort. Die Fragmente mischen sich den übrigen Zerfallsmassen bei und sind von da ab nicht mehr zu erkennen. Nachdem der Kern der Wimperkranzzellen sich in der ge-

schilderten Weise verändert hat, die Dotterschollen durch Plasmolyse des Zellkörpers frei geworden sind, bleibt von den ursprünglichen Coronazellen nichts als die von Dotterkörpern freien Zellenden übrig. An diesen erkennt man die doppelt konturierte Cuticula (Fig. 7a) und von dieser jetzt nach außen zu verlaufend haarfeine Fäserchen (*wf*). Diese, eine Fortsetzung der Cilien nach dem Zellinnern hin, ziehen entweder mehr parallel zueinander oder haben mehr büschelförmige Anordnung (Fig. 5, 6a, 7a). Die Widerstandsfähigkeit der Wimperwurzeln hebt KUPELWIESER bei *Cyphonautes* hervor, und auch hier persistieren diese feinen Gebilde außerordentlich lange, so daß man sie noch zu einem Zeitpunkte antrifft, wo das Polypid schon entwickelt erscheint. In den folgenden Abbildungen, so in Fig. 27 u. 28, sind sie überall wiederzufinden; sie liegen dann inmitten des histolysierten Materials, das vom Zerfall der übrigen Larvenorgane herrührt, eingebettet in eine feine, protoplasmatische Substanz, in der sie schließlich verschwinden (Fig. 13a—c *wf*).

Auch an den Muskelfasern haben sich Veränderungen vollzogen. Sie sind bald nach der Festsetzung in einzelne Stücke zerfallen, die teilweise noch als Stümpfe mit der Cystidwandung in Verbindung bleiben, teilweise regellos im Innern liegen (Fig. 7a *mf*). Dieser Zerfall der Fasern schreitet weiter fort, je mehr das Polypid sich zu entwickeln beginnt, wobei sie dann heller und transparenter erscheinen.

Ich habe mich nun überzeugen können, daß Teile dieser Muskeltrümmer hier bei *Acyonidium* von Phagocyten aufgenommen und in ihnen dann gelöst werden.

Andere Fasern wiederum zeigen vielfach einen hohen Grad von Widerstandsfähigkeit, denn Reste der Muskulatur werden noch bei 24—48stündigen Cystiden vorgefunden; ob diese Fasern einer allmählichen Degeneration unterliegen, ähnlich wie dies KOROTNEFF (16) bei dem embryonalen Muskelgewebe von *Tinea* festgestellt haben will, muß ich als Möglichkeit zugeben, ohne selbst weitere Angaben darüber machen zu können.

Nachdem METSCHNIKOFF (20) bereits im Jahre 1883 in seiner Arbeit über die intracelluläre Verdauung zuerst die Bedeutung der wandernden Mesodermzellen als Phagocyten erkannt hat, die durch Aufnahme und Verdauung unnütz gewordener Teile bei den Vorgängen der Resorption eine so wichtige Rolle spielen, und diese Beobachtungen von zahlreichen Autoren an den verschiedensten Objekten bestätigt und ergänzt sind, legt sich für die Bryozoen

PROUHO (28) zuerst bei *Flustrella hispida* die Frage vor, ob nicht auch hier gewisse Zellen die Rolle von Phagocyten spielten, die den Zweck hätten, die unnütz gewordenen Larvenorgane wegzuschaffen, um sie in eine assimilierbare Materie umzuwandeln.

CALVET (5) stellte sodann als richtigen Beweis dieser Annahme fest, daß die aus dem Untergange der Larvenorgane herrührenden Zerfallsmassen in der großen Mehrheit der Fälle, vielleicht immer, durch Phagocyten innerhalb des Cystids aufgenommen werden.

Ich selbst hatte nun Gelegenheit, bei *Alcyonidium mytili* die Tätigkeit solcher Phagocyten bei der Aufnahme von Muskelfragmenten zu beobachten, wie auch bereits RÖMER (31) bei der Degeneration der Polypide derselben Art Phagocyten nachgewiesen hat, von denen er ausdrücklich hervorhebt, daß sie von mesenchymatösen Elementen herkommen. Ich habe in Fig. 14—16 einige Abbildungen solcher Muskeltrümmer enthaltende Zellen wiedergegeben, die verschiedenen Schnittserien von festgesetzten Larven entnommen sind.

Das Plasma der Phagocytenzellen ist entweder homogen oder hat mehr wabige Beschaffenheit. An einigen dieser Zellen (Fig. 14 u. 15) sieht man, wie von dem eigentlichen Zelleib pseudopodienartige Fortsätze nach allen Seiten hin ziehen; die Kerne sind bald mehr rundlich, bald mehr oval und besitzen im Innern kleine Kernkörperchen; diejenigen der Abbildungen Fig. 16a—d lassen bereits auf degenerative Vorgänge an ihnen schließen. Die strichförmigen Partikelchen in einigen amöboiden Fortsätzen in Fig. 14a sind jedenfalls mit aufgenommene Cilienreste, so daß man daran erkennt, wie die Phagocyten alle auf ihrem Wege ihnen entgegentretende Zerfallsstoffe nach Art einer Amöbe aufnehmen. An Muskelfasern, die von derartigen Zellen umschlossen sind, tritt nun eine allmähliche Auffaserung ein, die zunächst an den Enden beginnt; die einzelnen Fibrillen lösen sich voneinander und verschwinden schließlich in dem sie umgebenden Zellplasma (Fig. 16a—d *mf*), ähnlich wie dies für die Wimperwurzeln der Coronazellen der Fall ist.

Welche Zellen spielen nun die Rolle der Phagocyten, und woher stammen sie? CALVET läßt sie einmal durch Ablösung von Zellen aus der Wandung des Cystids, andererseits durch Differenzierung aus freien Zellen entstehen, die sowohl im Innern der Larve als auch später im Cystid anzutreffen sind und die er als „éléments endodermiques“ bezeichnet, eine Entstehung, die mir unverständlich geblieben ist.

SEELIGER (33) hebt bereits für die *Alcyonidium*-Larve hervor,

daß die Mesenchymzellen zum großen Teil Dottereinschlüsse enthalten. Daneben kommen jedoch, wie seine Abbildungen zeigen, auch Zellen vor, die deutlich mit amöboiden Fortsätzen versehen sind. Beiderlei Zellen habe ich selbst auf Larvenschnitten beobachtet.

Wie nun alle Zellen innerhalb des Cystids einer Histolyse verfallen, so machen auch die Mesenchymzellen hiervon keine Ausnahme, doch findet dieser Untergang bei den beiden unterschiedenen Zellformen zu verschiedener Zeit statt. Die mit Dottereinschlüssen beladenen Mesenchymzellen zeigten die Neigung, sich zu größeren Dottermassen zu vereinigen, in deren Innern man dann die degenerierten Kerne wiederfand (S. 33). Die andere durch ihre amöboiden Fortsätze charakterisierte Gruppe der Mesenchymzellen fungieren nun, ehe auch sie dem Untergange verfallen, zunächst noch als Phagocyten, indem von diesen die nächstliegenden Muskeltrümmer ergriffen und schließlich ganz umflossen werden. Die Zellen (Fig. 16a—d) sind dabei zu einer Zeit beobachtet, wo sich an ihren Kernen ebenfalls gewisse degenerative Erscheinungen bemerkbar machen, in gleichem Maße, wie die von den betreffenden Phagocyten umschlossenen Muskelfasern sich im Plasma aufzulösen beginnen. Am weitesten ist dieser Prozeß in Fig. 16d vorgeschritten, wo die einzelnen Fibrillen, ganz aufgesplittert, nur noch undeutlich zu erkennen sind. Daß es sich hier wirklich um Phagocyten und nicht lediglich um Myoblasten mit einem Stück der ihnen zugehörigen kontraktiven Substanz handelt, wie man mir vielleicht entgegenhalten könnte, wird dadurch bewiesen, daß ich sowohl in der Larve als nach erfolgter Festsetzung das Sarcoplasma der Faser stets anliegend, niemals aber, wie es hier der Fall ist, die Faser vollständig vom Plasma umhüllt fand. Wenn KUPELWIESER (18) gelegentlich des Auftretens von Mesodermzellen in der Nähe einiger Muskelzüge hervorhebt, daß die Ansammlung aktiver Zellen gerade dort die Vermutung aufkommen lasse, daß es sich um Phagocyten handle, daß aber der Beweis hierfür erst erbracht wäre, wenn das Plasma sich besser definieren ließe und nachgewiesen werden könnte, daß Muskelstücke von ihnen umflossen würden, so glaube ich sowohl durch meine Ausführung wie durch meine Abbildungen diesen Beweis für *Aleyonidium* geliefert zu haben.

Neben diesen Phagocyten, die also eigentlich Elemente sind, die ehemals der Larve angehörten, finden sich im Innern des Cystids aber noch amöboide Zellen, die auf ganz andere Weise entstanden sind. Kurz nach der Festsetzung bestand die äußere Körperwand, wie wir sahen, aus Zellen, die infolge der stattgehabten Dehnung

zu langen und schmalen Plasmastreifen ausgezogen waren und deren Kerne erst in gewissen Abständen voneinander lagen (Fig. 7a). Diese Zellen sind nun durch eine außerordentliche Vermehrungsfähigkeit ausgezeichnet, wie sich an Kern- und Zellteilungen fast auf jedem Schnitte erkennen läßt. Hierdurch werden nun einmal neue Zellen in den Wandbelag eingeschaltet, dann aber lösen sich gewisse Zellen aus dem Verbands los (Fig. 7a), um in das Innere des Cystids einzutreten. Der ganze Vorgang ist analog wie später bei der Bildung jener Zellen, die das äußere mesodermale Blatt des Polypids liefern sollen. Jetzt, zur Zeit wo die Phagocytose bemerkbar wird, ist die Bildung des Polypids noch nicht so weit gediehen, wohl aber sind die Wände des Cystids schon imstande, das Material für seinen weitem Aufbau zu schaffen. Die Zellen, die jetzt schon vereinzelt austreten, wirken nun als Phagocyten. Mesodermzellen und Phagocyten sind so auch hier dieselben Zellen, haben denselben Ursprung und erfüllen nur verschiedenen Zweck, bedingt durch den Zeitpunkt ihres Entstehens. Es liegen die Verhältnisse demnach hier wie anderswo, wo Mesodermzellen einmal die Rolle als Freßzellen, das andere Mal als Bildungszellen spielen können. In Fig. 17 ist so eine Zelle (*ph*) mit langem amöboiden Fortsatz aus der Nachbarschaft hervorgetreten, während in Fig. 18 eine ebensolche Zelle schon ganz aus dem Gefüge heraus ist und nur durch zwei Plasma- brücken noch mit ihm zusammenhängt. In Fig. 19 endlich habe ich eine völlig isolierte Zelle, die ganz in der Nähe der untern Wand lag, wiedergegeben. Mit ihren Fortsätzen gemessen hatte die Zelle eine Länge von  $16 \mu$ , während ihre Breite  $4 \mu$  betrug. Ebenfalls ganz in unmittelbarer Nähe von der Wandung fand ich die beiden Phagocytenzellen Fig. 14a u. b. Aus der großen Ähnlichkeit ihrer Kerne mit denen der zuletzt beschriebenen Formen kann ich wohl mit Recht schließen, daß letztere zwei Zellen Phagocyten sind, die durch Loslösung aus der Wandung eben entstanden, auf ihrem Wege sogleich die Muskelfragmente gefunden haben und nun im Begriff sind sie in sich aufzunehmen.

Der partiellen Einschmelzung der Vestibularzellen hatte ich im vorhergehenden Kapitel bereits Erwähnung getan, ebenso der Degeneration des Dorsalorgans.

Das gesamte aus der Histolyse der Larvenorgane hervorgegangene Material liegt innerhalb des Cystids entweder allenthalben zerstreut oder mehr zu einem Haufen zusammengezogen am Grunde

der in die Cystidhöhle hineinhängenden und durch die bekannte Einstülpung an der Dorsalseite der Larve entstandenen säckchenförmigen Bildung. Es verschwindet in dem Maße, wie die eigentliche Polypidbildung vor sich geht.

Auf allen den nun folgenden Präparaten (z. B. Fig. 24, 25, 27, 28) kann man Detritusmassen erkennen. Am längsten von ihnen persistieren kleine Muskelstückchen und jene beschriebenen Wimperwurzeln. Der letzte Rest dieses Materials scheint aber erst aus dem Innern des Cystids zu verschwinden, wenn nach erfolgter Entwicklung des Polypids letzteres imstande ist, nach außen hervorzutreten und selbst Nahrung aufzunehmen.

Die Resultate meiner bisherigen Untersuchung lassen sich in folgenden Sätzen kurz zusammenfassen:

1. Geschlechtsreife Zoöcien kommen bei *Alcyonidium mytili* fast zu allen Jahreszeiten vor.

2. Die Zeit des freien Larvenstadiums ist wechselnd und hängt im wesentlichen von dem Entwicklungsgrade ab, den die Larve innerhalb des mütterlichen Organismus erlangt hat. In demselben Grade muß natürlich auch die Festheftszeit eine verschiedene sein.

3. Zur Anheftung bevorzugen die Larven möglichst glatte Flächen. Ihre Beeinflussung durch Licht ist nicht möglich.

4. Die Orientierung über die Unterlage erfolgt mittels des birnförmigen Organs.

5. Es folgt nun die eigentliche Festsetzung und der Akt der Umwandlung.

Hierbei läßt sich feststellen:

a) Ausstülpung des Vestibulums.

b) Dehnung der dorsalen Larvenpartie und Umkrempelung des Wimperkranzes.

c) Verschmelzung des Randes mit der Anheftungsplatte.

d) Einstülpung an der Dorsalscheibe.

6. Umwandlung dieser Einstülpung in ein vollkommen geschlossenes Säckchen.

7. Zerfall der Larvenorgane.

8. Teilweise Aufnahme der Muskelfasern durch Phagocyten.

## V. Veränderungen in der äußern Form.

Ehe ich nun zur eigentlichen Polypidbildung selbst übergehe, möchte ich ganz kurz noch einige Maße angeben, die auf die Form-

Veränderungen Bezug nehmen, welche sich von der Larve angefangen bis etwa zu dem Stadium vollziehen, das ich in Fig. 7 verlassen habe. Die Entfernung zwischen der oralen und aboralen Körperwandung einer freien Larve beträgt im Durchschnitt 0,15 mm, die zwischen den Coronazellen gemessene 0,2 mm, es ist also die Larve etwas breiter als hoch.

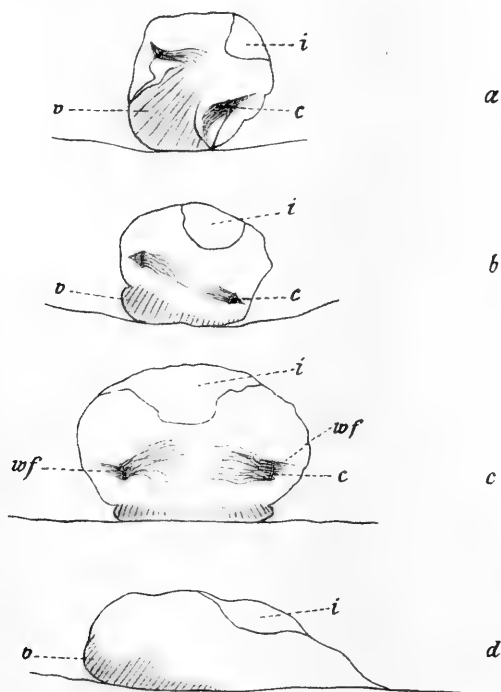


Fig. C.

Schematische Darstellung von 4 Cystiden, welche die Veränderung in der äußern Form im Laufe der Entwicklung zeigen.

*i* Stelle, an der die Einstülpung des Dorsalorgans erfolgt ist. *c* Coronazellen.  
*v* Vestibularzellen. *wf* Wimperfasern.

Zeichnung a in Textfig. C entspricht einem Stadium, wie es auch Fig. 6a wiedergibt. Das Vestibulum ist jetzt ausgestülpt, demgemäß hat sich der ganze Körper etwas verlängert, der Abstand zwischen dem untern Rande und dem Punkte, wo sich die beiden Falten über dem in die Tiefe gerückten Dorsalorgan geschlossen haben, beträgt nun 0,175 mm, der Abstand in der Querrichtung 0,15 mm (eine

andere Larve mit ausgestülptem Vestibulum ergab die Maße 0,2 und 0,125 mm). Diese Angaben wieder mit den ersten verglichen zeigen somit, daß eine Größenzunahme in dorsoventraler Richtung erfolgte, während umgekehrt eine Verschmälerung des Körpers damit verbunden war.

Zeichnung b dieses Schemas gibt eine etwas ältere Larve wieder, die sich genau in ähnlicher Weise wie bei a festgesetzt und dann weiter entwickelt hatte. Die Schattierungen an der Basis geben an, daß links noch prismatische Vestibularzellen vorhanden sind, während rechts die Abflachung zu der Anheftungsplatte sich schon mehr vollzogen hat. Messungen an dieser Form ergaben 0,125 und 0,15 mm, d. h. im Gegensatz zu der vorigen Zunahme ist kurze Zeit nach erfolgter Festsetzung bereits wieder eine Abnahme des dorsoventralen Abstandes festzustellen, was auch schon äußerlich auffällt, wenn man die beiden Totalbilder Fig. 3 und 4 betrachtet.

Noch etwas weiter in der Entwicklung vorgerückt war das Cystid, dessen Schnitt Zeichnung d darstellt. Seine Ausdehnung ist mehr nach der einen Seite, in der Zeichnung nach rechts hin erfolgt, während linkerseits ebenfalls noch Vestibularzellen liegen. So kommt es dann, daß auf der einen Seite die obere Wand des Cystids sich allmählich hinabsenkt, während auf der gegenüberliegenden (entsprechend der linken Seite in b) die Seitenwand mit leichter Abrundung in die untere Fläche übergeht. Die Stelle der obern Einstülpung wird somit, der Ausdehnung nach rechts folgend, ebenfalls nach dieser Richtung hin verschoben. Solche Totalpräparate zeigen eine etwas mehr langgestreckte Form und sind auf der Oberseite meist mit einer leichten Einsenkung versehen. Der Abstand zwischen oberer und unterer Wand betrug in unserm Falle 0,1 mm, der Querdurchmesser 0,27 mm. es übertrifft also letzterer die Höhe fast um das Dreifache. Ich habe solche Formen bei meinen Untersuchungen sehr häufig gefunden.

Zeichnung c ist ein Schema, wie es Schnitte durch Totalpräparate ähnlich Fig. 4 ergaben, und das Ergebnis völlig normaler Entwicklung. Die Maße an dieser Larve waren verhältnismäßig groß, ich konnte 0,16 : 0,25 feststellen. Kommt es bei einer derartigen Form zu weiterer Ausdehnung, so wird diese ganz gleichmäßig nach allen Seiten hin erfolgen, und die Symmetrie wird hier nicht gestört.

Aus dem Gesagten geht hervor, daß, solange die bisherigen Prozesse lediglich als Vorstufen zu der weiteren Entwicklung zu betrachten sind und nur der Vollendung der äußern Form zustreben,



man an dieser im allgemeinen eine allmähliche Verbreiterung, entsprechend der Ausdehnung der Anheftungsplatte, aber gleichzeitig auch eine Abflachung konstatieren kann. Ein Wachstum des Cystids nach allen Seiten hin erfolgt erst, wenn die eigentliche Polypidbildung weiter fortschreitet, was ein gelegentlicher Vergleich dieser hier beschriebenen Cystide mit ältern Formen sofort zur Genüge beweist.

## VI. Die Polypidbildung.

Den Begriff „Polypid“ fasse ich im Sinne PROUHO's (27), der ihn folgendermaßen definiert (p. 559): „Unter der Bezeichnung Polypid verstehen wir insgesamt den Digestionstractus, das nervöse Organ und die Muskeln. — Wenn ich den Ausdruck beibehalte, so geschieht dies, weil er erlaubt, mit einem Worte alle jene Organe zu bezeichnen, die aus ein und derselben Anlage hervorgehen und alle der periodisch wiederkehrenden Erscheinung der Histolyse und der Regeneration unterliegen.“

BARROIS (1) gibt im Jahre 1877 eine Zusammenstellung aller jener Ansichten, die über die Umwandlung der Larve, die Cystid- und Polypidbildung bis zu seiner Zeit die allgemein herrschenden waren. VIGELIUS (36) läßt dann 1886 eingangs seiner Abhandlung „Zur Ontogenie der marinen Bryozoen“ eine kurze Übersicht über die in der Zwischenzeit publizierten Arbeiten folgen. Der dann in neuerer Zeit erschienenen, von denen wieder besonders die von BARROIS (3), OSTROUMOFF (24, 25), PROUHO (27, 28), CALVET (5) und KUPELWIESER (18) interessieren, habe ich in den vorigen Kapiteln bereits Erwähnung getan. Bei Durchsicht dieser Literatur und Vergleich der Arbeiten der verschiedenen Forscher, drängt sich sofort der Eindruck auf, daß der Prozeß der Polypidbildung bei den Bryozoen durchaus nicht in gleichförmiger Weise verläuft, und man kann sagen, daß fast ebensoviel verschiedene Ansichten über dieses Thema vorliegen, als Forscher sich damit beschäftigt haben. Ja es ist nicht einmal möglich, hinsichtlich der Arten ein und derselben Gattung vollkommene Übereinstimmung zu erhalten: Abweichungen in der einen oder andern Richtung liegen stets vor und sind im wesentlichen durch den Bau der aboralen Larvenpartie und deren histologische Deutung seitens der einzelnen Forscher bedingt.

Nach BARROIS (3) geht die Polypidbildung bei *Lepralia* in der Weise vor sich, daß aus den Elementen der eingestülpten Kalotte das innere Blatt des jungen Polypids entsteht, während aus zwei

Zellenpolstern, die als eine Verdickung an der Vorderwand der Larve auftreten und die nach erfolgter Festsetzung in das Innere gelangen, die äußere Schicht hervorgehen soll. OSTROUMOFF (25) für *Lepralia* und VIGELIUS (37) für *Bugula* stimmen, soweit es das innere Blatt betrifft, BARROIS bei; auch nach ihnen entsteht es durch Einstülpung des aboralen, ectodermalen Scheibenorgans; betreffs der äußern Schicht aber sind beide der Meinung, daß diese mesodermalen Ursprungs sei.

Auch KUPELWIESER (18) konstatiert für *Cyphonautes*, daß das Scheitelorgan nicht histolysiert wird, sondern zur Bildung des Polypids beiträgt, dessen innere Schicht aus den äußern Zellen jenes Organs seinen Ursprung herleiten soll, während er für das äußere Blatt des Polypids nur die Möglichkeit zugibt, daß es von den innern Zellen des Scheitelorgans gebildet wird.

Wesentlich anders lauten die Resultate von PROUHO (28) und CALVET (5). PROUHO bezeichnet bei *Flustrella* als aborales Organ ein aboral gelegenes Sinnesorgan, welches von einer ectodermalen Verdickung umgeben ist, unter der eine zusammenhängende mesodermale Zellenlage angetroffen wird. Nach erfolgter Festsetzung wird das nervöse Organ in die Tiefe des Cystids versenkt, während die umgebende ectodermale Verdickung über ihm zu einer Zellenplatte sich zusammenschließt. Das Organ selbst histolysiert, und die jetzt zweischichtige Anlage „disque méso-ectodermique“ biegt sich ein, verschmilzt an ihren Enden und bildet die Polypidanlage, die so aus einem innern und äußern Blatte besteht.

Nach CALVET besteht die obere Larvenpartie (calotte) bei *Bugula* ebenfalls aus einem zentralen nervösen Organ und einer peripheren ectodermalen Zellenverdickung, unter welcher sich eine zweite Zellen-schicht ausbreitet, die CALVET als „épaississement mésiodermique“ bezeichnet. Bei der Festheftung stülpt sich die Kalotte samt der Mesodermschicht ein. Außer dieser Einstülpungsöffnung tritt nun noch CALVET im Grunde der eingestülpten Kalotte, bedingt durch den Durchtritt des Neuro-Muskelstranges, noch eine zweite, kleine Unterbrechungsöffnung auf. Beide Öffnungen werden durch Differenzierung gewisser freier Zellen im Innern des Cystids ausgefüllt, so daß dann die Einstülpung ein geschlossenes Säckchen darstellt, das nun ähnlich wie bei *Flustrella* aus zwei Blättern, einem ectodermalen innern und einem mesodermalen äußern, besteht.

Kurz zusammengefaßt lassen sich die Ansichten der Autoren in folgender Weise zusammenstellen:

## Schichten der Polypidanlage.

	inneres Blatt	äußeres Blatt
BARROIS VIGELIUS	durch Einstülpung der Calotte durch Einstülpung des retractilen Scheibenorgans	ectodermalen Ursprungs mesodermalen Ursprungs
KUPELWIESER	aus den äußern und ev. den innern Zellen des eingestülpten Scheitelorgans	
PROUHO	aus der das aborale Organ um- gebenden ectodermalen Ver- dickung	aus der lame mésodermique
CALVET	zum Teil aus der ectodermalen Verdickung, zum Teil aus freien Zellen	zum Teil aus der mesodermalen Verdickung, zum Teil aus freien Zellen

Wie bei *Flustrella* und *Bugula* repräsentiert auch bei *Alcyonidium* das aus der Einstülpung entstandene Säckchen die erste Anlage des Polypids, die allerdings nun hinsichtlich ihrer weiteren Entwicklung einen von den übrigen Formen abweichenden Gang einschlägt. Wie bereits früher bemerkt, zeigte sich diese erste Anlage meistens auf 12—14 Schnitten, von denen die mittlern das Aussehen von dem in Fig. 9 wiedergegebenen hatten. Das Säckchen liegt völlig unter der Körperwandung und erscheint seitlich ein wenig zusammengedrückt. Seine Höhe betrug an dem Schnitt (Fig. 9) gemessen 0,0233 mm, der Längsdurchmesser 0,0633 mm, während in Fig. 5 der entsprechende Durchmesser am obern Ende knapp 0,075 mm ausmachte, wie man sieht, eine ziemlich unerhebliche Differenz, so daß man wohl behaupten kann, daß die nach der Festsetzung geschaffenen Raumverhältnisse sich inzwischen wenig geändert haben.

Auf die Entstehung dieses Säckchens folgt jetzt sehr rasch eine Erweiterung desselben, die, wie ich mich in verschiedenen Fällen durch den Augenschein überzeugen konnte, meist schon  $1\frac{1}{2}$ —2, regelmäßig aber 4 Stunden nach Überführung der Larven in das Aquarium eingetreten war. Während aber alle bisherigen Vorgänge sich an den ehemaligen Larvengeweben abspielten und ebenso auch die Bildung des Säckchens auf solche zurückzuführen ist, stellt die nun auftretende Erweiterung eine völlige Zellneubildung dar. Was ihre Lage anbetrifft, so schließt sie sich jener ersten Bildung derart an, daß sie gleichsam eine Fortsetzung derselben in deren Längsrichtung bedeutet, wie das Totalbild (Fig. 24) veranschaulicht. Letzteres stammt von einer Larve 3 Stunden nach erfolgter Festsetzung und zeigt den ganzen Vorgang schon beendet. Ich wählte

zu den folgenden Ausführungen häufig Totalpräparate, da sie die Verhältnisse übersichtlicher zeigen, doch habe ich mich bemüht, soweit es zugänglich war und das Material mir zur Verfügung stand, diesen Totalbildern zur genauen histologischen Erläuterung die entsprechenden Schnitte beizugeben.

Einen Übergang zwischen Fig. 9 und Fig. 24 bildet das Totalpräparat Fig. 20. Unter Hunderten auf diesen Punkt hin von mir untersuchten Stadien habe ich nur ein einziges Mal ein Präparat wie das abgebildete erhalten, wieder ein Beweis dafür, wie außerordentlich schnell gerade die ersten Entwicklungsphasen sich abspielen. Dieses, wie auch die folgenden Totalbilder, ist im optischen Durchschnitt gezeichnet. Inmitten der Zerfallsmassen liegt zunächst das aus der Einstülpung hervorgegangene primäre Säckchen (*pr. Z.*), wie ich es von nun an nennen will; die wiedergegebenen Partien entsprechen somit den Seitenwänden der Einstülpung. Der rechten Wandung schließt sich nun eine etwas dunkler erscheinende Zone an (*sec. Z.*), die in Keilform sich allmählich in die Tiefe senkt und überall von dem Detritus umgeben ist. Es stellt diese Partie den in Entwicklung begriffenen Erweiterungsbau dar. Genauer läßt sich dies an den folgenden Abbildungen Fig. 21 u. 22 erkennen, wo alles schon weiter gediehen ist. Das zur Erweiterung bestimmte Zellenmaterial macht sich in Fig. 21 als ein solider Zellenhaufen bemerkbar, der von der einen Seitenwand des primären Säckchens gebildet wird. Es will in Fig. 22 den Anschein haben, als ob dabei auch die Ectodermwand in der allernächsten Nähe des Zellen-säckchens mit beteiligt wäre. In diesem massiven Zellenhaufen, der nun so entstanden, tritt bald ein Lumen auf (Fig. 21), das durch Einschmelzung gewisser Partien entsteht, zunächst aber noch nicht mit dem größern des Primärsäckchens in Verbindung ist. In Fig. 21 hat das Lumen schlitzförmige Gestalt, zieht von oben nach unten und liegt mehr nach der Seite des ersten Säckchens zu, während nach der andern sich noch ein solider Zellenkomplex hin erstreckt. Doch läßt sich auch hier schon sehen, wie auch nach dieser Richtung hin das Lumen sich vergrößern will, indem von dem Spalte ausgehend rechts oben ebenfalls die Zellen schon sich aufzulösen scheinen und statt ihrer bereits histolysiertes Material angetroffen wird. Hervorheben will ich, daß die beiden Nachbarschnitte dieser Serie noch nichts von derartigen Einschmelzungen zeigten, diese somit auf dem wiedergegebenen Schnitte zuerst auftraten, bei dem die Zellen-

proliferation auch nach rechts hin die größte Ausdehnung erreicht hatte.

Bedeutend weiter entwickelt liegen nun die Verhältnisse in Fig. 22, die sich aber ohne weiteres aus den bisherigen ergeben. Es ist dieser Schnitt wie auch der in Fig. 21 so geführt, daß die junge Anlage in ihrer Längsrichtung getroffen wird. Links liegt das erste Zellsäckchen (*pr. Z*) mit seinem ovalen Lumen, rechts, noch von ihm getrennt, die anschließende Bildung, die sich im Gegensatz zu der vorigen Serie bedeutend weiter ausgedehnt hat und in der, wie man deutlich sieht, die Einschmelzungen in lebhafter Weise vor sich gehen. Die Ränder im Innern sind deshalb nicht glatt, sehen vielmehr wie ausgefasert oder angefressen aus. Von der äußern Wandpartie nach innen zu geht daher das Plasma schließlich in einen Detritus über, in dem man sogar noch Kerntrümmer (*k*) nachweisen kann. Die Einschmelzung ist hier soweit fortgeschritten, daß nur noch eine schmale Plasmazone die Kommunikation beider Lumina verhindert.

In Anschluß hieran ist Fig. 23 zu betrachten, wo dieser Prozeß vollendet ist. Der Schnitt ist in der Richtung des Pfeiles *a* in Fig. 25 geführt, trifft also die ganze Anlage in allen ihren Teilen. Man sieht hier genau dasselbe wieder wie vorher, nur hat sich die Erweiterung zu einem zweiten Säckchen ausgebildet, das gleichsam eine Fortsetzung des ersten darstellt und mit ihm jetzt durch Schwinden der Scheidewand in offene Verbindung getreten ist. Zerfallsmassen im Innern sind im Gegensatz zu den vorangegangenen Schnitten nicht mehr zu bemerken, desgleichen sind die Ränder jetzt völlig glatt, wie dies übrigens in Fig. 22 an dem obern Rande auf einer kleinen Strecke ebenfalls bereits zu bemerken war.

Fig. 24 zeigt nun die beiden Säckchen im Totalbild: das obere primäre und das untere erst nachträglich entstandene, welches ich als das sekundäre Zellsäckchen (*sec. Z*) bezeichnen möchte. Beide Abschnitte sind hier noch durch eine Scheidewand voneinander getrennt, die ja eigentlich die Seitenwand des primären Säckchens darstellt, entsprechend der linken oder rechten Wandpartie in Fig. 9, und so vorläufig noch eine Verbindung der beiden Hohlräume verhindert. Die bisher betrachteten Schnitte und Totalpräparate ergeben also: Die Weiterentwicklung erfolgt auf der einen Seite des primären Zellsäckchens und von dessen Wandung aus. Die neu-gebildete Anlage stellt wiederum ein Säckchen dar.

Die Folge zu diesem letzten Totalpräparat bilden die Abbildungen

Fig. 25 u. 26. Die Scheidewand ist geschwunden, und beide Lumina treten in Kommunikation miteinander, wodurch auch die Wandungen so kontinuierlich ineinander übergehen, daß es immer schwerer wird (Fig. 26), die Grenzen zwischen den beiden Säckchen festzustellen. An verschiedenen Schnittserien, die senkrecht zur Längsachse durch Bildungen ähnlich den Figg. 24—26 ausgeführt wurden, konnte ich mich überzeugen, wie allmählich diese trennende Wand verloren ging. Auf jüngern Anlagen (Fig. 24), wo beide Abschnitte noch durch diese Wand voneinander abgesetzt waren, entfielen ungefähr 12 Schnitte auf das primäre Zellsäckchen, 11—15 auf die zweite Bildung, so daß eine derartige Schnittserie meist 24—26 Schnitte aufwies.

Schnittserien durch Anlagen ähnlich der Fig. 26 bestanden aus 18—20 Schnitten, ergaben also hier dasselbe, was auch schon äußerlich zu erkennen war, nämlich die Verkürzung der Längsachse der Gesamtanlage auf diesen Stadien gegenüber den vorhergehenden. Dasselbe sieht man auch sofort bei Vergleich der Abbildungen Fig. 22 u. 23, die bei derselben Vergrößerung gezeichnet sind. In Fig. 24 ist ferner die Wandung des primären Zellsäckchens (*pr. Z*) bedeutend schwächer als die des sekundären. Es hat dies seinen Grund darin, daß, je älter die Zellen werden (primäres Säckchen), sie um so mehr das Bestreben haben, sich abzufachen, während im Gegensatz hierzu die jugendlichen und hohen Zellen des zweiten Säckchens, bei dem so lebhaft sich abspielenden Wachstumsprozeß, oft derartig ineinander keilen, daß sie in mindestens zwei Schichten nebeneinander zu liegen scheinen. Auf diese Weise kommt es auch von selbst, daß das Lumen des zweiten Säckchens sich oft bis auf einen schmalen Spalt verringert, während das des primären (Fig. 24) bedeutend weiter erscheint.

Fig. 27 u. 28 sind Schnitte, die in der Richtung der Pfeile b und c durch Stadien geführt sind, die etwa zwischen den Totalpräparaten 25 und 26 liegen mögen. Fig. 27 hat das primäre, Fig. 28 das sekundäre Säckchen getroffen. Die beiden Schnitte, die natürlich ein und derselben Serie entnommen sind, zeigten Folgendes: Die Zellen des primären Säckchens (Fig. 27) waren bedeutend schwächer gefärbt als die von Fig. 28, die intensiv den Farbstoff — Alaunkarmin — aufgenommen hatten und fast dunkel erschienen. Ebenso fällt beim Vergleiche beider Figuren der eben auch an dem Totalbilde Fig. 24 erkannte Gegensatz in der Weite der Lumina der beiden Säckchen auf. In Fig. 27 liegt die größte Ausdehnung

des Lumens von rechts nach links und beträgt 0,05 mm, während die Weite des Lumens in Fig. 28 nur 0,01 mm maß. Anders liegt es bei dem Abstände zwischen der obern und untern Wand des Zellsäckchens, der in Fig. 27 0,0266 mm, in Fig. 28 dagegen 0,04 mm betrug. Daraus folgt, daß der zuletzt gebildete Abschnitt etwas tiefer in das Cystid hinabreicht als jener durch Einstülpung zuerst entstandene. An wenig ältern Stadien (Fig. 26), vermischt sich dann dieser anfänglich scharfe Gegensatz der beiden Abschnitte mehr und mehr in dem Maße, als die ganze Anlage auch äußerlich eine einheitliche Form annimmt; das primäre Säckchen geht schließlich unmerklich in das sekundäre über und bildet dann mit ihm ein Ganzes, dessen Wände ein gemeinsames, spaltförmiges Lumen umschließen.

Auch die Form des Cystids ist aus den beiden Schnitten zu erkennen. Seine obere Wandung wölbt sich etwas in Fig. 28 über der Polypidanlage hervor, eine Eigentümlichkeit, die ich bei den meisten Serien wiedergefunden habe. Überhaupt sind die Formverhältnisse der Cystide auf dieser Entwicklungsperiode recht übereinstimmende, was nur dadurch zu erklären ist, daß die früher vorhandenen, durch die Art der Festsetzung bedingten Verschiedenheiten der Cystide später durch Wachstum wieder ausgeglichen werden.

---

Ich wende mich nun der genauern Histologie der Polypidanlage zu. Wie in Fig. 9 die erste Polypidanlage, so stellt in Fig. 21 u. 22 das dieser Anlage entsprechende primäre Säckchen (*pr. Z*) nach wie vor einen Zellenring dar, in dem die einzelnen Zellen fast regelmäßig nebeneinander liegen, sich schwach, aber immerhin doch erkennbar gegeneinander abgrenzen und in ihrem Plasma Dotterkörner eingelagert enthalten. Schon auf den letzten beiden Abbildungen fallen aber einige Zellkerne auf (*mZ*), die außen in der allernächsten Nachbarschaft liegen oder sich direkt dem Zellenringe angelagert haben. Noch deutlicher wird dies in den folgenden Figg. 27—29.

Um es kurz vorweg zu sagen, handelt es sich hier um:

Die Bildung des zweiten Blattes des Mesoderms.

Nach CALVET (5) gehen die freien mesenchymatösen Zellen in dem Cystid z. T. durch Differenzierung aus Zellen hervor, die er als „*éléments endodermiques*“ bezeichnet, z. T. aber entstehen sie aus dem Epithel selbst, indem dessen Zellen an einer bestimmten Stelle

sich lebhaft zu vermehren beginnen und Elemente erzeugen, die als mesenchymatöse in die Cystidhöhlung abgestoßen werden, in ähnlicher Weise wie es bei der Bildung seiner Phagocyten der Fall war.

Ich habe mich bei *Alcyonidium* überzeugt, daß jene Zellen, die die äußere Schicht „das Mesoderm“ unserer Anlage bilden, aus dem Ectoderm der Cystidwand herkommen. Die Zellen dieser Wandung bilden gewöhnlich hier eine dünne Schicht, die später bei ältern Formen, wo sich bereits eine feste Cuticula gebildet hat, häufig Lücken aufweist. Meist findet man dann unter der Cuticula einen äußerst zarten Plasmasaum, aus dem die Kerne, hier und da mit einem etwas dichtern Plasmahofe umgeben, hügelig sich hervorheben. Zu dem Zeitpunkte nun, wo es sich um die Bildung jener Mesodermzellen handelt, zeigen diese Wandzellen da und dort, am deutlichsten aber in der nächsten Nachbarschaft der Polypidanlage, eine Neigung, neue Zellen zu bilden. Diese neu entstandenen Elemente liegen dann nach dem Innern des Cystids zu und werden schließlich abgestoßen. So trifft man zu dieser Zeit in der Cystidhöhlung häufig eine Menge freier Zellen, die einen ziemlich großen Kern besitzen und von einem schmalen Plasmasaum umgeben sind. Diese Zellen zeigen im allgemeinen alle das Bestreben, nach dem Polypid hin zu gelangen, wenigstens trifft man sie in dessen Nähe am zahlreichsten an. Wenn nun auch die Bildung jener Mesodermzellen in der Nachbarschaft der Polypidanlage am lebhaftesten stattfindet, so sind doch die übrigen Wandpartien hiervon nicht ausgeschlossen. Jeder Teil der Wandung scheint vielmehr zu ihrer Bildung fähig zu sein. Selbst an der untern Cystidwand, die dem Photoxylinhäutchen auflag, hatte ich Gelegenheit, diese Tatsachen feststellen zu können. Es scheinen die hier erzeugten Zellen vornehmlich den mesodermalen Belag an der untern Partie der Polypidanlage zu bilden. Häufig hat es den Anschein, als ob die Zellen der Cystidwand selbst aus ihrem Zellverbände sich loslösten, um sich dann der Oberfläche der Polypidanlage wieder anzulegen, so daß dann auf diese Weise förmliche Lücken in dem ehemals kontinuierlichen Zellenbelage der Cystidwandung geschaffen werden. In Fig. 29 sieht man rechts neben der Polypidanlage in der obern Cystidwand eine solche Lücke, die von 2 eben ausgetretenen Zellen herrührt, die nunmehr im Begriffe sind, sich der Polypidwand anzulegen (*mZ* rechts in der Fig.), aber doch noch durch einen feinen Ausläufer mit dem Wandplasma in Verbindung stehen. Die beiden Zellen würden genau den Raum füllen, der



jetzt durch ihr Austreten geschaffen ist. Ähnlich sieht es links aus, wo die eine Zelle (\*) sich eben anschickt, aus dem Ectoderm auszuscheiden, aber doch noch inniger, als es rechts der Fall war, mit ihm zusammenhängt. An den Ring selbst haben sich schon in gewissem Abstände voneinander mehrere mesodermale Zellen (*mZ*) mit schwächtigem Plasmaleib angelagert, die aber noch so weit voneinander entfernt liegen, daß man von einem kontinuierlichen, mesodermalen Blatte nicht sprechen kann. Dasselbe gilt auch von Fig. 27, während in Fig. 28 die Kontinuität wenigstens auf großen Strecken hergestellt ist, auf denen dann die neugeschaffene Mesodermanlage eine z. T. recht ansehnliche Dicke aufweist.

Ich habe in Fig. 30 den rechten obern Wandabschnitt des Schnittes Fig. 27 bei stärkerer Vergrößerung wiedergegeben, um die Loslösung jener Zellen deutlicher zeigen zu können. Nach außen wird die Wand durch eine schwache Cuticula (*Cu*) abgeschlossen, der innen ein kontinuierlicher Plasmabelag aufliegt, in dem in fast regelmäßigem Abstände eine Reihe von Kernen sich vorfinden. Unter dieser ersten Kernreihe liegen aber hier und da andere Kerne, bald mehr, bald weniger weit von den ersten entfernt. Letztere sind die durch Proliferation nach innen zu neu entstandenen. Das Protoplasma, das diese Kerne umhüllt, ist dort, wo rechts im Präparat der zweite Kern noch direkt unter dem ersten liegt, ganz im innigen Zusammenhang mit dem Wandplasma, während im Gegensatz hierzu links, wo die Kerne sich bereits weiter von ihrer Ursprungsstätte entfernt haben, das zugehörige Plasma nur noch mit feinen Ausläufern mit jenem der obern Wand in Verbindung steht. Man kann sich so leicht vorstellen, wie auch dieser feine Zusammenhang schließlich aufhört und die Zellen frei der Polypidanlage zustreben. Die einzelnen Phasen in der Bildung eines kontinuierlichen Mesodermüberzuges sind außer an den besprochenen Figuren auch aus den Schnitten Fig. 34 u. 35 zu ersehen (*mZ*). In Fig. 34 ist die untere Partie der Polypidanlage noch z. T. von Mesodermzellen entblößt, während in Fig. 35 das innere Blatt überall von einer äußern, mesodermalen Zellenbekleidung umgeben ist. Im untern Drittel dieses Polypidsäckchens, in dessen Innern sich auch schon weitere, später zu erörternde, histologische Differenzierungen vollzogen haben, zeigen einzelne Mesodermzellen bereits merkliche Abflachung.

Links oben in derselben Figur will sich gerade noch eine Zelle aus der Cystidwand ablösen, um die Lücke gegenüber auszufüllen.

Fig. 31 stellt einen Teil der Wandung eines Polypidschnittes

dar. Die zusammenhängende Zellreihe linkerseits ist das erste, spätere innere Blatt (*Ec*) der Polypidanlage, dem sich nun außen neue Zellen, Mesodermzellen, anlegen (*mZ*), deren Plasmaleiber nach allen Richtungen hin feine Ausläufer entsenden, mit denen sie auch in gegenseitige Verbindung treten. Irgendwelche mesenchymatöse Elemente, die dem ehemaligen Mesenchym der Larve zuzurechnen wären, beteiligen sich an der Bildung dieser Mesodermlage in keiner Weise. Ich habe solche Zellen auf diesen Stadien überhaupt nur selten angetroffen, und sie ließen sich dann auch durch die meist deutlich erkennbaren degenerativen Vorgänge an den Kernen leicht von den neu gebildeten Mesodermzellen unterscheiden. An den Kernen der letztern konnte man stets (Fig. 30 u. 31) ein achromatisches Netzwerk mit eingelagerten chromatischen Bestandteilen sowie einem zentralen verhältnismäßig großen Nucleolus erkennen.

Der von mir geschilderte Vorgang der Mesodermbildung findet, wie die Untersuchungen von RÖMER (31) ergeben haben, ihre Wiederholung bei der Knospung unserer Bryozoe. RÖMER hebt in seiner Arbeit mehrmals hervor, daß er sich bei *Acyonidium mytili* auf das deutlichste überzeugen konnte, daß Ectodermzellen an der Bildung des Mesoderms sich beteiligten. Der Austritt jener Zellen aus dem ectodermalen Verbands gestaltet sich dort in derselben Weise, wie ich es oben beschrieben habe. Daneben beteiligen sich dann bei der Knospung noch Mesenchymzellen, die vom Mutterzoöcium herühren und in diesem ähnlich entstanden sein müssen — wie ferner auch aus mehreren Abbildungen (Fig. 32—35) der Arbeit SILBERMANN'S (35) hervorgeht —, wie es nach meinen eignen hier vorgetragenen Untersuchungen für das erste Zoöcium der Fall ist. RÖMER gibt dann weiter an, wie auf spätern Stadien sich diese Mesodermzellen in epithelialer Lage direkt dem Ectoderm anlegen und die junge Polypidknospe bilden helfen. Wir sehen also, wie der von mir beschriebene Vorgang der Mesodermbildung, wie er bei der Bildung des ersten Polypids sich abspielt, auch für die spätere Entwicklung Geltung hat und sich mit geringer Modifikation bei der Bildung jeder einzelnen Knospe wiederholt.

Die ganze Polypidanlage hat schließlich eine vollständige Bekleidung von jenen Mesodermzellen erhalten, die sich im Gegensatz zu den Zellen des innern Blattes nur in streng einschichtiger Lage anordnen und von erstern meist durch einen scharfen Kontur abgegrenzt sind. Anfänglich ähnlich den Zellen des innern Blattes, nur weniger hoch als diese, platten sich später die Mesodermzellen

mehr und mehr ab und stellen schließlich bei dem fertigen Polypid ein äußerst feines Plattenepithel dar (Fig. 51, 52, 54).

Auf allen bis jetzt von mir besprochenen Abbildungen fällt sofort die große Menge von Dotterkugeln auf, die sich in der Polypidanlage vorfinden und z. T. in dem innern, z. T. im äußern Blatte liegen. Ja, auf einigen Schnitten war es sogar möglich, derartige Schollen selbst im Innern des Zellensäckchens noch festzustellen. Es drängt sich dabei sofort die Frage auf: wie gelangen diese Gebilde hierhin und welchem Zwecke dienen sie? Sie läßt sich kurz dahin beantworten, daß die Dotterkugeln der Cystidhöhle seitens der Wandzellen resorbiert, z. T. sogar von ihnen wieder in den von der Polypidwand umschlossenen Raum, der wesentlich dem Lumen des spätern Verdauungstractus entspricht, abgeschieden werden (Fig. 34, 41). Schon in einem frühern Kapitel dieser Arbeit, gelegentlich der Besprechung des Schittes Fig. 9, erwähnte ich, daß an jenen Stellen, wo solche Dotterkugeln sich vorfänden, die Zellabgrenzung nach dieser Seite hin undeutlich und verschwommen erschiene und es aussehe, als ob jene Zerfallsmassen von dem Zellplasma umflossen würden. Bei den meisten von mir untersuchten Schnittserien konnte ich nur immer wieder die Tatsache konstatieren, daß jene Dotterschollen bereits aufgenommen waren; eingehendere Beobachtungen aber über diesen Punkt waren mir erst möglich, als ich Serien fand, bei denen jene Schollen auch in unmittelbarer Nähe der jungen Anlage sich vorfanden. An solchen, denen auch die Schnitte Fig. 31 u. 32 entnommen sind, konnte ich feststellen, daß dort, wo solche Dotterkugeln in der Nachbarschaft der Polypidanlage liegen, diese stets das Bestreben hat, sie aufzunehmen. Hierzu werden von den Wandungen amöboide Fortsätze ausgestreckt, um sie zu erreichen, und schließlich werden die Schollen ganz vom Plasma der betreffenden Zellen umflossen. Ähnliche Vorgänge sind an Entwicklungsstadien der verschiedensten Tiere wiederholt geschildert worden, besonders eingehend durch H. REICHENBACH (29) von den Entodermzellen der Urdarmwand bei *Astacus fluviatilis*. In fig. 41 jener Arbeit handelt es sich ebenfalls um die Aufnahme von Dotterelementen, die durch pseudopodienartige Fortsätze seitens dieser Entodermzellen umspinnen und so aufgenommen werden.

Während nun zur Zeit, wo die Polypidanlage noch lediglich aus dem ectodermalen Säckchen besteht, die Ectodermzellen allein an

dem Vorgange der Dotteraufnahme beteiligt sind (Fig. 31), übernehmen nach erfolgter Umkleidung der Anlage mit Mesoderm die Mesodermzellen die Aufnahme und Resorption des Dotters, wie man an den verschiedensten Stellen der Fig. 32 beobachten kann. Wenn wir nun auf wenig ältern Stadien (Fig. 34 u. 41) Dottermassen sogar im Innern des Säckchens antreffen, so erhellt daraus, daß die Wandzellen der Polypidanlage die aufgenommene Dottermenge nur in dem Grade bei sich behalten, als sie imstande sind, sie zu assimilieren, den Überschuß aber an das Polypidlumen abgegeben haben. Wenn wir in Fig. 32 gewisse Dotterkugeln des ectodermalen Polypidblattes bereits recht nahe dem innern Lumen gerückt sehen, so handelt es sich hier offenbar um solche abzustoßende Dotterkörner.

Auf Grund der angezogenen Figuren komme ich zu der Überzeugung, daß ein ansehnlicher Teil des Dotters förmlich durch die Polypidwand hindurch in das Lumen filtriert wird.

Am Schlusse dieses Abschnitts noch einige Worte über die äußern Gestaltverhältnisse und die Lagebeziehung der Polypidanlage zur Cystidwand. Nachdem das primäre Säckchen sich vom äußern Blatte abgeschnürt hat, bleibt es von der äußern Cystidwand stets durch einen deutlichen Spalt abgegrenzt (Fig. 9). Dieselbe scharfe Grenze bleibt auch zur Zeit der Bildung des sekundären Säckchens erhalten (Fig. 22—24). Ausnahmsweise fand ich auf den Querschnitten Fig. 32 u. 34 in der Mitte der dorsalen Polypidwand eine Verbindung zwischen der Polypidanlage und der obern Cystidwandung; offenbar handelt es sich hier aber nur um eine vorübergehende oder verhältnismäßig lange erhalten gebliebene ursprüngliche Verbindung, die dann auch noch eine Unterbrechung erfahren muß, denn später findet man nichts mehr von ihr, wie Fig. 35 beweist.

Nach der Ausbildung des sekundären Säckchens und der Vereinigung seines Lumens mit dem des primären bilden beide Abschnitte zusammen die definitive, einheitliche Polypidanlage, die im Totalbilde von oben gesehen ein langes, schmales, seitlich komprimiertes Säckchen darstellt (Fig. 33) und aus einer innern ectodermalen und einer äußern mesodermalen Zellschicht besteht.

Kaum hat die Polypidanlage den eben geschilderten Charakter angenommen, so setzten auch sogleich die weitem Entwicklungs-

vorgänge ein, die zur Bildung des Darmes, der Tentakel, Tentakelscheide, Muskulatur und der Anlage des Gehirnganglions führen. Die Untersuchungen früherer Forscher beziehen sich teilweise auf primäre Polypide, zum Teil auf die Entwicklung von Knospen. Die Ausbildung ist in beiden Fällen, wie KORSCHOLT u. HEIDER (15) und auch CALVET (5) mehrmals hervorheben, dieselbe.

Was zunächst die Bildung des Darmes anbetrifft, so bestehen bei den ectoprocten Bryozoen zwei Ansichten, die allerdings nach KORSCHOLT u. HEIDER nicht in fundamentalen Gegensatz zueinander zu bringen sind. Die erste bezieht sich zunächst auf die Phylactolaemata und wird von KRAEPELIN (17), DAVENPORT (10) und BRAEM (6) vertreten. BRAEM und DAVENPORT fanden dann weiter ähnliche Verhältnisse bei *Paludicella*, und DAVENPORT glaubt außer bei dieser Bryozoe noch denselben Prozeß, vielleicht mit geringer Abweichung, bei andern marinen, gymmolämen Ectoprocten festgestellt zu haben. Auch H. PROUHO (28) scheint für *Flustrella hispida* jener Ansicht zuzuneigen. BRAEM, p. 126, selbst äußert sich über die Bildung des Darmkanals bei *Paludicella* folgendermaßen: „Die der Resorption dienenden Darmabschnitte werden gemeinsam angelegt, indem auf jeder Seite der Knospe eine Längsfalte die Wandungen nach innen und gegeneinander zu einbiegt, worauf die benachbarten Teile des innern Blattes verschmelzen, und so durch eine Art Abschnürung das primäre Knospenlumen in den vordern Atrialraum und die hintere Darmhöhle getrennt wird.“

Zu anderer Ansicht ist H. NITSCHKE 1871 bei seiner Untersuchung an den Knospen von *Flustra membranacea* und weiter 1875 bei der Knospung der phylactolämen Süßwasserbryozoen gelangt. Nach ihm entsteht der Darmkanal dadurch, daß der untere Abschnitt der Polypidanlage durch eine jederseits auftretende Furche, die sich dann beide in der Mitte des Lumens vereinen, von dem obern abgesetzt wird und nur an zwei Stellen, dem spätern Mund und After, mit diesem in Verbindung bleibt. So wird hier der Darmkanal gleich in seiner ganzen Ausdehnung gebildet. Wenige Jahre später, 1877, gelangte BARROIS (1) für *Alcyonidium mytili* zu einem Resultat, bei dem sich eine große Ähnlichkeit mit dem von H. NITSCHKE (22) aufgestellten Entwicklungstypus ergibt. Trotzdem sind auch in diesem Teile seiner Arbeit wieder viele Irrtümer enthalten, die auf falsche Deutung der einzelnen Vorgänge zurückzuführen sind und die es wünschenswert erscheinen ließen, diesen Abschnitt der Entwicklung nochmals einer Untersuchung zu unterziehen.

Gegen jene von NITSCHKE und BARROIS vertretene Ansicht wendet sich nun BRAEM p. 127: „VON NITSCHKE'S Beschreibung der Darmbildung bei *Flustra* und von derjenigen BARROIS' bei *Alcyonidium* unterscheiden sich meine Beobachtungen dadurch, daß ich den durch die Abschnürung entstandenen Sack am oralen Ende geschlossen glaube, während nach den genannten Autoren hier eine Kommunikation mit dem Atrium als Mund persistieren soll, ferner dadurch, daß ich diese als Mund gedentete Stelle auch späterhin nicht als solchen sondern als Übergangsstelle zwischen dem Cardialteil des Magens und dem Ösophagus in Anspruch nehme.“

BARROIS (3) selbst ist aber schon einige Jahre vor dieser Arbeit BRAEM'S 1886 für die Entwicklung von *Lepralia unicornis* zu einer Meinung gekommen, die eigentlich, von histologischen Verschiedenheiten abgesehen, dasselbe ausspricht, was hier BRAEM und später DAVENPORT behauptet, nämlich, daß der zuerst angelegte Darm nur durch den Anus mit dem übrigen Abschnitt kommuniziert, die Verbindung aber zwischen Pharynx und Ösophagus erst später hergestellt wird.

Bei den einzelnen Autoren besteht öfters eine Verschiedenheit in der Bezeichnung der einzelnen Darmteile, so daß derselbe Abschnitt von dem einen „ösophagealer“, von dem andern „cardialer Teil des Magens“ genannt wird. Ähnlich verhält es sich mit Pharynx und Mundöffnung. Ich schließe mich in meinen Bezeichnungen den bereits von S. SILBERMANN (35) bei der entwickelten Bryozoe hierfür angewendeten Namen an.

Nach CALVET (1900) liegen die Verhältnisse bei *Bugula* — und er glaubt auch bei den andern ctenostomen und cyclostomen Bryozoen — so, daß durch eine laterale Einfaltung die erste Anlage in zwei Teile zerlegt wird. Die so entstandenen Abschnitte stehen aber an einem Punkte miteinander in Verbindung, der später zum Anus wird. Aus der einen Portion, die CALVET als „partie dorsale“ bezeichnet, soll nun Magen und Rectum hervorgehen, während aus der andern „la partie frontale“ zunächst die Tentakelscheide entsteht und aus dem darunter gelegenen Teile „cavité pharingo-oesophagienne“ Pharynx und Ösophagus sich bildet. Letzterer tritt dann mit dem Cardialteil, der inzwischen vom Magen aus gebildet wurde, in Kommunikation.

Die von H. NITSCHKE (22) aufgestellte Ansicht wurde später auch noch durch andere Forscher bestätigt, so durch EHLERS (1876) bei der Untersuchung von *Hypophorella expansa* und durch SEELIGER (32) von *Bugula*-Knospen.

Meine eignen Beobachtungen beziehen sich entsprechend dem Rahmen meiner Arbeit zunächst auf die Darmbildung bei primären Polypiden, daneben habe ich jedoch auch, da mir gerade entsprechendes Material zur Verfügung stand, die Darmbildung an Knospen untersucht, an denen der Prozeß sich in gleicher Weise abspielt.

Das erste, was bei Betrachtung der Totalpräparate von primären Polypiden auffällt, ist eine sich schon jetzt anbahnende Erweiterung der Anlage in ihrem obern Abschnitt, wie es auch aus dem Querschnitt Fig. 34 sich ergibt. Während das Lumen des Säckchens aber bisher in seiner ganzen Ausdehnung ein einheitliches war, findet nun eine Änderung dieses Verhaltens dadurch statt, daß das innere Blatt jederseits in der Längsrichtung nach innen zu faltenartig vorspringt und schließlich die beiden gegenüberstehenden Falten sich berühren und in der Mittellinie vereinigen, ein Vorgang, den histologisch bereits NITSCHKE (22, 23), KRAEPELIN (17) und andere Autoren beschrieben haben. Durch denselben wird am Grunde des Polypidsäckchens ein Stück abgefaltet, das die erste Anlage des künftigen Darmrohres darstellt. In der Serie, welcher die Abbildung Fig. 35 entnommen wurde, war die Vereinigung dieser beiden Ränder auf 3 Schnitten zu sehen, auf einem vierten war sie noch nicht beendet. Es ergab sich ferner aus dieser Serie, daß die junge Darmanlage an der einen Seite blind endete, an der andern, nämlich da, wo die Abfaltung noch weiter nach aufwärts fortschreitet, mit dem übrigen Lumen des Polypids in Verbindung bleibt. Betrachten wir Fig. 35 selbst, so sieht man, daß infolge des Zusammentreffens der Falten die Darmanlage sich als ein selbständiges Lumen (*i*) repräsentiert, und ferner, daß an dem Zustandekommen der Abfaltung nur das ectodermale (innere) Blatt partizipiert, während das äußere mesodermale an diesem ganzen Vorgange in keiner Weise beteiligt ist. Ähnlich wie in dieser Figur liegen die Verhältnisse in der nächstfolgenden Abbildung (Fig. 36). Die beiden Falten haben sich vereinigt, eine feine, dunkle, senkrechte Linie zeigt noch die Verwachungsstelle an. Mit der vorigen Figur verglichen, treten aber hier die äußern Formen schon viel bestimmter hervor, ebenso sind alle Abschnitte in ihrer Ausbildung fortgeschritten. Das Mesoderm zieht genau wie vorher glatt über beiderlei Anlagen hinweg. Weitere Veränderungen haben sich aber inzwischen an jenem Teile vollzogen, der über der Darmanlage gelegen ist und den ich als „atrio-ösophagealen“ bezeichne. Er erscheint nach oben hin becherrörmig erweitert und läßt rechts und links kleine vorspringende Höcker

erkennen, die Anlage der Tentakel (*tk*), welche dem innern Blatte entstammen, also ectodermaler Natur sind. Das zwischen ihnen und der obern Wand des Cystids gelegene Stück der Polypidanlage stellt die Anlage der Tentakelscheide (*tksch*) dar. An dem vorliegenden Schnitte fehlt oberhalb der Tentakelanlage der mesodermale Überzug, es wäre aber verfehlt, wie von SEELIGER (32) geschehen, hieraus den Schluß zu ziehen, daß an der Bildung der Tentakelscheide nur das Ectoderm beteiligt sei, denn wie die Figg. 37—43 zeigen, schiebt sich das Mesoderm später weiter nach oben, um dann die vorher mesodermlose Wandpartie ebenso mit einem feinen Mesodermüberzuge zu versehen. Es sind demnach an der Bildung der Tentakelscheide beide Blätter in gleicher Weise beteiligt, wie es übrigens auch von PROUHO (28), DAVENPORT (10), CALVET (5) und zuletzt auch von SILBERMANN (35), einem Schüler SEELIGER'S, geschildert wurde.

Durch das Auftreten der Tentakelhöcker wird der nun über der Darmanlage befindliche Abschnitt der Polypidanlage wieder in zwei Teile getrennt, deren einer den Raum der eben erwähnten Tentakelscheide oder das Atrium (*At*) bildet und dessen unterer jene Partie des spätern Darmes ist, die ich als ösophageale bezeichne (Fig. 36 *oe*).

Die Abbildungen 37—43 sind Schnitte, die ein und derselben Serie entnommen sind. Die Entwicklung aller Teile ist hier bereits weiter gediehen als in den den Figg. 35 u. 36 zugrunde liegenden Präparaten. In Fig. 39, dem 10. Schnitt dieser Serie, beginnt der Darm soeben aufzutreten und ist sein Lumen infolgedessen nur wenig angeschnitten. Darm und ösophagealer Abschnitt grenzen mit ihren Wandungen unmittelbar aneinander, ohne daß sich hier das Mesoderm dazwischen schiebt; letzteres beteiligt sich an der Abfaltung des Darmes hier an seinem Anfange nicht nur jetzt nicht, sondern überhaupt nicht. Die beiden noch weiter nach vorn liegenden Schnitte Fig. 37 u. 38 zeigen von dem Darmlumen und der Darmbildung noch nichts, nur in Fig. 38 erkennt man am untern Ende des ösophagealen Abschnittes eine Verdickung seiner Wandung, die der Stelle entspricht, auf der im nächsten Schnitt (Fig. 39) das Darmlumen auftritt. Eine Verbindung der Ösophagusanlage in Fig. 38 (*oe*) und dem mit (*i*) bezeichneten Lumen in Fig. 39, oder etwa zwischen den beiden Teilen *oe* und *i* in Fig. 39 selbst, besteht vorläufig noch nicht. Erst später tritt an dieser Stelle nach Ausbildung des Darmes eine Perforation auf, um die Verbindung zwischen dem Ösophagus und dem cardialen Teile des Darmes her-



zustellen. Die noch vor Fig. 37 liegenden Schnitte dieser Serie gleichen, abgesehen von der allmählich nach dem oralen Ende zunehmenden Verkürzung, völlig dieser letzten Abbildung. Der Schnitt trifft hier einzig den spätern ösophagealen Darmteil und den Raum der Tentakelscheide. Gleichzeitig aber ließ sich feststellen, daß die Tentakelscheide selbst nach dem oralen Ende hin kürzer wurde, während sie an der analen Seite bedeutend länger erschien, was auch ein Vergleich zwischen Fig. 37 u. 43 auf diesen Punkt hin sofort ergibt. Fig. 40 ist der in der Serie auf Fig. 39 folgende Schnitt. Das Darmrohr markiert sich hier schon schärfer, und linkerseits ist auch bereits die zur Darmabschnürung führende Längsfalte getroffen, an deren Bildung, wie man hier deutlich wahrnimmt, auch das Mesoderm sich beteiligt. An Fig. 41, einem der nächst hintern Schnitte, treffen wir dann Darmanlagen und Ösophagus bereits vollständig voneinander abgefaltet, und es hat daher sowohl der Darm als auch der darüber gelegene Teil seine eigne mesenchymatöse Bekleidung erhalten.

Fig. 44 (Taf. 4) stellt das Totalbild eines Cystids auf einem ähnlichen Stadium der Darmbildung in der Ansicht von oben dar, das sich von dem der eben geschilderten Serie nur durch die inzwischen erfolgte Drehung der Polypidanlage um  $90^\circ$  unterscheidet. Der in den Figg. 39—42 senkrecht unter dem ösophagealem Abschnitt gelegene Darmteil (*i*) ist in unserer Figur infolgedessen in Seitenlage gerückt (*i* in Fig. 44). Die Darmanlage ist hier von dem übrigen Abschnitte durch eine so scharfe und tiefe Furche getrennt, wie sie nur unter Mitbeteiligung des Mesoderms zustande kommen kann.

Da die im Vorstehenden beschriebene, zur Anlage des Darmes führende Faltenbildung am Vorderende beginnend nach hinten und oben fortschreitet, muß an letzterer Stelle eine sich immer mehr verengernde Kommunikation zwischen atrioösophagealen Abschnitt und Darm vorhanden sein, die später zum After wird und dann durch das Auftreten der letzten Tentakel (analen Tentakel) von der Einmündung in den bisher gemeinsamen Raum ausgeschlossen wird.

In Fig. 45 (Taf. 4) hat die Polypidanlage eine leichte Drehung ausgeführt, und man kann so in sie gerade hineinsehen. Der mit *oe* bezeichnete Innenraum ist der spätere ösophageale Darmteil, dem nach unten zu der übrige, vorn mit feinem Porus, dem Anus (*an*), ausmündende Darmkanal (*i*) anliegt. Der After, in der Medianebene gelegen, mündet hier aber nicht mehr ganz in den von den Tentakeln

noch mit umschlossenen Raum, sondern man sieht vor dem After — in meiner Abbildung nur an der einen Seite sichtbar — einen Tentakelhöcker liegen (*tk*), durch den diese Mündung des Afters von dem Innenraum ausgeschlossen und in den nur von der Tentakelscheide allein umgebenen Raum verlegt wird. Noch schöner läßt sich die Ausschließung des Afters an der zuletzt besprochenen Querschnittserie verfolgen, wenn wir speziell Fig. 42 u. 43 (Taf. 3) ins Auge fassen, von denen die erstere unmittelbar vor dem After liegt, letztere dagegen durch die Afteröffnung selbst geht. In Fig. 42 erkennt man über dem geschlossenen Darms an der Stelle, an welcher auf dem nächsten Schnitte (Fig. 43) die Afteröffnung gelegen ist, rechts und links von dieser 2 Analtentakel, die dem After den Zugang zum atriösophagealen Raum nunmehr verlegen und ihn zwingen, einzig und allein in die Tentakelscheide einzumünden, wie das Fig. 43 zeigt. Bei dieser Einmündung gehen Ectoderm und Mesoderm des Darmes völlig in die entsprechenden Epithelien der Tentakelscheide über. SCHULZ (34) scheint diese histologischen Eigentümlichkeiten hier nicht richtig beobachtet zu haben, da nach ihm das mesodermale Epithel, das den Darm überzieht, an der Übergangsstelle zur Tentakelscheide aufhören soll. Damit steht in Verbindung, daß nach SCHULZ die Tentakelscheide selbst nur aus einem einschichtige Epithel besteht, das ectodermaler Natur ist.

Mit der weiter wachsenden Tentakelscheide rückt der Darm an den sich inzwischen ebenfalls bedeutend verlängerten Tentakeln vorbei, mehr und mehr nach aufwärts, so daß sein Endstück mit dem After häufig noch über sie zu liegen kommt. Aus den noch folgenden Totalpräparaten und den beiden Schnitten Fig. 51 u. 52 (Taf. 4) sind die verschiedenen Phasen dieses Auswachsens ohne weiteres ersichtlich. Gleichzeitig hiermit, und vielleicht gerade hierdurch bedingt, hat sich die vollkommene Lostrennung des Darmrohres vom ösophagealen Abschnitte vollzogen. Während man beispielsweise in Fig. 41 Darmrohr und ösophagealen Teil wohl gesondert, aber einander doch eng anliegend findet, sieht man in Fig. 51 u. 52 zwischen diesen beiden Abschnitten einen deutlichen Spalt, der durch Auseinanderweichen der beiden Mesenchymblätter entstanden ist und dessen Lumen eine Fortsetzung der allgemeinen Leibeshöhle darstellt. Alle Teile haben nun ihren eignen mesenchymatösen Überzug erhalten, der zunächst das äußere Blatt der Tentakelscheide bildet, dann an deren Basis auf den Ösophagus übergeht, von hier

nun den ganzen Darm überzieht, um schließlich am After wieder an die Tentakelscheide anzuschließen.

Bisher stellte der Darm ein einfaches schlauchförmiges Gebilde dar (*i*, Fig. 44 u. 51), das nun durch weitere Vorgänge den Charakter des definitiven Darmkanals annimmt. So hat sich in Fig. 52 (*bl*) am mittlern nach links gerichteten Teile der Darmanlage eine kleine Aussackung gebildet, welche die Anlage des spätern Magenblindsackes ist. Letztere nimmt an Umfang immer mehr zu (*bl*, Fig. 55 u. 56) und liegt im ausgebildeten Zustande zu dem späteren cardialen Teile des Darmes in einem Winkel von  $30^{\circ}$  (Fig. 57 *bl*). Die Größe dieses Winkels ist jedoch, wie SILBERMANN (35) hervorhebt und auch ein Vergleich von Fig. 57 u. 58 (Taf. 5) dartut, keineswegs konstant. Ebenso ist die Größe des Blindsackes selbst Schwankungen unterworfen, wie die beiden angeführten Abbildungen beweisen. Gleichzeitig mit den allgemeinen Wachstumsvorgängen geht auch eine bedeutende Verlängerung der zwischen Ösophagus und Blindsack gelegenen Darmpartie vor sich, die damit zur Cardia wird (Fig. 56, 57 u. 58 *ca*). Das letzte Ende des Darmes setzt sich schließlich durch eine Einschnürung von dem vorhergehenden Teile ab und bildet das Rectum (Fig. 56 u. 57 *rect*), während das kurze Stück, das sich zwischen Rectum und Blindsack einschiebt, als Pylorus bezeichnet wird. Alle Teile des Digestionstractus sind somit angelegt, und es braucht jetzt nur noch die Verbindung zwischen Ösophagus und der Cardia hergestellt zu werden. Diese Kommunikation ist auf Fig. 51 u. 52 noch nicht vollzogen, doch deuten die histologischen Verhältnisse in Fig. 52, wo nur noch eine kernlose Plasmabrücke die beiden Abschnitte voneinander trennt, darauf hin, daß dieser letzte Vorgang kurz bevorsteht.

Dieser Durchbruch des Darmes in den ösophagealen Abschnitt ist übrigens zeitlichen Schwankungen unterworfen. Auf die Ausgestaltung der histologischen Verhältnisse des Darmtractus gehe ich nicht ein, da hierüber die ausführliche Arbeit SILBERMANN's (35) vorliegt.

---

Wenn nun auch im allgemeinen für marine Bryozoen bereits festgestellt ist, daß bei ihnen die Ausbildung der Organe innerhalb der Knospe in gleicher Weise verläuft wie im primären Polypid, so hielt ich es dennoch nicht für überflüssig, bei *Alcyonidium*, für welchen dieser Beweis speziell noch nicht erbracht ist, mich wenig-

stens hinsichtlich der Darmbildung von der Richtigkeit obiger Ansicht zu überzeugen. In der Tat konnte ich an zahlreichen Schnittserien feststellen, daß alle einzelnen Phasen der Darmbildung, wie wir sie im Vorstehenden vom Primärpolypid kennen gelernt haben, sich auch bei der Knospe in völlig übereinstimmender Weise wiederholen. Besondere Aufmerksamkeit widmete ich hierbei der Frage, ob bei der Knospe die Verbindung zwischen Ösophagus und Darmanlage, ebenso wie ich es für das Primärpolypid von *Alcyonidium* und andere Forscher für andere Bryozoen festgestellt haben, eine sekundäre, durch Durchbruch beider Darmlumina erfolgte ist oder ob diese Verbindung bei der Knospe eine primäre, von Anfang an bestehende im Sinne von NITSCHKE, EHLERS und SEELIGER ist. Ich habe zu dem Zwecke Frontal- und Horizontalschnitte angefertigt und von letztern eine Reihe in Fig. 46—50 wiedergegeben, die ein und derselben Serie entstammen. Die Knospe erscheint ähnlich wie die einheitliche Anlage für das primäre Polypid seitlich etwas zusammengedrückt, ihr Lumen daher spaltförmig. In Fig. 48 trifft der Schnitt die tiefste Stelle des atrioösophagealen Abschnittes (*oe*); zwischen diesem und dem Lumen des Darmes (*i*), das in Fig. 46 in seiner ganzen untern Ausdehnung getroffen ist, schiebt sich die Zellenplatte (*zp*) der Fig. 47 trennend ein. Es entspricht diese Zellenplatte jener Brücke, der ich bei Besprechung der Figg. 39, 51 u. 52 Erwähnung getan hatte; durch sie wird auch hier die Verbindung zwischen dem spätern Ösophagus und dem übrigen Darne vorläufig verhindert.

Aus diesem Befunde ergibt sich ohne weiteres, daß die Verbindung zwischen Ösophagus und dem Darne keine primäre im Sinne der letzterwähnten Autoren sein kann, sondern daß diese Verbindung genau so wie im Primärpolypid so auch in der Knospe erst infolge sekundären Durchbruchs zustande kommt.

---

Schon in Fig. 36 (*tk*) machen sich die Tentakel als kleine Höcker bemerkbar, die dem innern Blatte entstammen und durch deren Auftreten der Hohlraum der Anlage in den spätern ösophagealen Darmabschnitt (*oe*) und den der Tentakelscheide gehörigen Raum, das Atrium, geteilt wird. Diese Höcker nehmen allmählich, wie uns die folgenden Abbildungen (Fig. 44, 55, 57) zeigen, an Größe mehr und mehr zu und bilden schließlich die eigentliche Tentakelkrone. Was die Zahl der Tentakel, die so entstehen, anbetrifft, so

gehen über die einzelnen Bryozoen die Ansichten auseinander. EHLERS (11) hebt bei *Hypophorella*, in Übereinstimmung mit CLAPARÈDE, hervor, daß die Tentakel nicht alle zur selben Zeit, sondern nacheinander entstehen, während im Gegensatz hierzu NITSCHKE (22) und SEELIGER (32) betonen, daß sämtliche Tentakel gleichzeitig angelegt werden. BARROIS (1) hat wie immer, wo es sich um die äußern morphologischen Verhältnisse handelte, scharf beobachtet und für *Alcyonidium* konstatiert, daß die Zahl der Tentakel in fast regelmäßiger Folge von 8 auf 10, 14 und 18 steigt. Diese Beobachtungen werden auch durch die von ihm gegebenen Abbildungen belegt. Auf Grund meiner eignen ebenfalls an Totalpräparaten angestellten Untersuchungen kann ich die Angaben von BARROIS hinsichtlich der sukzessiven Steigerung der Tentakelzahl bestätigen, wengleich ich die von diesem Forscher angegebene Höchstzahl der Tentakel nie angetroffen habe. In Fig. 45, wo die Tentakelanlagen eben als Prominenzen zu sehen sind, kann man leicht auf der einen Hälfte 6 zählen, ebensoviel entfallen dann auf die andere Seite, so daß die Gesamtzahl sich auf 12 beläuft. Die gleiche Zahl ist auf den Totalbildern 56 u. 57 zu erkennen, während ich bei andern Individuen schon 14 Tentakel gefunden habe (Fig. 44, 55 u. 58). Das aber war die höchste Tentakelzahl, die ich bei dem Primärpolypid von *Alcyonidium* überhaupt gesehen habe. SILBERMANN gibt bei dem voll entwickelten Polypid die Zahl der Tentakel mit 16 an, doch scheinen ihm auch Formen mit weniger vorgelegen zu haben, da sein Totalpräparat (Fig. 1) ebenfalls nur 14 Tentakel besitzt. Ferner sollen nach ihm bei jenen auf *Mytilus* sitzende Kolonien die Polypide in der Regel 14—15 Tentakel aufweisen, im Gegensatz zu den auf Laminarien vorkommenden. Überdies fand SILBERMANN, (35) neben Polypiden mit 16 auch gelegentlich solche mit 18, ja sogar mit 20 Tentakeln. Jedenfalls ist hiernach auch bei *Alcyonidium* die Tentakelzahl ebensowenig eine konstante, wie das für andere Bryozoen bereits von CLAPARÈDE (8) und CALVET (5) betont worden ist. Während EHLERS (11) betreffs des Auftretens der Tentakel angibt, ein Stadium gesehen zu haben, in welchem auf jeder Hälfte der Tentakelscheibe nur erst ein warzenförmiger Tentakel gebildet war, konnte ich feststellen, daß gleich zuerst mehrere Tentakel auftreten, die reihenförmig zu beiden Seiten des Polypidlumens angeordnet sind und alle denselben Entwicklungsgrad zeigen. Ihre Zahl vervollständigt sich aber sehr rasch durch das Auftreten neuer Tentakel derart, daß nunmehr ihre Anordnungsweise die bekannte hufeisen-

förmige wird. Zuletzt entstehen, wie auch EHLERS glaubt, die vor dem After gelegenen analen Tentakel, durch welche das Hufeisen zu einem ringförmigen Tentakelkranz geschlossen wird. Letzteres findet meist erst zu einer Zeit statt, wo die ganze Polypidanlage die bei Bryozoen bekannte Drehung um  $90^\circ$  ausführt.

Ich fand so bei einer primären Anlage meiner Züchtung jederseits 4 Tentakelchen, während 2 weitere am oralen Ende die beiden Reihen hufeisenförmig verband. An der gegenüberliegenden analen Seite dagegen zeigte sich noch ein freies Feld, das mindestens dem Ansatz von 2 neuen Tentakeln Raum bieten konnte. Die Umdrehung war hier noch nicht vollführt.

An einem andern, aber diesem letzten in vielen Punkten sonst ähnlichen Präparat, wo diese Drehung vollzogen war, konnte ich dagegen 14 Tentakel zählen, die eine ringförmige Anordnung besaßen. Außerhalb dieses Kranzes mündete der After in die Tentakelscheide.

Aus seinen Zeichnungen zu schließen, muß BARROIS (1) bei *Alcyonidium mytili* bezüglich der Lage der Tentakel bereits eine gleiche Beobachtung gemacht haben, und PROUHO (28) äußert sich in ähnlicher Weise über die Tentakelanlage bei *Flostrella hispida*.

Nachdem einmal die kleinen ectodermalen Tentakelhöcker aufgetreten sind (Fig. 36), stülpt sich nun bald von dem äußern Blatte her ein Zellenstrang in sie ein, dessen Elemente später auseinanderweichen, um den Tentakelkanal zu bilden (Fig. 51, 54 *tkk*), während jene Zellen selbst die mesodermale Auskleidung dieses Kanals vorstellen. Gleichzeitig sieht man, wie an der Basis des Tentakelkranzes das innere Blatt eine ringförmig nach innen zu vorspringende Falte bildet (Fig. 51), der die davor gelegenen Tentakel aufsitzen, wobei das Ectoderm dieser Falte in das innere Epithel der Tentakel übergeht. Die so jetzt am Eingange des Ösophagus geschaffene Verengung stellt die Mundöffnung dar (Fig. 51 *mö*).

An der Basis der Tentakel bildet sich durch einen ähnlichen Vorgang, wie er zur Bildung des Tentakelkanals führte, nämlich durch Auseinanderweichen der hier gelegenen Mesenchymzellen, der Ringkanal aus (Fig. 51 *rgk*).

An einigen gut gelungenen Schnitten konnte ich endlich noch die Anlage des Gehirnganglions verfolgen. Dasselbe entsteht als ectodermale Einstülpung an der Basis der Tentakel auf der dem After zugewendeten Seite (Fig. 51 u. 52 *G*). Diese Einstülpung wird nun immer tiefer (Fig. 54) und schnürt sich schließlich später ganz

vom obern Ectoderm ab. SILBERMANN schildert das Ganglion bei der erwachsenen Bryozoe als von rundlicher oder ovaler Gestalt, von einer Mesenchymhülle umgeben und bestehend aus einer innern Punktsubstanz und einer äußern Rindenschicht. Von diesen Verhältnissen ist auf einem Schnitt, der quer die Ganglionanlage getroffen hat wie Fig. 53 *G*, noch nichts zu bemerken. Das größere Lumen hier, umgeben von einer ectodermalen Zellschicht, stellt den Eingang zum Ösophagus dar (*oe*), während daneben die Ganglionanlage (*G*) liegt. Das untere nicht voll ausgeführte Lumen ist der Enddarm (*i*). Die Gehirnanlage ist hier entsprechend ihrer Entstehung noch nicht solide, sondern stellt zu dieser Zeit ein abgeschlossenes Säckchen mit sehr engem Lumen dar. Nach außen ist die Anlage des Gehirnganglions durch einen mesodermalen Zellenbelag (*mz*) abgeschlossen. Die Entwicklung des Polypids ist hiermit beendet. Während der letzten Phasen der innern Ausbildung hat sich die auch bei andern Bryozoen konstatierte Umdrehung um 90° vollzogen, so daß nun die Längsachse der Tentakel in der Längsachse des Zoöciums liegt (Fig. 51, 52 u. 54). Eine weitere Änderung in der äußern Form ist ferner noch dadurch eingetreten, daß allmählich mit dem Auftreten der Tentakel die ganze obere Partie der Anlage ihre frühere seitlich zusammengedrückte Gestalt verloren hat und sich mehr und mehr becherförmig ausweitet, ein Verhalten, das die Schnitte Fig. 34 u. 36 schon andeutungsweise zeigen, das aber in viel prägnanterer Form nach erfolgter Drehung an den Totalpräparaten Fig. 44 u. 55—58 zum Ausdruck kommt. Sehr schön läßt sich diese Formveränderung auch in Fig. 45 erkennen, wo diese Drehung eben beginnt, das ehemals spaltförmige Polypidlumen sich erweitert und so die ganze Anlage von oben her betrachtet aus der ehemals langgestreckten Form nunmehr in die rundliche übergeht. Inzwischen haben sich auch noch gewisse Vorgänge an der Oberwand des Zoöciums angebahnt, die schließlich zum Durchbruch dieser Wandung führen. Die Art und Weise, wie letzteres geschieht, schildert NITSCHKE (22) bei *Flustra* resp. *Alcyonidium hispidum*, PROUHO (27, 28) bei *Flustrella* und *Pherusa* und CALVET (5) in seinen vergleichenden Studien der marinen ectoprocten Bryozoen.

Ich bin bei meinen hierüber gemachten Untersuchungen, die sich allerdings infolge Materialmangels nur auf wenige Exemplare beschränken mußten, zu folgender Auffassung gekommen: Die Tentakelscheide bildet zu dieser Zeit, also nach erfolgter Drehung, einen weiten Sack vor den Tentakelspitzen (Fig. 51, 52 u. 54); die

Leibeswand besteht aus einer derbern Cuticula und einem darunter gelegenen flachen Plasmabelag, in dem zerstreut die Kerne liegen. Dieses Epithel an der obern Cystidwand dicht vor der Tentakelscheide beginnt unter lebhafter Kernvermehrung zu wuchern, so daß hier ein Zellenhaufen entsteht (Fig. 52, 57 *z*), der sich mit der Tentakelscheide verbindet. Nach CALVET (5), der diesen Zellenhaufen nicht aus dem Ectoderm, sondern aus Mesenchym hervorgehen läßt, soll in dem zunächst massiven Haufen ein Lumen entstehen und dann erst die Verbindung mit der Leibeswand eintreten. Nach meinen Beobachtungen besteht diese Verbindung infolge ectodermalen Ursprungs der Wucherung von Anfang an, und es braucht in letzterer nur ein Lumen aufzutreten, das nach außen und nach der Tentakelscheide hin durchbricht, damit das junge Polypid imstande ist, sich nach außen hervorzustülpen.

Zum Schluß möchte ich noch einige Beobachtungen über Abnormitäten in der Knospenbildung sowie über Verschmelzungen von Cystiden anfügen.

Wie gewöhnlich bei der Knospung der Gymnolämen findet auch bei *Alcyonidium* die Knospung nach dem Typus „mit voraus-eilendem Cystid“ statt, d. h. erst wenn letzteres eine gewisse Größe erlangt hat, entsteht in ihm die junge Knospe. Das Cystid der Knospe ist von dem primären durch seine eigne Zellschicht (Fig. 57, 58 *Ec*) scharf abgesetzt. Während nun bei *Alcyonidium* diese neue Knospe normalerweise auf der Analseite des Mutter-individuums entsteht, im Gegensatz zu dem Verhalten bei den Phylactolämen, wo nach BRAEM (6, 7) die jungen Individuen an der Oralseite der ältern Knospen, zeigt Fig. 57 diese erste Knospe (*pk*) wie bei Phylactolämen auf der Oralseite liegend. Die junge Knospe selbst macht sich vorerst auf der Oberseite des Tochterzöciums als ein kleiner Zellenhaufen bemerkbar (*pk*).

Ich sprach eingangs von den Zufällen, die dadurch entstehen können, daß mehrere Larven durch klebrige Stoffe in einer gewissen, wenn auch losen Verbindung miteinander gehalten würden und demgemäß gezwungen wären, sich ganz nahe nebeneinander festzusetzen. Die folgende Abbildung (Fig. 59, Taf. 4) zeigt eine hieraus resultierende Doppelbildung. Äußerlich ist an dem Cystid selbst nichts Auffälliges zu bemerken. Im Innern aber kann man sich überzeugen, daß es 2 in Entwicklung begriffene Polypide (*p*) beherbergt. Der Schnitt



ist so geführt, daß das eine Säckchen links gerade an seiner Randpartie getroffen ist, während von dem andern das Lumen bereits angeschnitten ist. Diese Doppelbildung deute ich als aus Verschmelzung zweier Cystide entstanden, weil ich noch ein anderes zur Abbildung nicht geeignetes Präparat besitze, wo im Innern sogar 3 Polypidanlagen vorhanden waren, zwischen denen noch Reste der ehemaligen Cystidwände sich feststellen ließen.

---

Am Ende meiner Ausführungen ist es mir ein tiefempfundenes Bedürfnis, in Dankbarkeit meines verstorbenen Lehrers Herrn Prof. Dr. SEELIGER's zu gedenken, dem ich die erste Anregung zu dieser Arbeit verdanke und der, solange es ihm sein Leiden gestattete, meine Untersuchungen leitete und stets bemüht war, mich durch seine reiche Erfahrung in immer liebenswürdiger Weise zu fördern.

Ebenso fühle ich mich Herrn Prof. Dr. WILL für Überlassung seiner eignen Züchtungen und Aufzeichnungen, besonders aber für die technischen Winke und Ratschläge und das meiner Arbeit in so reichem Maße entgegengebrachte Interesse zu herzlichem Danke verpflichtet.

Rostock, im Juli 1908.

---

### Literaturverzeichnis.

---

1. BARROIS, J., Mémoire sur l'embryologie des Bryozaires, Lille 1877.
2. —, Embryogénie des Bryozaires, in: Journ. Anat. Physiol., Vol. 18, 1882.
3. —, Mémoire sur la métamorphose de quelques Bryozaires, in: Ann. Sc. natur. (7), Zool., Vol. 1, 1886.
4. VAN BENEDEN, P. J., Recherches sur l'anatomie, la physiologie et le développement des Bryozaires, 1844.
6. BRAEM, F., Untersuchungen über die Bryozoen des süßen Wassers, in: Biblioth. zool., 1890, Heft 6.
7. —, Die geschlechtliche Entwicklung von Plumatella fungosa, *ibid.*, 1897, Heft 23.
5. CALVET, L., Bryozaires, Montpellier 1900, Dissert.
8. CLAPARÈDE, ED., Beiträge zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Seebryozoen, in: Z. wiss. Zool., Vol. 21, 1871.
9. DALYELL, Rare and remarkable animals of Scotland, 1847.
10. DAVENPORT, C. B., Observations on budding in Paludicella and some other Bryozoa, in: Bull. Mus. comp. Zool. Harvard Coll., Vol. 22, 1891, No. 1.
11. EHLERS, E., Hypophorella expansa, in: Abh. Ges. Wiss. Göttingen, 1876.
12. HINCKS, Notes on British Zoophytes with descriptions of some new species, in: Ann. Mag. nat. Hist. (2), Vol. 8, 1851.
13. —, On some new British Polyzoa, in: Quart. J. microsc. Sc. (N. S.), Vol. 2, 1857.
14. HARMER, S. F., Sur l'embryogénie des Bryozaires ectoproctes, in: Arch. Zool. expér. (2), Vol. 5, 1887.

15. KORSCHULT und HEIDER, Lehrbuch der vergleich. Entwicklungsgeschichte, Heft 3, 1893.
16. KOROTNEFF, Histologie und Histogenese des Muskelgewebes bei der Metamorphose der Insekten, in: Biol. Ctrbl., Vol. 12, 1892.
17. KRAEPELIN, V., Die deutschen Süßwasser-Bryozoen. II. Entwicklungsgeschichtl. Teil, Hamburg 1892.
18. KUPELWIESER, Untersuchungen über den feineren Bau und die Metamorphose des *Cyphonautes*, Leipzig, Diss., 1904.
19. HATSCHKE, Embryonalentwicklung und Knospung der *Pedicellina echinata*, in: Z. wiss. Zool., Vol. 29, 1877.
20. METSCHNIKOFF, E., Untersuchungen über die intracelluläre Verdauung bei wirbellosen Tieren, in: Arb. zool. Inst. Wien, Vol. 5, 1884.
21. NITSCHKE, H., Beiträge zur Kenntnis der Bryozoen, in: Z. wiss. Zool., Vol. 20, 1870.
22. —, Dsgl., *ibid.*, Vol. 21, 1871.
23. —, Dsgl., *ibid.*, Vol. 25, Suppl., 1875.
24. OSTROUMOFF, Zur Entwicklungsgeschichte der cyclostomen See-Bryozoen, in: Mitth. zool. Stat. Neapel, Vol. 7, 1886—1887.
25. —, Contribution à l'étude zoologique et morphologique des Bryozaires, in: Arch. Slav. Biol., Vol. 1, 2, 1886.
26. —, Note sur la métamorphose du *Cyphonautes*, in: Zool. Anz., Jg. 8, 1885.
27. PROUHO, H., Contribution à l'histoire des Bryozaires, in: Arch. Zool. expér. (2), Vol. 10, 1892.
28. —, Recherches sur la larve de la *Flustrella hispida*, structure et métamorphose, *ibid.* (2), Vol. 8, 1890.
29. REICHENBACH, H., Embryonale Entwicklung von *Astacus fluviatilis*, in: Abh. Senckenberg. naturf. Ges. Frankfurt, Vol. 14, 1888.
30. REPIACHOFF, W., Zur Naturgeschichte der chilostomen Seebryozoen, in: Z. wiss. Zool., Vol. 26, 1876.
31. RÖMER, O., Untersuchungen über die Knospung, Degeneration und Regeneration von einigen marinen ectoprocten Bryozoen, *ibid.*, Vol. 84, 1906.
32. SEELIGER, O., Bemerkungen zur Knospententwicklung der Bryozoen, *ibid.*, Vol. 50, 1890.
33. —, Über die Larven und Verwandtschaftsbeziehungen der Bryozoen, *ibid.*, Vol. 84, 1906.
34. SCHULZ, Untersuchungen über den Bau der Bryozoen, in: Arch. Naturgesch., Jg. 1901.

35. SILBERMANN, Untersuchungen über den feineren Bau von *Alcyonidium mytili*, *ibid.*, Jg. 1906.
  36. VIGELIUS, Zur Ontogenie der marinen Bryozoen, in: *Mitth. zool. Stat. Neapel*, Vol. 6, 1886.
  37. —, *dsgl.*, *ibid.*, Vol. 8, 1888.
-

## Erklärung der Abbildungen.

<i>At</i> Atrium, Raum der Tentakelscheide	<i>mf</i> Muskelfasern
<i>Ap</i> Anheftungsplatte	<i>mZ</i> mesodermale Zellen
<i>an</i> Anus	<i>mZ<sub>1</sub></i> Mesenchymzellen der Larve, öfters noch einen epithelialen Verband bildend
<i>Atr</i> Austrittsstelle für das fertige Polypid	<i>mö</i> Mundöffnung
<i>bl</i> Blindsack des Magens	<i>oe</i> Ösophagus
<i>bz</i> Zellen an der Basis des Dorsalganglions	<i>p</i> Polypidanlage
<i>C, C<sub>1</sub></i> Wimperkranzzellen mit ihren Kernen und Wimperfasern	<i>ph</i> Phagocytenzelle
<i>ca</i> Cardia	<i>pk</i> Polypidknospe
<i>Cu</i> Cuticula	<i>pr. Z</i> primäres Zellsäckchen
<i>dg</i> Dorsalorgan = dorsales Nervenorgan = Scheitelorgan	<i>r</i> Randzellen
<i>dk</i> Dotterkorn	<i>rgk</i> Ringkanal
<i>dtr</i> Detritus	<i>rect</i> Rectum
<i>ds</i> dorsale Grenzzellen am Wimperkranz der Larve	<i>sec. Z</i> sekundäres Zellsäckchen
<i>Ec</i> Ectoderm	<i>tk</i> Tentakel
<i>Ecw</i> ectodermaler Wandbelag bei Betrachtung von Totalpräparaten	<i>tkk</i> Tentakelkanal
<i>G</i> Ganglion	<i>tksch</i> Tentakelscheide
<i>J</i> Stelle, wo die Einstülpung des dorsalen Nervenorgans der Larve erfolgt ist	<i>u</i> Unterlage (Photoxylinhäutchen)
<i>i</i> Anlage des Verdauungskanals	<i>v</i> Vestibularzellen
<i>k</i> Kern	<i>vnd</i> ventrales Nervendrüsensorgan
	<i>vs</i> ventrale Grenzzellen am Wimperkranz der Larve
	<i>wf</i> Wimperfasern
	<i>z</i> ectodermaler Zellenhaufen, verbindet sich mit der Tentakelscheide
	<i>zp</i> Zellenplatte

Sämtliche Zeichnungen sind mit dem Zeichenapparat entworfen. Bei den Untersuchungen wurde, wo nicht besonders bemerkt, ein LEITZ'sches Mikroskop benutzt.

## Tafel 1.

Fig. 1. Querschnitt durch eine Larve, die eben im Begriff ist, sich festzusetzen. Vestibulum noch nicht völlig ausgestülpt, dagegen bereits Einstülpung des dorsalen Nervenorgans und Umkrümpelung des Wimperkranzes. Obj. 6a, Ok. III.

Fig. 2. Totalpräparat einer Larve, mit ausgestülptem und plattenförmig ausgebreitetem Vestibulum. Obj. IV, Ok. III.

Fig. 3. Totalpräparat einer festgesetzten Larve, das die Verschmelzung des obern Abschnitts mit der Anheftungsplatte zeigt. Obj. IV, Ok. III.

Fig. 4. Etwas älteres Stadium als in Fig. 3, die äußere Form erscheint flacher. Obj. IV, Ok. III.

Fig. 5. Querschnitt durch eine Larve, bei welcher die Ausbreitung des Vestibulums nicht ganz regelmäßig erfolgt ist. Obj. 6a, Ok. III.

Fig. 6a. Querschnitt durch eine Larve mit schiefer Anheftung. Obj. 6a, Ok. III.

Fig. 6b. Stellt den obern Abschnitt eines entferntern Schnittes derselben Serie dar. Obj. 6a, Ok. III.

Fig. 7a. Querschnitt durch eine festgesetzte Larve, die etwa dem Totalpräparat Fig. 4 entspricht. Der Schnitt ist etwas schräg ausgefallen. Unter dem Scheitelorgan ist die Vereinigung der untern Faltenränder zu einem epithelialen Ring fast vollzogen. Obj. 6a, Ok. III.

Fig. 7b, 7c. Die nächsten Schnitte derselben Serie. In Fig. 7c haben sich oberhalb des Scheitelorgans die Falten noch nicht berührt. Obj. 6a, Ok. III.

Fig. 8. Der obere Abschnitt aus der Mitte einer andern Serie, ähnlich der vorigen. Zerfall des Dorsalganglions. Obj. 6a, Ok. III.

Fig. 9. Querschnitt durch den obern Abschnitt. Aus der ursprünglichen Einstülpung ist ein geschlossenes Zellsäckchen geworden, das unter dem Ectoderm der Körperwand liegt. Obj. 6a, Ok. III.

## Tafel 2.

Fig. 10, 11. Von Herrn Prof. Dr. WILL ausgeführte Totalbilder. Sie zeigen die beginnende Umwandlung der Larve in die Cystidform. Im Innern des Präparats sind histologische Einzelheiten noch kenntlich. ZEISS Apochrom. 16, Ok. 12.

Fig. 12a—c. 3 Dotterkörner mit verschiedener Lagerung und Beschaffenheit des Kernes.  $\frac{1}{16}$  Öl., Ok. III.

Fig. 12d—h. Dotterschollen mit Vacuolen und Kernveränderungen.  $\frac{1}{16}$  Öl., Ok. III.

Fig. 13a—c. Wimperfasern, eingebettet in eine feine Plasmaschicht.  $\frac{1}{16}$  Öl., Ok. III.

Fig. 14—16. Phagocytenzellen, welche Muskelfasern umschlossen haben.  $\frac{1}{16}$  Öl., Ok. III.

Fig. 17. Zelle, eben im Begriff, sich aus dem ectodermalen Zellgefüge herauszulösen.  $\frac{1}{16}$  Öl., Ok. III.

Fig. 18. Die Zelle tritt schon schärfer hervor, ist aber durch Plasmastränge noch mit dem Wandepithel verbunden.  $\frac{1}{16}$  Öl., Ok. III.

Fig. 19. Isolierte Phagocytenzelle, durch Loslösung aus dem Wandepithel entstanden.  $\frac{1}{16}$  Öl., Ok. III.

Fig. 20. Totalbild im optischen Durchschnitt. Inmitten der Detritusmassen liegt das aus der Einstülpung hervorgegangene Zellsäckchen, seitlich davon die beginnende Weiterentwicklung. Obj. IV, Ok. II.

Fig. 21. Längsschnitt durch die erste Anlage und die Weiterentwicklung. Obj. 6a, Ok. O.

Fig. 22. Ähnlicher Längsschnitt bei stärkerer Vergrößerung. Obj. 6a, Ok. III.

Fig. 23. Längsschnitt, ausgeführt in der Richtung des Pfeiles (a) in Fig. 25. Obj. 6a, Ok. III.

Fig. 24. Totalbild im optischen Durchschnitt. Die beiden Abschnitte der spätern Polypidanlage noch voneinander getrennt. Obj. IV, Ok. II.

Fig. 25. Die beiden Abschnitte sind in Verbindung miteinander getreten. Obj. IV, Ok. II.

Fig. 26. Dasselbe, etwas älter. Obj. IV, Ok. II.

Fig. 27, 28. Querschnitte, entsprechend den Pfeilen b u. c in Fig. 25. Obj. 6a, Ok. O.

### Tafel 3.

Fig. 28, s. Erklärung bei Tafel 2.

Fig. 29. Querschnitt, ähnlich dem in Fig. 27, zeigt die Anlagerung der Zellen des äußern, mesodermalen Blattes. Obj. 6a, Ok. III.

Fig. 30 gibt die Partie rechts oben neben dem Polypidschnitt in Fig. 27 bei stärkerer Vergrößerung wieder und zeigt die Loslösung von Zellen zum Aufbau des äußern Blattes.  $\frac{1}{16}$  Öl., Ok. O.

Fig. 31. Teil der Polypidwandung. Die Zellen des innern Blattes (*Ec*) sind im Begriff, Dotterschollen (*dk*) aufzunehmen. Außen herum mesodermale Zellen (*mx*).  $\frac{1}{16}$  Öl., Ok. III.

Fig. 32. Querschnitt durch eine junge Polypidanlage. Am untern Ende Aufnahme von Dotterschollen seitens der mesodermalen Zellen. Obj. 8, Ok. I.

Fig. 33. Die definitive, einheitliche Polypidanlage (*p*), umgeben von Detritusmassen. Obj. IV, Ok. II.

Fig. 34. Querschnitt durch ein Polypidsäckchen; das vorher spaltförmige Lumen hat sich oben erweitert. Obj. 6a, Ok. III.

Fig. 35. Beginnende Abfaltung des Darmes. Querschnitt. Obj. 8, Ok. I.

Fig. 36. Darmanlage, Auftreten der Tentakelhöcker und der Tentakelscheide. Obj. 8, Ok. I.

Fig. 37—43. Querschnitte stellen den 8., 9., 10., 11., 15., 20. und 21. Schnitt einer Serie dar. Schnitt 8 und 9 (Fig. 37 u. 38) trifft nur die Tentakelscheide und den ösophagealen Darmabschnitt. In Fig. 39 ist eben der Darm (*i*) mit angeschnitten. Derselbe tritt in Fig. 40 schärfer hervor. In Fig. 41 schiebt sich das mesodermale Blatt zwischen die beiden Darmteile. Fig. 43, Einmündung des Darmes in die Tentakelscheide. Obj. 8, Ok. I.

Fig. 46, s. Erklärung bei Tafel 4.

#### Tafel 4.

Fig. 44. Totalpräparat. Der abgefaltete Darm stellt noch ein einfaches Rohr dar. Obj. 6a, Ok. I.

Fig. 45. Totalbild. Die Mündung des Darmes wird durch die analen Tentakel vom Innenraum der Anlage ausgeschlossen. Obj. 6a, Ok. I.

Fig. 46—50. Horizontalschnitte durch eine Knospe. Der Schnitt in Fig. 46 (Taf. 3) liegt am tiefsten, die übrigen darüber. Zwischen dem mit *i* bezeichneten Lumen in Fig. 46 und dem mit *oc* bezeichneten in Fig. 48 liegt die Zellenplatte (*xp*) Fig. 47 trennend dazwischen. In Fig. 50 ist der Darm (*i*) durch das mesodermale Blatt (*mz*) scharf abgesetzt. Obj. 8, Ok. I.

Fig. 51 u. 52. Längsschnitte durch das Polypid; so geführt, daß alle Abschnitte desselben getroffen sind. Obj. 6a, Ok. III und Obj. 8, Ok. I.

Fig. 53. Der Schnitt ist senkrecht zur Längsachse geführt und trifft den obern Rand des Ösophagus (*oc*) und das Ganglion (*G*).  $\frac{1}{16}$  Öl., Ok. I.

Fig. 54. Längsschnitt durch die Tentakelkrone und den Ösophagus einer Form, ähnlich der Fig. 58. Obj. 6a, Ok. III.

Fig. 55, s. Erklärung bei Tafel 5.

Fig. 59. Querschnitt. Das Cystid enthält 2 Polypidanlagen und ist durch Verschmelzung zweier Cystide entstanden. Obj. IV, Ok. III.

#### Tafel 5.

Fig. 56—58. Totalbilder. Sie zeigen ebenso wie Fig. 55 die allmähliche Ausbildung des Darmes und die allgemeinen Veränderungen in der äußern Form. Obj. 6a, Ok. I. An Fig. 57 u. 58 bereits Auftreten der ersten Knospen (*pk*).



Nachdruck verboten.  
Übersetzungsrecht vorbehalten.

# Das Vogelauge.

Von

Victor Franz (Helgoland).

Mit Tafel 6–10 und 122 Abbildungen im Text.

## Inhaltsübersicht.

Vorwort.  
Material, Technik.  
Anordnung des Stoffes usw.

Spezieller Teil. Makroskopische Beschreibung von Vogel-  
augen.

Orientierende Vorbemerkungen.

*Struthio camelus* L.  
*Cereopsis novae-hollandiae* LATH.  
*Urinator lumme* (GÜNN.).  
*Phoenicopterus roseus* PALL.  
*Ardea cinerea* L.  
*Gyps fulvus* (GM.).  
*Pernis apivorus* (L.).  
*Haliaeetus albicilla* (L.).  
*Aquila chrysaetos* (L.).  
*Falco subbuteo* L.  
*Spilornis melanotis* (JERD.).  
*Procellaria glacialis* L.  
*Uria troile* (L.).  
*Rissa tridactyla* (L.).  
*Pagophila eburnea* (PHIPPS).  
*Larus argentatus* BRÜNN.

*Vanellus vanellus* (L.).  
*Tringa* sp.  
*Gallinula chloropus* (L.).  
*Pavo cristatus* L.  
*Cacatua roseicapilla* V.  
*Ara maracana* (VIEILL.).  
*Podargus strigioides* (LATH.).  
*Bubo bubo* (L.).  
*Athene noctua* (RETZ.).  
*Syrnium aluco* (L.).  
*Strix flammea* L.  
*Jynx torquilla* L.  
*Chelidonaria urbana* (L.).  
*Lanius excubitor* L.  
*Corvus corone* L.  
   „ *frugilegus* L.  
   „ *corax* L.  
*Colaeus monedula* (L.).  
*Motacilla alba* L.  
*Sturnus vulgaris* L.  
*Alauda arvensis* L.

Allgemeiner Teil. Anatomie, Histologie und funktionelle Gestaltung des Vogelauges.

Form des Bulbus.

Cornea.

Sclera.

Linse.

Corpus ciliare.

Iris.

Chorioidea.

Retina.

Pecten.

Prinzipien des makroskopischen Baues des Pectens.

Mikroskopischer Bau des Pectens.

Funktion und funktionelle Gestaltung des Pectens.

Ontogenese und morphologische Bedeutung des Pectens.

Phylogenese und Entwicklungsmechanik des Pectens.

Bemerkung über die Augenmuskeln.

Rückblick.

Kurzer Vergleich des Vogelauges mit andern Wirbeltieraugen.

Ausblick.

### Vorwort.

Meinem hoch verehrten Lehrer Herrn Prof. W. KÜKENTHAL in Breslau werde ich immer großen Dank dafür wissen, daß er mir im Sommer 1905 ein schönes Material von Selachieraugen zur Bearbeitung anvertraute. Es war wohl nicht nur ein glücklicher, sondern auch ein verstehender Gedanke von ihm, mein Interesse auf die Augen zu lenken. Ich wußte sofort, daß mich das Thema fesseln würde, und ich bin auch nach den beiden, damals entstandenen Arbeiten den Augen treu geblieben. Vorübergehend mit dem Säugerauge beschäftigt, habe ich mich bisher doch mehr dem Vogelauge gewidmet.

Als ich im Jahre 1906 Eulenaugen erhielt, kamen meine zwei (inhaltlich einander fast gleichkommenden) Arbeiten über die Konvergenz zwischen Eulenaugen und Teleskopaugen zustande. Seither habe ich so manches Vogelauge, das ich auf Helgoland, dem berühmten Wohnsitz des Vogelwarts GÄTKE, erhielt, konserviert und einige auch sezirt, aber eine viel kräftigere Förderung erfuhr die Arbeit, als ich von Herrn Prof. F. RÖMER in Frankfurt a. M. viel wertvolles und seltnes Material zur Bearbeitung bekam. Namentlich die in Formol konservierten Augen erlaubten am Pecten manche makroskopische, dann auch mikroskopische Ermittlung, wonach ich dieses merkwürdige Organ schon in zwei vorläufigen Mitteilungen für ein Sinnesorgan, für ein Organ zur Perception von intraokularen, beim Akkommodationsvorgang eintretenden Druckschwankungen ansprechen konnte.

Meine Darlegungen über die Teleskopaugen erhalte ich noch heute Wort für Wort aufrecht, bis auf das eine Wort „Schwan“ auf p. 349 im Biol. Ctrbl., 1907, welches fallen muß. Meine Darlegungen über den Fächer erhalte ich gleichfalls in fast allem aufrecht, nur habe ich den feinsten Bau dieses Organs inzwischen an mehr Material noch genauer kennen gelernt, so daß hierin die frühern Mitteilungen durch die jetzt vorliegende Arbeit überholt werden.

In dieser Arbeit will ich, wie ehemals beim Selachierauge, ein Gesamtbild des Vogelauges inbezug auf seine anatomische, histologische und vor allem funktionelle Gestaltung entwerfen. Daß das noch möglich ist trotz der vielen bisher erschienenen einschlägigen Arbeiten, beruht darauf, daß seit SOEMMERRING kaum mehr Arbeiten über ganze Vogelaugen erschienen sind. PARREIDT'S Arbeit über das Auge von *Eudypetes chrysocome* ist vielleicht die

einzig. Ich suche das Vogelauge als Ganzes zu verstehen und „das Vogelauge“ als Begriff zu erfassen.

Ihm, FRITZ RÖMER, war ein unerwartet früher Tod beschieden. Diese Arbeit widme ich seinem Andenken.

### **Material, Technik.**

Die Augen, die ich Herrn Prof. RÖMER verdanke, waren zum größern Teil in Formol konserviert. Für makroskopische Zwecke waren sie brillant. Daß sie auch für mikroskopische Zwecke vieles leisteten, geht aus den vorläufigen Mitteilungen über das Pecten und aufs neue aus dieser Arbeit hervor. In jeder Hinsicht waren die Formolaugen sehr viel besser zu gebrauchen als die in MÜLLERscher Flüssigkeit fixierten, die ich gleichfalls von Herrn RÖMER erhielt und die vielfach ganz versagten. Dennoch konnten sie für mikroskopische Zwecke in vielem nicht wetteifern mit einigen Augen, die ich in GILSONscher Flüssigkeit fixiert hatte. Diese Lösung bewahrt die gröbern und die feinern Verhältnisse mit gleicher Vollkommenheit. Das Formol gewinnt übrigens nach meinen (nicht neuen) Erfahrungen durch einen Essigsäurezusatz erheblich an Wert als histologisches Fixiermittel. Sublimat oder Sublimatalkohol hatten bei mir immer so starke Deformationen der makroskopischen Verhältnisse zur Folge, daß ich mich zur mikroskopischen Untersuchung der darin von mir fixierten Augen nicht entschloß.

Eine sehr interessante Erweiterung erfuhr mein Material durch die Augen eines jungen Straußes (*Struthio camelus*), die mir Herr Prof. L. SCHULTZE in Jena freundlichst überließ.

Das Ziel der Untersuchung und die Konservierung meines Materials bestimmten mich in der Wahl der technischen Färbemittel. Ich durfte und mußte mich auf die allgemeinen Methoden unter Bevorzugung des Eisenhämatoxylin (HEIDENHAIN) beschränken.

### **Anordnung des Stoffes usw.**

Durch die Konservierung des Materials war auch die Anordnung des Stoffes gegeben. Da die meisten Augen wesentlich für makroskopische Zwecke taugten, so behandle ich im ersten, speziellen Teil ein Auge nach dem andern nur makroskopisch-

anatomisch. Mikroskopische Beobachtungen an diesem und jenem Auge, bei verschiedenen Fixierungen, werden im zweiten, allgemeinen Teil verwertet. Meist darf man ja eine mikroskopische Beobachtung von einer Species weitgehend verallgemeinern. Einige allgemeinere Gedankengänge werden für den Schluß verwahrt.

Da es immer sehr unerfreulich ist, die Hilfsorgane des Augapfels (Muskeln, Drüsen, Lider etc.) zu untersuchen, wenn von ihnen nur die zufällig am enucleierten Bulbus hängengebliebenen Reste vorhanden sind, so habe ich mir erlaubt, mich im wesentlichen auf den Bulbus selbst zu beschränken.

In der Bezeichnung der Lage und Richtung kann ich in den meisten Fällen den Vorschlägen von F. E. SCHULZE folgen. Proximal und distal, bzw. proximad und distad beziehe ich auf die Prinzipalachse des ganzen Körpers, z. B. der proximale und distale Linsenpol. Auch suche ich möglichst eindeutige Bezeichnungen zu gewinnen, indem ich die Endungen -al und -ad in Verbindung mit den Namen von Nachbarorganen benutze: vitral, lentad. Ich hoffe darin allgemeine Zustimmung zu finden. Leider wußte ich dorsal und ventral durch keine bessern Worte zu ersetzen, sie haben im Gegensatz zu nasal und temporal den großen Mangel, daß sie für das Auge des Menschen nicht passen. Die Worte außen und innen werden beim Auge so berechtigt sein, wie beim ganzen Organismus Ectoderm und Entoderm. Für die der Basis entgegengesetzte Seite eines Epithels ist apical, wie SPENGLER gegen SCHULZE hervorhebt, nicht glücklich gewählt, aber von einer freien Seite kann man bei der Retina und beim Pigmentepithel, namentlich in der Pars ciliaris, doch gewiß nicht sprechen.

Da meine Arbeit nicht eine rein morphologische, sondern auch eine biologische ist, bei der auch die Beziehung des Tierkörpers zu seiner Umgebung in Betracht kommt, so kann ich in manchen Fällen, trotz SCHULZE'S Vorschlägen, weder des Wortes vorwärts, noch horizontal entbehren. Aus diesem Grunde erlaube ich mir auch, die Ausdrücke Horizontalschnitt und Vertikalschnitt, die ja beim Auge historisch geheiligt sind (SOEMMERRING: De oculorum sectione horizontali), zu benutzen, obwohl für rein morphologische Darstellungen nasotemporal und dorsoventral besser sind.

Für die Reihenfolge der Arten im speziellen Teil wählte ich ein System, das mich weder in morphologisch-systematischer noch in biologischer Hinsicht voreingenommen machen sollte. Ein solches fand ich bei BREHM-SCHMIDTLEIN (kleine Ausgabe).

In der Namengebung folge ich den Nomenklaturregeln, wobei ich mich bei deutschen Arten auf REICHENOW und FRIDERICH stütze.

## Spezieller Teil.

### Makroskopische Beschreibung von Vogelaugen.

#### Orientierende Vorbemerkungen.

Obwohl erst im zweiten, allgemeinen Teil dieser Arbeit die Einführung dieser oder jener neuen Ausdrücke genau erklärt und begründet werden kann, scheint es mir gut, einige orientierende Bemerkungen schon dem ersten, speziellen Teil voranzuschicken. Ich tue dies, indem ich kurz die hauptsächlichsten Gesichtspunkte angebe, nach welchen ich die einzelnen Augen beschreibe.

Die Cornea ist fast immer scharf begrenzt, da das Corneaepithel pigmentfrei, seine Fortsetzung aber, die Conjunctiva sclerae, mindestens an ihrem Rande pigmentiert ist. In den Textfiguren, soweit sie Schnitte durch ganze Augen darstellen, ist diese Stelle immer durch eine punktierte Linie gekennzeichnet. Vielfach fand ich die Cornea der Sclera schief aufsitzend.

Von der Sclera mache ich Angaben über den Knorpel und den Knochen, sie werden alle ohne weiteres verständlich sein.

Ebenso ist hier über die Chorioidea nichts zu erwähnen.

Am Corpus ciliare unterscheide ich prinzipiell eine „vitrale“ und „lenticulare“ Zone. Erstere berührt den Glaskörper, letztere die Linse. Unter dem „Ciliarmuster auf der Linse“ verstehe ich das Muster der Reste der Ciliarfalten, die nach Abreißen der Linse vom Ciliarkörper manchmal auf der Linse hängen bleiben. Es ist meist rein radiärstreifig, seltner komplizierter. Von Akkommodationsmuskeln unterscheide ich den CRAMPTON'schen und den MÜLLER'schen Muskel.

Die kurzen Angaben über die Iris erklären sich selbst.

An der Linse beschreibe ich zunächst den Ringwulst, dann eine gesonderte Schicht von Linsenfasern, die die Hauptmasse der Linse seitlich und distal umhüllen: die „Hüllschale“ oder „Hüllschicht“. Was nach innen von ihr liegt, ist die „Hauptlinse“. Sie zeigt meist eine Zentralfasermasse von im Präparat weißer Farbe und charakteristischer Form, ich nenne sie „Zentrallinse“.

Über Retina und Sehnerv kann ich im speziellen Teil meist nicht viel angeben, außer Dickenverhältnissen und gelegentlichen Bemerkungen über Foveae.

Am Pecten unterscheide ich die Falten und die selten fehlende „Brücke“, d. h. die Verschmelzung der Falten am distalen Rande, den ich auch „First“ des Pectens nenne. Die Falten zähle ich als 1., 2. usw., indem ich am ventralen Ende des Pectens anfangen, d. h. meist mit der längsten Falte. Das dorsale Ende ist fast immer das mit der kürzesten Falte. Häufig trägt das Pecten ein gegen die Linse gerichtetes „Spitzchen“.

In Tabellenform gebe ich Maße und Zahlen. Die Bulbusachse nehme ich als durch die Kugel- oder Ellipsoidform des post-äquatorialen Segments gegeben an. Die Hornhauttiefe messe ich in der Richtung der Hornhautachse, was übrigens nur in den seltensten Fällen einen, dann sehr geringen, Unterschied gegenüber der Messung in der Richtung der Bulbusachse ausmacht. Angaben über die Zahl der Ciliarfalten pro mm Breite sind von dem Gesichtspunkte aus zu verstehen, daß die Zahl der Falten sich in proximodistaler Richtung vermindert, indem manche Falten verstreichen, oder aber oft 2 sich zu einer vereinigen.

Am Ringwulst messe ich die proximodistale Ausdehnung als Breite, die seitliche Ausdehnung als Dicke.

Die Messung der Sehnervendicke bezieht sich, wenn nichts anderes gesagt ist, auf den Nerven ohne Scheide.

Vom Pecten messe ich die Basis und die Faltenlänge; unter letzterer ist nur das Maß der längsten Falte zu verstehen.

Von den Textfiguren können diejenigen, welche Durchschnitte ganzer Augen darstellen, nur die größeren und allgemeineren Verhältnisse wiedergeben. Ich kann nicht darauf rechnen, daß z. B. die Akkommodationsmuskeln klar zum Ausdruck kommen, es sei denn in einigen größeren Augen. Die Ciliarfalten sind nirgends zahlenmäßig richtig gezeichnet. Sie wurden hauptsächlich deshalb angedeutet, weil man dabei dem Bilde leicht eine gewisse Plastik geben kann.

Von Abkürzungen bei den Textfiguren bedeuten *n* und *t* nasal und temporal, *d* und *v* dorsal und ventral. Dorsal und ventral sind jedoch beim Pecten immer nur cum grano salis zu verstehen, das Pecten liegt nie genau in dorsoventraler Richtung.

*Struthio camelus* L., Strauß.

Material: Die mir vorliegenden Straußenaugen stammen von einem sehr jungen Straußen, der die Größe einer Krähe gehabt haben soll. Ich verdanke sie der großen Freundlichkeit des Herrn Prof. L. SCHULTZE in Jena, der sie von seiner süd-afrikanischen Reise heimbrachte. Als Fundort wurde mir das Klein-Namaland angegeben. Ursprünglich war beabsichtigt, die Bearbeitung dieser Augen in das SCHULTZE'sche Reisewerk aufzunehmen, für welches ich auch die Bearbeitung des *Orycteropus*-Auges geliefert habe. Nachdem ich mich jedoch an verschiedenen Stellen vergeblich um Augen eines erwachsenen Straußes zu Vergleichszwecken bemüht habe, schienen mir die vorliegenden jungen Augen zu einer selbständigen, in sich geschlossenen Publikation wenig geeignet, andererseits war es für mich sehr erwünscht, das in der vorliegenden Arbeit zusammenhängend behandelte Augenmaterial durch ein Augenpaar aus der so merkwürdig organisierten Familie der Struthionithes zu ergänzen. Ich kann daher Herrn Prof. SCHULTZE meines aufrichtigsten Dankes dafür versichern, daß er mir sein wertvolles Material auf meinen Wunsch zur beliebigen Publikation überließ.

Die Fixierung dieser Augen war in Formol erfolgt. Einige Schrumpfungungen sind eingetreten, namentlich ist die Cornea eingefallen.

Obwohl SOEMMERRING eine gute Beschreibung eines erwachsenen Straußenauges geliefert hat, kann ich nicht in allen Punkten angeben, in welchen Punkten die mir vorliegenden, sehr jungen Augen von den erwachsenen abweichen. Sicher herrscht in sehr vielen Punkten Übereinstimmung, so daß ich vielfach auf SOEMMERRING's Angaben zurückgreifen muß. In mancher Beziehung muß ich dieselben ferner ergänzen, in anderer Beziehung aber werden Lücken meiner Darstellung durch SOEMMERRING's Angaben ausgefüllt.

Was den Bulbus als Ganzes betrifft, so ist es sehr wichtig, durch SOEMMERRING zu erfahren, daß der Strauß unter allen von SOEMMERRING untersuchten Vögeln zwar „*absolute maximo gaudet oculo*“, daß aber die relative Größe der Straußenaugen bei SOEMMERRING nicht besonders hervorgehoben wird. Die mir vorliegenden Augen des jungen Straußes von der Größe einer Krähe dagegen sind jedenfalls nicht nur absolut, sondern auch relativ sehr groß, sie sind wesentlich größer als Krähenaugen und mit einem horizontalen Durchmesser von 28,5 mm nicht viel kleiner als er-



wachsene Adleraugen, auch stehen sie an Größe hinter dem von SOEEMMERRING abgebildeten erwachsenen Straußenaug nicht allzuviel zurück. Also nimmt die relative Größe des Auges mit dem Wachstum des Tieres ab, seine absolute Größe wächst nicht in demselben Verhältnis wie das ganze Tier. Was die Bulbusform betrifft, so finde ich den horizontalen Durchmesser etwas größer als den vertikalen und die Achse, wie aus Fig. A ersichtlich, sehr kurz. Ich halte aber eine postmortal eingetretene Verkürzung der Bulbusachse für nicht unwahrscheinlich und möchte daher auf SOEEMMERRING'S Angaben und seine nach lebensfrischem Material entworfene Abbildung verweisen:

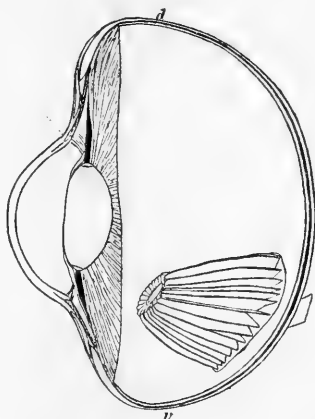


Fig. A.  
*Struthio camelus* L. Rechtes Auge,  
temporale Hälfte. 2:1.

„*Struthio camelus aves inter omnes mihi notas absolute maximo gaudet oculo, equino non magnitudine solum, sed habitu etiam externo et proportione partium quam simillimo, reliquis avibus quoad oculum a quadrupedibus multo magis differentibus.*“

Das Auge ist nämlich weder distad verlängert wie das Adler- und Eulenaug, noch ist sein präaquatoriales Segment nach SOEEMMERRING (obwohl es nach meinem, vermutlich postmortal deformierten Material so scheinen könnte) wesentlich abgeplattet oder eingesenkt, wie z. B. beim Aug des Schwanes und der Papageien, es unterscheidet sich damit in der Tat nicht nur von den Vogelaugen, die SOEEMMERRING vorlagen, sondern überhaupt von den meisten Vogelaugen und nähert sich in seiner äußern Gestalt wesentlich den Säugetieraugen:

„*Bulbus subglobosus, circa corneam paululum<sup>1)</sup> complanatus.*“

Ich habe noch hinzuzufügen, daß die Cornea ein wenig schief aufgepflanzt ist, sie greift dorsal und nasal etwas weiter zurück als temporal und ventral. Von proximal gesehen liegt sie konzentrisch mit der Sclera.

„*Annulus osseus, bulbi ratione habita angustus, complanatus, externe*

1) In SOEEMMERRING'S Werk sind nur Eigennamen gesperrt gedruckt.  
Zool. Jahrb. XXVIII. Abt. f. Anat.

*lamina alba fibrosa, interne membrana tenui, fusca e lamina cartilaginea procedente tegitur.*“

Die letztere „Membran“ ist muskulöser Natur, sie besteht aus dem CRAMPTON'schen und MÜLLER'schen Muskel, die im Straußenaug nicht anders beschaffen sind als in den meisten Vogelaugen. Der schwache CRAMPTON'sche Muskel inseriert mit seinem dünnen pigmentierten Ende in die innere Hornhautlamelle. Er entspringt breit an dem dem distalen Drittel des Scleroticalknochens vitrad anliegenden Bindegewebe. Der noch schwächere MÜLLER'sche Muskel entspringt vitrad vom CRAMPTON'schen und inseriert ziemlich weit proximal im Faltenkörper des Corp. cil.

„*Ante ligamento annulari nigro, firmo, corneae margine connectitur.*“

„*Cornea magna, rotunda, admodum prominens, crassa et firma; superficies ejus interna vix amplior externa.*“

SOEMMERRING zeichnet die Cornea, wahrscheinlich mit Recht, stärker gewölbt als ich („*admodum prominens*“). Der durch punktierte Linien in Fig. A bezeichnete äußere Hornhautrand, gekennzeichnet durch das Aufhören der Durchsichtigkeit an dieser Stelle, liegt, wie SOEMMERRING sehr richtig angibt, nur sehr wenig vor dem innern Rande, wo das „Ligamentum pectinatum iridis“ anfängt. Ein schwacher Hornhautsporn ist wohl zu erkennen. Nur in seiner nächsten Nähe kann man die 2 für das Vogelauge charakteristischen Hornhautlamellen unterscheiden; die innere ist etwas dünner als die äußere.

„*Sclerotica pro amplitudine tenuis, priora et posteriora versus crassior, quam circa aequatorum globi, duabis praesertim laminibus facile separatibilis conflata. Lamina ejus exterior e vagina nervi optici oriens, fibrosa, alba, ad corneam usque extensa; lamina interior crassior, cartilaginea, e nigro coerulea, pellucida, elastica, prope nervum opticum et anulum osseum margine rotundata distincte terminata.*“

In Fig. A ist wie in allen folgenden Augenschnitten nur diese Knorpelschicht berücksichtigt, da die Faserschicht zu dünn ist.

„*Chorioidea tenuis, atra; corona ciliaris lata; plicae ciliares admodum prominentes numerosae, versus lentem pauciores, crispae, undulatae, abeunt in processus ciliares longos, validos, crassiusculos, pigmento atro tanquam lamina propria satis densa involutos, qua ablata albissimi cernuntur. Circulus ciliaris scleroticae tam arcte adhaeret, ut canalis FONTANAE nullus appareat.*“

Die Ciliarfaltenzone ist in der Tat ziemlich breit, wobei sie dorsal und temporal noch etwas breiter ist als sonst. Die Ciliar-

fallen sind ziemlich hoch, wie SOEMMERRING richtig angibt, es sind ihrer aber nicht viele vorhanden. Am proximalen Rande entfallen etwa 4 auf 1 mm Breite. Schon etwa nach dem 1. Fünftel der der Breite des Ciliarkörpers verringert sich die Zahl der Falten, indem meist je 3 sich zu einer zusammenschließen. Wie aus Fig. A ersichtlich, treten sie nur mit einer sehr schmalen „lentalen Zone“ an die Linse. Das Ciliarmuster auf der Linse besteht daher aus kurzen, schwarzen Meridionalstrichen.

Ein Canalis FONTANAE soll nach SOEMMERRING nicht vorhanden sein. Hierin weicht zwar meine Beobachtung von der seinigen ab. Wie aus Fig. A ersichtlich, sah ich die Iris durch Fasern an der Grenze von Sclera und Cornea hängen und zwischen der Sclera und dem Corpus ciliare einen breiten Spalt. In jenen Fasern, die man als Ligamentum pectinatum iridis bezeichnet, kann man einen Canalis FONTANAE annehmen oder doch denselben hinein interpretieren, denn wenigstens solid ist dieser Fasernkranz nicht. Aber ich bin fest überzeugt, daß dieser Fasernkranz weder mit dem Ligamentum pectinatum der Säugetiere noch mit jenem der Teleosteer identisch ist (diese beiden halte ich wiederum voneinander für verschieden, bei Selachiern fehlt es [FRANZ, 1905], Amphibien und Reptilien habe ich nicht untersucht), sondern dieser Fasernkranz entstand ebenso wie der Spaltraum zwischen Sclera und Ciliarkörper durch postmortale Zerreißen infolge einer Wölbungszunahme der Linse. In Wirklichkeit müssen die Fasern wie überhaupt der Ciliarkörper fest der Sclera anliegen. Im allgemeinen Teil komme ich darauf noch zurück. SOEMMERRING, der ja lebensfrisches Material untersuchte, hat also beim Straußenaug und nur bei diesem, als erster und bis jetzt als letzter, den wahren Sachverhalt zu Gesicht bekommen.

Auf die proximale Seite der Iris erstrecken sich keine Fältchen.

„*Iris badia, fere plana, crassiuscula, coriacea, cum chorioidea firmiter connata. Uvea aterrima; pupilla circularis.*“

„*Lens antierius admodum plana,*“ sagt SOEMMERRING, „*posterius manifeste parabolica, in margine satis acuta processuum ciliarium corona cincta.*“

Vielleicht steht hinter dieser Beschreibung der Linse bei SOEMMERRING die Abbildung an Exaktheit zurück. Ich muß die Linse vorn noch flacher zeichnen als SOEMMERRING, ja völlig eben. Sehr interessant ist die relative Größe der Linse. Sie ist in den mir vorliegenden Augen des jungen Straußes relativ viel kleiner

als in den erwachsenen Augen nach SOEMMERRING's Zeichnung. Vom Ringwulst der Linse wußte SOEMMERRING noch nichts. Ich finde denselben, wie aus Fig. A ersichtlich, sehr schwach ausgebildet. Er nimmt nur eine ganz schmale Zone ein und bildet im Querschnitt eine sehr schmale, fast dreieckige Fläche. Seine Farbe ist im Präparat weißlich, während die übrige Linse durchsichtig gelbbraun aussieht. Daß die Lage der Linse eine etwas schiefe im Auge ist, indem sie dem Cornealrande entsprechend orientiert ist, glaube ich; doch fehlt die völlige Gewißheit, da, wie schon gesagt, in ihrer Aufhängung an der Sclera Zerreißen vorliegen.

Der ziemlich dicke Sehnerv tritt, wie SOEMMERRING richtig sagt, in die temporale Sclerahlälfte („*latus externum*“) ein, und zwar etwas ventral, schräg von dorsal her kommend.

Die Retina ist im Augengrunde etwa  $\frac{1}{10}$  mm dick. Differenzierungen wie Foveae konnte ich nicht finden.

Der interessanteste Teil des Straußenauges ist unstreitig das Pecten. In ihm bekundet sich eine Abweichung von allen übrigen Vögeln, soweit ich deren Augen untersuchen konnte, eine Abweichung, die mit der eigenartigen Organisation der ganzen Ordnung der Struthionithes wohl im Einklange steht. PERRAULT (1676) verglich das Pecten in seiner Form einem Beutel, und tatsächlich ist das Straußenpecten von ganz ungewöhnlicher Breite, was auch SOEMMERRING richtig hervorhebt. Außerdem führt SOEMMERRING richtig an, daß das ganze Pecten in seiner Mitte von einer pigmentfreien Membran durchzogen sei, von der einzelne Blätter nach allen Seiten ausgehen. Diese Verhältnisse werden deutlicher durch Fig. B veranschaulicht. Dieser parallel zur Basis des Pectens geführte Schnitt zeigt die Mittelmembran mit einigen Gefäßquerschnitten und die einzelnen, nach den Seiten abgehenden Blätter. Falten sind also hier nicht vorhanden, während ich bei allen übrigen Vögeln das Pecten in Form eines wellblechähnlich gefalteten Blattes fand. Die Figur entspricht genau der weiter unten stehenden Fig. D. Auf letzterer sieht man namentlich die Lamellen No. 21—25 und 1—7 aus Fig. B. Man sieht, daß 24+25 sowie 1+2 Doppellamellen sind, jedoch nur in der proximalen Hälfte. Dasselbe gilt von 13+14 und 6+7. Die kleine Lamelle 19 verstreicht, bevor sie den First des Pectens erreicht. Der First des Pectens verdient beim Straußen eher die Bezeichnung Krone. Die Blätter sind distal abgestutzt, so daß jedes hier einen nach der Mitte hinstrebenden, schwach distad — aufwärts — geneigten Rand bildet. Dann verbreitern sich

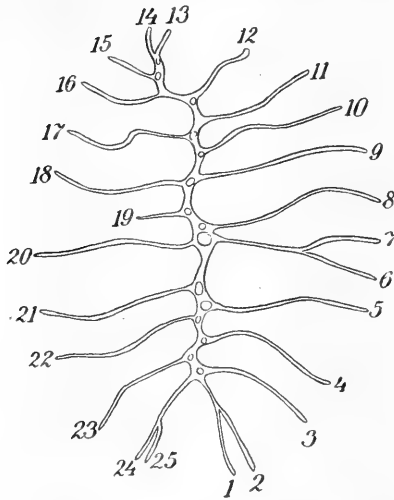


Fig. B.

Pecten von *Struthio camelus* L. Schnitt parallel zur Retina.

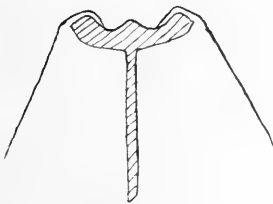


Fig. C.

Pecten von *Struthio camelus* L. Schnitt senkrecht zur Retina.

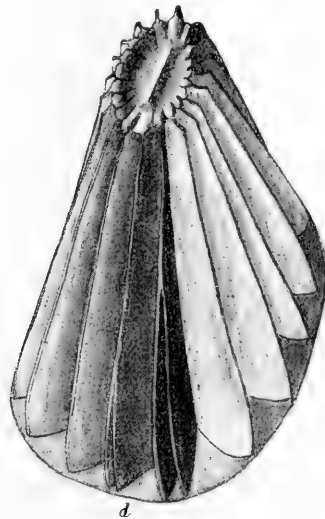


Fig. D.

*Struthio camelus* L. Pecten.  
6 : 1.

die Falten, so daß sie zu einer Platte zusammenfließen. Dieselbe ist flach schüsselförmig, ihr Rand mit flachen Emporwölbungen — den verbreiterten Lamellen — versehen. Der Boden der Schüssel

ist flach, aus ihr aber erhebt sich ein ziemlich stumpfwinkliger Längskiel. Sind diese Verhältnisse aus Fig. D gut zu ersehen, so wird nunmehr auch Fig. C, ein vertikal zur Retina geführter Schnitt durch die distale Pectenhälfte verständlich sein. Er zeigt die T förmige Figur, welche der Boden der Schüssel — die Brücke des Pecten — mit der Mittelrippe bildet. Diese Angaben beziehen sich auf das Pecten des linken Auges. Im rechten Auge finde ich folgende Anordnung: Blatt 1+2 ist ein Doppelblatt. Es ist das am weitesten rechts gelegene Blatt in Fig. A; Blatt 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9 sind einfach, 10+11 wiederum ein Doppelblatt. Blatt 12—25 sind sodann wieder einzeln. Alle erstrecken sich bis zur Krone. — Die Blätter sind pigmentiert, die Mittelrippe nicht. Nach Fig. A könnte es übrigens scheinen, als sei das Pecten nicht gegen die proximale Linsenfläche gerichtet, sondern mehr gegen den Linsenkontur. Hierin würde wiederum eine Abweichung von allen andern Vögeln vorliegen, wenn die Beobachtung zuverlässig wäre. Ich sagte aber schon oben, daß wahrscheinlich der Bulbus postmortal verkürzt ist. Verlängert man seine Achse durch einen auf den Äquator ausgeübten Druck, so ist das Pecten gegen die proximale Linsenwand gerichtet. Mit um so größerer Wahrscheinlichkeit halte ich eine postmortale Verkürzung des Bulbus für vorliegend. Am Äquator ist die Sclera am dünnsten, und wenn der Bulbushohlraum Flüssigkeit verliert, so wird eine Zusammenbiegung im Äquator eintreten, wodurch die proximale und distale Fläche des Bulbus sich einander nähern.

Von den dem Auge anliegenden Teilen sind in meinem Material nur die Musculi pyriformis und bursarius vollständig enthalten. Sie zeigen keine Besonderheiten.

Auge des jungen Straußes, *Struthio camelus* L.  
(Größe die einer Krähe).

Maße und Zahlen.

Bulbus, horizontaler Durchmesser (postmortal vergrößert) .	28,5 mm
vertikaler Durchmesser (postmortal vergrößert) . .	26,1 „
Achsenlänge (postmortal verkleinert) . . . . .	20,2 „
Abstand zwischen Äquator und (rekonstruiertem) Hornhaut-	
scheitel . . . . .	7,5 „
Cornea, horizontaler } Durchmesser . . . . .	8,2 „
vertikaler } . . . . .	
Tiefe (rekonstruiert) . . . . .	3,5 „



sonst bei Vogellinsen findet. Man sieht nichts von einem Ringwulst (derselbe wird vielmehr erst mikroskopisch erkennbar), nichts von einer Hüllschale, nichts von einer Zentrallinse. Die äußerste Hülle bildet eine ziemlich dicke, im Präparat undurchsichtig weiße Schicht. Auf sie folgt nach innen eine weißlich getrübe Schicht, während das Innere durchsichtig klar ist.

Den MÜLLER'schen und den CRAMPTON'schen Muskel konnte ich gut erkennen; der erstere ist bedeutend stärker als der letztere.

Das Pecten ist tiefschwarz pigmentiert und zeigt etwa 6 Falten. Das ist eine sehr geringe Zahl, die in Beziehung mit dem schwach ausgebildeten Linsenringwulste stehen wird. Wegen der mangelhaften Konservierung konnte ich aber die genauere Beschaffenheit des Pectens nicht feststellen.

*Auge von Cereopsis novae-hollandiae.* Maße und Zahlen.

Bulbus, Achse . . . . .	ca. 13	mm
horizontaler } Durchmesser . . .	ca. 18,4	„
vertikaler } . . . . .		
Cornea, Achse . . . . .	9,0	„
Tiefe . . . . .	ca. 1,5	„
Dicke . . . . .	ca. 0,3—0,5	„
Linse, Achse . . . . .	4,9	„
Durchmesser . . . . .	6,4	„
Sehnerv, Dicke . . . . .	2,2	„
Pecten, Länge der Basis . . . . .	ca. 5	„
Länge der Falten . . . . .	„ 3,5	„
Zahl der Falten . . . . .	„ 6	

*Urinator lumme* (GUNN.), Rotkehltaucher.

*Urinator septentrionalis* (L.).

Material: Ein Augenpaar von Helgoland, fixiert in Formol. Konservierung vorzüglich.

Das Auge ist genau so lang wie hoch, stellt also in dieser Beziehung einen Rotationskörper vor. Jedoch liegt die Cornea etwas exzentrisch, nasad verschoben (Fig. F).

Die Cornea ist sehr dick, während die Sclera sehr viel dünner ist. Der Übergang zwischen Cornea und Sclera vollzieht



sich derart, daß die Cornea unmittelbar an der Sclera an Dicke verliert, und zwar sowohl von außen wie von innen her.

Das Corpus ciliare ist ziemlich regelmäßig gebaut, eine geringe Asymmetrie ist ausschließlich durch die schiefe Lage der Cornea und daher auch der Pupille bedingt. Die lentale Zone scheint mir sogar ganz symmetrisch zu sein, wengleich ihre genaue Breite schwer festzustellen ist. Ein ziemlich langer MÜLLER'scher Muskel ist vorhanden. Vom CRAMPTON'schen konnte ich mich wohl nur wegen der Kleinheit des Auges nicht überzeugen.

Die Linse (s. Fig. G) ist jener des Straußen (s. o.), des Fischreiher und der Lumme (s. u.) ähnlich: ihr Ringwulst ist sehr dünn, eine Zentrallinse ist überhaupt nicht vorhanden.

Der Sehnerv hat mäßige Dicke.

Das Pecten ist klein und besteht aus wenigen distad konvergierenden plumpen Falten, die alle von fast gleicher Länge sind. Sie sind durch einen niedrigen und stumpfen Kiel überbrückt.

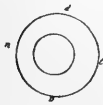


Fig. F.

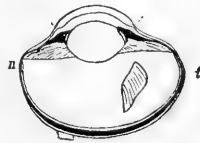


Fig. G.



Fig. H.

Fig. F. *Urinator septentrionalis*. Kontur des Bulbus und der Cornea, von distal gesehen. 1:1.

Fig. G. *Urinator septentrionalis*. Rechtes Auge, ventrale Hälfte. 2:1.

Fig. H. *Urinator septentrionalis*. Pecten. 6:1.

#### Auge von *Urinator lumme*, Maße und Zahlen.

Bulbus, Achse . . . . .	8,9 mm
horizontaler } Durchmesser . . .	11,1 "
vertikaler } Durchmesser . . .	11,1 "
Äquator—Hornhautscheitel . . .	4,6 "
Hornhaut, Tiefe . . . . .	1,2 "
horizontaler } Durchmesser . . .	5,3 "
vertikaler } Durchmesser . . .	5,3 "
Dicke . . . . .	0,5 "
Corpus ciliare, vitrale Zone, Breite	3,0—3,5 "
lentale Zone, Breite . . . . .	ca. 0,4 "

Zahl der Falten auf 1 mm proximal	10
distal . . . . .	5
Linse, Achse . . . . .	2,8 mm
Durchmesser . . . . .	4,1 „
Dicke des Ringwulstes . . . . .	0,2 „
Sehnerv, Dicke . . . . .	1,0 „
Pecten, Länge der Basis . . . . .	3,8 „
Länge der Falten . . . . .	2,8 „
Zahl der Falten . . . . .	11

*Phoenicopterus roseus* PALL., Flamingo.

Material: 2 Augenpaare aus Frankfurt a. M., in Formol fixiert und einigermaßen gut konserviert. Die Cornea ist allerdings eingefallen, jedoch nur im einen Augenpaare so weit, daß sie die Linse proximad gedrückt und dadurch auch Deformationen des Ciliarkörpers hervorgerufen hat.

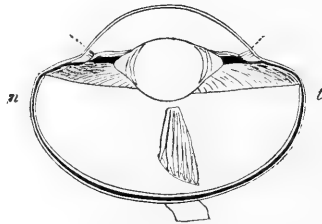


Fig. J.

*Phoenicopterus roseus*. Rechtes Auge, ventrale Hälfte. 2:1.

Vor allem fällt die Regelmäßigkeit im Bau des Bulbus auf. Obschon der Bulbus keinen Rotationskörper darstellt, sieht er doch auch von außen sehr regelmäßig aus, und dies beruht auf der Lage der Cornea. Die Cornea ist kreisrund, und ihre Achse fällt mit der des Bulbus genau zusammen. Im übrigen ist der Bulbus wie jener vom Reiher kurz: die Hornhaut ist relativ groß, wahrscheinlich ziemlich flach (auf Fig. J wohl eher zu tief als zu flach rekonstruiert), und das prääquatoriale Segment der Sclera ist viel flacher als das postäquatoriale.

Was weiterhin die Cornea betrifft, so läßt sich ihre Grenze an diesem Auge allerdings nicht an demselben Kriterium feststellen wie bei den meisten Vogelaugen. Während nämlich sonst die Con-

conjunctiva bulbi (sclerae) pigmentiert ist und mit scharfer Grenze in die pigmentfreie Conjunctiva corneae (Hornhautepithel) übergeht, fehlt ihr hier das Pigment. Dennoch ist das durchsichtige Corneageewebe gegen die undurchsichtige Sclera scharf genug abzugrenzen. Die Cornea ist ziemlich dünn.

Sehr dünn ist auch die Sclera. Der Scleroticalring besteht nur aus dünnen Knochenplättchen und bedingt keine Verdickung der Sclera. Auch fehlt die äquatoriale Verdünnung der Sclera fast ganz.

Das Corpus ciliare zeigt fast dieselbe Regelmäßigkeit wie der äußere Bulbus. Er ist nasal nur sehr wenig schmaler als temporal.

Der CRAMPTON'sche Muskel ist lang gestreckt. Der MÜLLER'sche Muskel muß sehr schwach sein, ich sah ihn nicht, glaube mich aber nicht darüber zu täuschen, daß ich seine Ansatzlinie am Corpus ciliare erkannte.

Die Linse zeigt bemerkenswerte Eigenschaften. Eine geringe Asymmetrie des Ringwulstes wurde festgestellt werden (vgl. bestehende Fig. K). Die Form der Linse des Flamingo erinnert an die des Fischreihers (s. unten). Der Ringwulst ist beim Flamingo nicht breit, aber dick und im Querschnitt annähernd dreieckig.

Auf den Ringwulst folgt nach innen eine ziemlich dicke Hüllschale, von welcher die Hauptlinse durch einen Spalt getrennt ist. Eine Zentrallinse fehlt. Die ganze Hauptlinse ist im Präparat durchsichtig gelbbraun, wenigstens in einem Augenpaar. Im andern ist nur die in Fig. K heller schattierte Partie gelbbraun, das dunkler Wiedergegebene weiß. Ich vermute hier nur eine ungleichmäßige Wirkung der Fixierflüssigkeit.

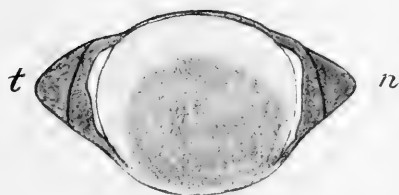


Fig. K.

Linse von *Phoenicopterus roseus*.  
6:1.

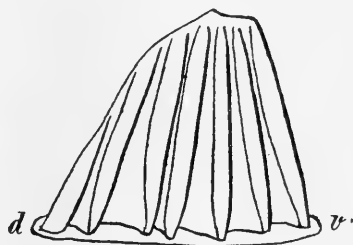


Fig. L.

Pecten von *Phoenicopterus roseus*.  
6:1.

Der Sehnerv ist von mäßiger Dicke. Eigentümlich ist die Lage seiner Eintrittsstelle in den Bulbus und damit auch die Lage des Pectens. Beide liegen ventral vom Netzhautzentrum und nicht temporad verschoben, wie es das Gewöhnliche ist.

Das Pecten ist in beiden Augenpaaren gleichartig entwickelt. Es ist von mittlerer Größe und besteht aus wenigen Falten, die von einer schwachen, nicht sehr scharfen Schneide überbrückt sind. Ein undeutliches Spitzchen ist über der 3. und 4. Falte (etwa in der Mitte des Pecten) vorhanden. Das Pecten ist nicht pigmentfrei, jedoch pigmentarm. Die Pigmentierung nimmt gegen den First hin bedeutend zu.

#### Auge von *Phoenicopterus roseus*, Maße und Zahlen.

Bulbus, Achse . . . . .	13,0 mm
horizontaler Durchmesser . . .	18,2 „
vertikaler Durchmesser . . .	17,5 „
Äquatorebene hinter (rekonstr.)	
Hornhautscheitel . . . . .	6,3 „
Cornea, Durchmesser . . . . .	10,7 „
Tiefe . . . . .	2,8 „
Corpus ciliare, vitrale Zone, Breite	
nasal . . . . .	4,7 „
Breite temporal . . . . .	5,5 „
Linse, Achse . . . . .	4,0 „
Durchmesser . . . . .	7,0 „
Sehnerv, Dicke . . . . .	2,1 „
Pecten, Länge der Basis . . . . .	6,0 „
Faltenlänge . . . . .	5,1 „
Zahl der Falten . . . . .	7

#### *Ardea cinerea* L., Fischreiher.

Material: Ein Augenpaar aus Frankfurt a. M., fixiert in Formol. Konservierung vorzüglich.

Der Bulbus ist von etwas längerem Horizontal- als Vertikal-durchmesser und in axialer Richtung ziemlich kurz. Die Cornea ist merklich nasad exzentrisch gelagert, jedoch liegt ihre Achse nicht oder wenigstens kaum im Winkel zu der des postäquatorialen Segments (nasad geneigt). An der Sclera ist das postäquatoriale Segment fast halbkuglig, das prääquatoriale sehr flach.

Die Cornea ist verhältnismäßig etwas dick und peripher noch dicker als zentral. Die Sclera ist dagegen ziemlich dünn, auch in der dem Corpus ciliare anliegenden Zone, wo nur dünne Knochenplättchen in viel Bindegewebe eingelagert sind.

Das Corpus ciliare ist hochgradig asymmetrisch, was teils durch eine erhebliche Nasadverschiebung der Linse im Auge bedingt ist (— ich glaube wenigstens annehmen zu dürfen, daß diese in den Präparaten beider Augen übereinstimmend beobachtete Lage der Linse einigermaßen der Wirklichkeit entspricht —), teils dadurch, daß das Corpus ciliare nasal viel weniger weit nach dem Äquator hin zurückgreift als temporal. Die Asymmetrie erstreckt sich auch auf die lentale Zone, welche übrigens scharf radiär gefältelt ist. Der CRAMPTON'sche Muskel ist lang und dünn. Der MÜLLER'sche ist sehr schwach. Die Iris ist an ihrer Hinterfläche dunkel pigmentiert. Die Pupille liegt nicht nur zum postäquatorialen Augensegment, sondern auch noch zur Hornhaut exzentrisch.

Die Linse ist von sehr auffälligem Bau. Zunächst ist sie von verhältnismäßig großer Dicke und Achsenlänge. Vor allem aber ist

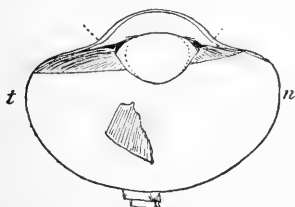


Fig. M.

*Ardea cinerea*. Linkes Auge,  
ventrale Hälfte. 2:1.

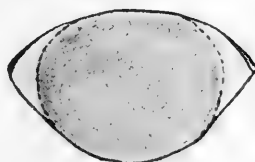


Fig. N.

*Ardea cinerea*. Linse.  
6:1.

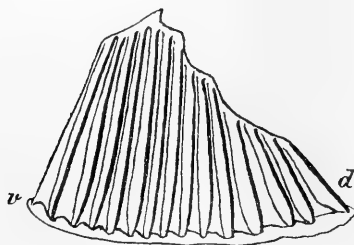


Fig. O.

*Ardea cinerea*. Pecten. 6:1

ihr Ringwulst so winzig dünn, daß er auch auf beistehenden Figuren nur bei genauem Hinsehen erkennbar sein wird. Sehr groß ist hingegen die im Präparat weiße, annähernd kuglige (etwas ellipsoidische) Zentrallinse, welche den ganzen Raum zwischen der proximalen und der distalen Linsenfläche ausfüllt und nur seitlich vom Ringwulst um ein gewisses Maß — die hellere Partie in Fig. N — entfernt ist.

Der Sehnerv ist mäßig dick. Seine Scheide ist von relativ erheblicher Dicke.

Das Pecten ist nach Größe und Faltenzahl von mäßiger Entwicklung. Es ist in ganzer Länge überbrückt und mit schneideartigem Kiele versehen, der bis zur 5. Falte aufsteigend, auf ihr in eine platte (messerspitzenähnliche) Spitze ausläuft und von hier ab indem er noch 2 Stufen bildet, fällt.

Auge von *Ardea cinerea*, Maße und Zahlen.

Bulbus, Achse . . . . .	12,2 mm
horizontaler Durchmesser . . . . .	16,8 „
vertikaler Durchmesser . . . . .	15,4 „
Äquatorebene bis Hornhautscheitel . . . . .	5,4 „
Hornhaut, Tiefe . . . . .	1,8 „
Durchmesser . . . . .	7,7 „
Dicke . . . . .	ca. 0,2—0,3 „
Linse, Achse . . . . .	3,8 „
Durchmesser . . . . .	5,5 „
Ringwulst . . . . .	minimal
Corpus ciliare, vitrale Zone, Breite dorsal . . . . .	4,0 „
nasal . . . . .	3,0 „
ventral . . . . .	4,0 „
temporal . . . . .	5,9 „
lentrale Zone, Breite nasal . . . . .	0,8 „
temporal . . . . .	0,9 „
Zahl der Falten proximal . . . . .	ca. 10
distal und in der lentalen Zone . . . . .	2—3
Sehnerv, Dicke (ohne Scheide) . . . . .	1,9 „
Pecten, Länge der Basis . . . . .	7,0 „
Länge der Falten . . . . .	5,2 „
Zahl der Falten . . . . .	14

*Gyps fulvus* (GM.), Gänsegeier.

Material: Ein Augenpaar, in Formol fixiert und vorzüglich konserviert, aus Frankfurt a. M.

Der Bulbus ist, von außen betrachtet, ein vollkommener Rotationskörper, wenigstens gilt dies durchaus für sein postäquatoriales Segment. Das prääquatoriale Segment ist zwar hochgradig unsymmetrisch infolge der schiefen Lage der Cornea (welche nasal am weitesten zurückgreift), doch kommt dies äußerlich nur in der Pigmentierung und kaum in den Formverhältnissen zum Ausdruck.

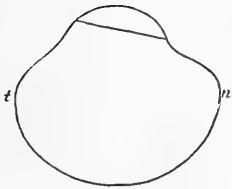


Fig. P.

*Gyps fulvus*. Kontur des linken Auges, von dorsal gesehen. 1:1.

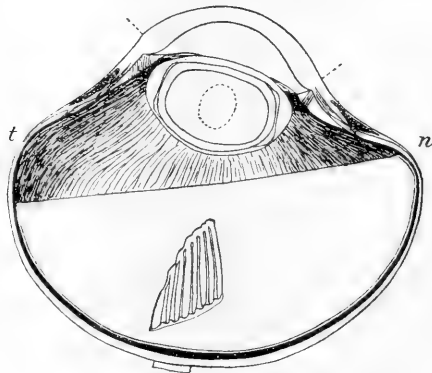


Fig. Q.

*Gyps fulvus*. Linkes Auge, ventrale Hälfte. 2:1.



Fig. R.

*Gyps fulvus*. Ciliarmuster auf der Linse. ca. 10:1.

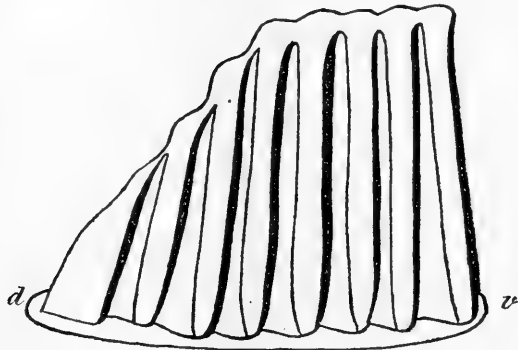


Fig. S.

*Gyps fulvus*. Pecten. 6:1.

Eine schwach exzentrische, nasal verschobene Lage der Cornea und der Pupille sowie eine geringe Horizontalelliptizität der Cornea ist zu bemerken. Letztere ist hier nicht, wie in vielen Fällen, nur durch die schiefe Lage der Pupille bedingt, sondern auch von außen, in der Richtung der Bulbusachse gesehen, erscheint die Cornea nicht ganz kreisförmig.

Die Cornea ist ziemlich flach und ungewöhnlich dick. Ihr Übergang zur Sclera vollzieht sich unter starker Verdünnung an ihrer Innenfläche.

Die Sclera ist vermöge einer ziemlich dicken Faserschicht im Augengrunde ziemlich mächtig, am Äquator aber, wo die Faserschicht sehr reduziert ist und die dünne Knorpelplatte fast die ganze Dicke ausmacht, viel dünner. Die Anschwellung des Knorpels am Ciliarkörper ist nicht allzu erheblich. Der Knochenring ist außen und namentlich innen noch in ziemlich dickes Fasergewebe eingehüllt.

Die Chorioidea ist im Augengrunde verhältnismäßig ziemlich dick.

Der Ciliarkörper ist hochgradig asymmetrisch, namentlich seine vitrale Zone. Sie ist nasal nicht nur so viel kürzer als temporal, wie es der asymmetrische Bau der Sclera erfordert, sondern sie reicht außerdem auch nasal viel weniger weit zurück als temporal. An der lentalen Zone ist die Asymmetrie längst nicht so auffallend. Bemerkenswert ist, daß in der lentalen Zone zwar die meridionalen Fältchen sehr deutlich zu sehen sind, aber auf ihnen keine Fortsätze, wie sie sich in der distalen Partie der vitralen Zone finden. Dementsprechend ist auch das Ciliarmuster auf der Linse fast rein radiärstreifig, obschon mit erkennbaren Unregelmäßigkeiten (Fig. R). Ganz deutlich konnte ich an diesem Auge sehen, was bereits RABL (1898) für die Augen der Vögel angibt, daß die Linse in der Berührungszone des Corpus ciliare eine feine Radiärkannelierung besitzt und die Ciliarfortsätze stets in die Vertiefungen der Cannelierung eingreifen.

Die beiden Ciliarmuskeln (M. CRAMPTONI und M. MÜLLERI) sind gut zu sehen, beide in der gewöhnlichen Anordnung. Der etwas kräftigere von beiden ist vielleicht der CRAMPTON'sche.

Die Iris ist pigmentlos, nur ihre Hinterfläche (die Pars iridica retinae) ist tiefschwarz pigmentiert.

Von der Linse ist außer dem bereits Erwähnten noch zu sagen, daß ihre Asymmetrie nur sehr wenig in die Augen fällt. Der Ringwulst ist von ziemlich erheblicher Dicke, die Hüllschale viel dünner.



Auf sie folgt nach innen ein breiter Spaltraum, der diesmal (wohl dadurch daß die Hauptfasermasse der Linse sich proximal von der Kapsel postmortal abgelöst hat) die Hauptfasermasse auch proximal, also allseitig umgibt. Im Zentrum liegt eine kleine, ovale, nicht ganz scharf umgrenzte Zentrallinse.

Der Sehnerv ist von mäßiger Dicke, ebenso die Retina.

Das Pecten ist im Verhältnis zu dem anderer Tagraubvögel klein und plump. Er besteht aus 8 mäßig hohen Falten, die sämtlich überbrückt sind. Die ersten 4 Falten sind von gleicher Länge, die 5. ist etwas niedriger, die letzten 3 nehmen ständig an Länge ab. Spitzchen sind nicht entwickelt.

#### Auge von *Gyps fulvus*, Maße und Zahlen.

Bulbus, Achse . . . . .	23,8 mm
horizontaler } Durchmesser . . . . .	27,4 „
vertikaler } . . . . .	
Äquatorebene bis Hornhautscheitel . . . . .	12,2 „
Cornea, Tiefe . . . . .	3,2 „
horizontaler Durchmesser . . . . .	12,0 „
vertikaler Durchmesser . . . . .	11,5 „
Dicke zentral . . . . .	1,0 „
Dicke peripher . . . . .	1,5 „
Sclera, Dicke im Augengrunde . . . . .	0,45 „
am Äquator <sup>1)</sup> . . . . .	ca. 0,1 „
am Scleroticalring . . . . .	0,7 „
Corpus ciliare, Breite der vitralen Form nasal . . . . .	7,6 „
temporal . . . . .	11,9 „
Breite der lentalen Zone . . . . .	1,5—2,1 „
Zahl der Falten auf 1 mm Breite proximal . . . . .	ca. 5
distal und in der lentalen Zone . . . . .	ca. 3
Linse, Achse . . . . .	6,3 „
Durchmesser . . . . .	9,7 „
Ringwulst, Breite . . . . .	3,7 „
Dicke . . . . .	0,9 „
Sehnerv, Dicke . . . . .	1,6 „
Pecten, Basislänge . . . . .	9,5 „
Faltenlänge . . . . .	7,1 „
Zahl der Falten . . . . .	8

1) In Fig. Q zu dick gezeichnet.

*Pernis apivorus* L., Wespenbussard.

Material: Ein Augenpaar aus Frankfurt a. M., in Formol fixiert und ganz vorzüglich konserviert. Im einen Auge ist die Linse pathologisch verändert.

Der Bulbus ist, von vorn gesehen, wenig elliptisch. Ziemlich getürmt ist das prääquatoriale Segment mit der stark vorspringenden Cornea. Das postäquatoriale Segment nähert sich außerordentlich stark einer Halbkugel. Die Cornea sitzt schief auf, indem sie nasal am weitesten zurückgreift, und zugleich ist sie als Ganzes eine Spur nach der nasalen Seite hin verschoben, sie ist also exzentrisch zum postäquatorialen Segment gelegen. Der Horizontaldurchmesser des Auges ist ein wenig länger als der Vertikaldurchmesser.

Die Cornea ist ziemlich dick und im Zentrum nicht dünner als nach der Peripherie hin.

Die Sclera muß dagegen als ziemlich dünn bezeichnet werden, insbesondere der Knochen des Sclerotalringes ist für ein Raubvogelauge dünn. Er ist nasal kürzer als temporal, was damit zusammenhängt, daß die Cornea nasalwärts verschoben und ihre Achse nasalwärts geneigt ist.

Das Corpus ciliare ist unsymmetrisch, und zwar ist die vitrale Zone nasal am schmalsten. An der lentalen Zone konnte ich eine Asymmetrie nicht ermitteln. Letztere Zone liegt der Linse nur distal von deren Äquator an. Das Ciliarmuster auf der Linse besteht aus einzelnen meridionalen Streifen, die sich proximad verbreitern und am Ende zum Teil in Flecken auflösen. Das Corpus ciliare tritt also in Form von Falten, ganz proximal aber auch in Form von Fortsätzen an die Linse heran. Der CRAMPTON'sche und MÜLLER'sche Muskel sind gut zu erkennen, der letztere ist verhältnismäßig kurz.

Die Linse (in Fig. V richtiger dargestellt als in Fig. T) zeigt einen ziemlich dicken Ringwulst, der durch einen breiten Spalt von einer gleichfalls dicken Hüllschale getrennt ist. In der Hauptlinse liegt eine mäßig große, ovale Zentrallinse mit kleiner Unregelmäßigkeit an ihrem proximalen Pole. Die Asymmetrie der Linse konnte ich nicht genau feststellen, doch dürfte sie kaum fehlen. Eine schiefe Lage der Linse im Auge halte ich für sehr wahrscheinlich.

Der Vogel war auf dem einen Auge erblindet, und die Linse dieses erkrankten Auges (Fig. W) zeigt eine starke Abplattung und Verflachung durch Reduktion der Haupt- und Zentrallinse sowie der

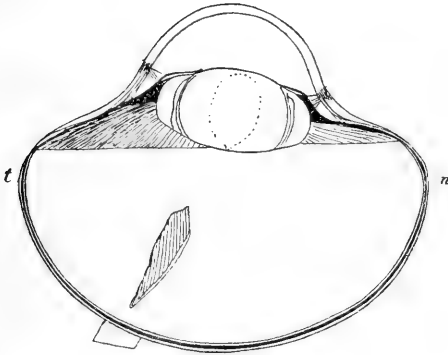


Fig. T.

*Pernis apivorus*. Linkes Auge,  
ventrale Hälfte. 2:1.



Fig. U.

*Pernis apivorus*. Ciliarmuster  
auf der Linse des Auges. 10:1.

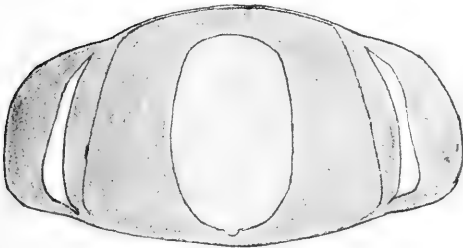


Fig. V.

*Pernis apivorus*. Linse.  
6:1.



Fig. W.

*Pernis apivorus*. Linse, pathologisch.  
6:1.

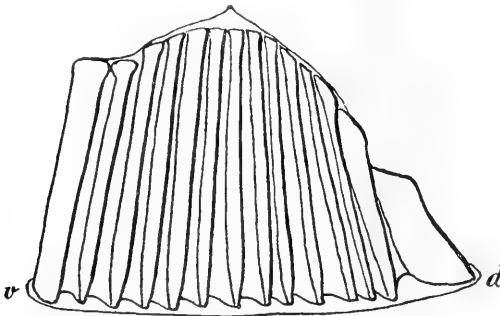


Fig. X.

*Pernis apivorus*. Pecten. 6:1.

Hüllschale. Dagegen ist der offenbar stark in sich zusammen-  
geschobene Ringwulst etwas dicker als an der normalen Linse.

Der Sehnerv ist ziemlich dick.

Das schöne Pecten ist mäßig groß und besteht aus 14 Falten, die sämtlich, bis auf die letzte, kleinste, überbrückt sind. Die 1. und 2. Falte sind gleichlang, die folgenden 3 nehmen etwas zu, von der 8. an nehmen sie wieder an Größe ab. Die Brücke läuft über der 7. Falte, also etwa in der Mitte des ganzen Pecten, in ein feines Spitzchen aus. Das Pecten ist mäßig pigmentiert, doch ist die Brücke tiefschwarz pigmentiert.

Auge von *Pernis apivorus*, Maße und Zahlen.

Bulbus, Achse . . . . .	23,3 mm
horizontaler Durchmesser . . . . .	27,2 „
vertikaler Durchmesser . . . . .	25,0 „
Abstand zwischen Äquator und Hornhaut-	
scheitel . . . . .	12,0 „
Hornhaut, Tiefe . . . . .	4,8 „
Durchmesser . . . . .	12,2 „
Dicke . . . . .	0,6 „
Sclera, Dicke im Augengrunde . . . . .	ca. 0,1 „
Dicke am Sclerotalring . . . . .	ca. 0,25—0,6 „
Corpus ciliare, Breite der vitralen Zone . . . . .	6,1—8,5 „
Breite der lentalen Zone . . . . .	ca. 1,5 „
Zahl der Falten auf 1 mm proximal . . . . .	ca. 10
distal und in der Linsenzone . . . . .	ca. 4—6
Linse, Achse . . . . .	5,5 „
Durchmesser . . . . .	10,0 „
Ringwulst, Breite . . . . .	4,0 „
Dicke . . . . .	1,1 „
Sehnerv, Dicke . . . . .	2,7 „
Pecten, Basislänge . . . . .	9,8 „
Faltenlänge . . . . .	7,0 „
Zahl der Falten . . . . .	14

*Haliaetus albicilla* (L.), Seeadler.

Material: 3 Augenpaare aus Frankfurt a. M., davon 2 in Formol, 1 in MÜLLER'scher Flüssigkeit konserviert. Ich finde zwischen den 3 Augenpaaren ziemlich beträchtliche Unterschiede, so daß es mir angebracht erscheint, zuerst nur die Augen des am besten in Formol konservierten Paares genau zu behandeln und

hernach die Unterschiede, die sich bei den übrigen zeigen, hervorzuheben.

Fig. Y wird es verständlich machen, daß der Bulbus dieses Auges von außen — gleich dem von *Gyps* — ziemlich regelmäßig erscheint, zumal wenn ich gleich hinzufüge, daß es ein vollkommener Rotationskörper ist. Ja die Regelmäßigkeit wird noch sozusagen zufällig dadurch erhöht, daß Achse und Durchmesser des Bulbus fast von gleicher Länge sind. Der Eindruck der Regelmäßigkeit wird nur dadurch gestört, daß die pigmentierte Conjunctiva bulbi temporal viel weiter nach vorn reicht als nasal. Viel weniger auffällig ist die exzentrische, nasal verschobene Lage der Cornea. Auch die Pupille ist nasal verschoben, war jedoch beim konservierten Auge wegen der Trübheit der Cornea nur schwer zu erkennen ist.

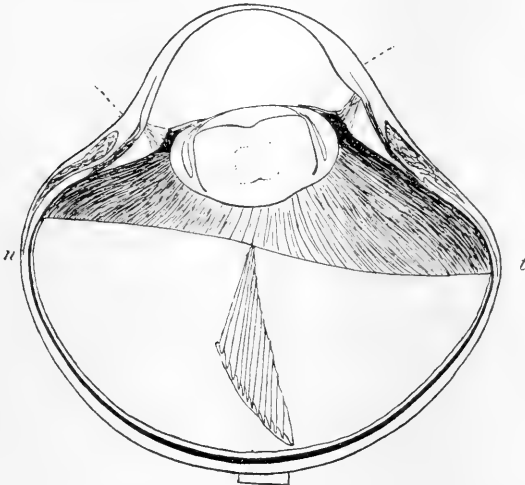


Fig. Y.

*Haliaeetus albicilla*. Rechtes Auge, ventrale Hälfte. 2:1.

Im Durchschnitt (Fig. Y) erscheint das Auge sogleich viel unregelmäßiger, was jedoch weniger an der Cornea liegt — diese ist nicht so unregelmäßig gebaut wie die Conjunctiva bulbi — als am Corpus ciliare.

Die Cornea ist ziemlich dick und peripher noch beträchtlich dicker als zentral. Eine Randverdünnung nach der Sclera hin kann ich nicht ganz sicher konstatieren, da die Cornea eingesunken und hierbei etwas deformiert ist. Rechts in Fig. Y glaubte ich eine

solche zeichnen zu sollen. Am Cornearande in Fig. Y links kann man deutlich den sog. Hornhautsporn sehen: ein spornförmiges Stück verlängert sich distad in die innere Lamelle, proximad in den CRAMPTON'schen Muskel.

Die Sclera ist im Augengrunde vermöge ihrer stark entwickelten Faserschicht (die ich in Fig. Y nicht von der Knorpelschicht besonders abgegrenzt habe) sehr dick, der Knorpel ist viel dünner. Letzterer nimmt am Äquator fast die ganze Dicke der Sclera ein und endigt distal von ihm noch mit einer gewissen Anschwellung. Der Sclerotalring ist nicht sehr dick, und distad ist zwischen dem Scleraknochen und dem Corneagewebe noch ein bindegewebiges Stück Sclera eingeschaltet. Der Knochen zeigt eine bereits mit bloßem Auge erkennbare deutliche Markhöhle. Der Sclerotalring ist nasal schmaler als temporal, da ja auch die Cornea nasal am weitesten zurückgreift. Das Corneagewebe beginnt aber temporal bereits etwas früher, als die Conjunctiva bulbi aufhört, weshalb auch die Cornea, wie schon gesagt, im Schnitt weniger unsymmetrisch erscheint als von außen.

Die mäßig dicke Chorioidea geht proximal in das sehr asymmetrische Corpus ciliare über. Die lentale Zone desselben ist schmal und, wenn das Präparat nicht trägt, auch sehr asymmetrisch. Die Fältchen beginnen an der Retina sehr fein, erhöhen sich distal unter Verminderung ihrer Zahl und lassen sich in dieser Gestalt auch über die Linsenzone hin verfolgen. Das Ciliarmuster auf der Linse besteht demgemäß aus parallelen Streifen. Die Linse ist nur distal von ihrem Äquator an den Falten direkt befestigt, ihre Hinterfläche hängt aber an feinen (auf dem Bilde nicht sichtbaren) Fasern, die von den Fortsätzen der Ciliarfalten ausgehen.

MÜLLER'scher und CRAMPTON'scher Muskel haben die gewöhnliche Anordnung. Der erstere ist klein, der letztere ziemlich gestreckt. Jener entspringt in der Gegend der Knochenhöhle des Scleraknochens und geht in die innere Hornhautlamelle über, dieser vitral und ein wenig distal vom Ursprung jenes, worauf er proximad in das Corpus ciliare inseriert. Man wird beide in Fig. Y, namentlich links, erkennen können.

Die Linse ist mäßig groß. Ein ziemlich plumper und übrigens auch asymmetrischer Ringwulst ist durch einen breiten zylindrischen Spaltraum von einer ziemlich dicken Hüllschale getrennt. Die Hauptlinse erscheint im Querschnitt fast sechseckig. Sie ist von der distalen Calotte der Hüllschale durch einen breiten Spalt

getrennt und zeigt hier in der Mitte eine kleine Einziehung. Fast quadratisch im Querschnitt ist die Zentrallinse. Sie zeigt proximal eine kleine Konkavität. Eine schiefe Lage der Linse auch im lebenden Auge halte ich für wahrscheinlich.

Der Sehnerv ist ziemlich dick und tritt fast genau ventral vom Netzhautzentrum ins Auge ein.

Relativ dünn ist die Retina.

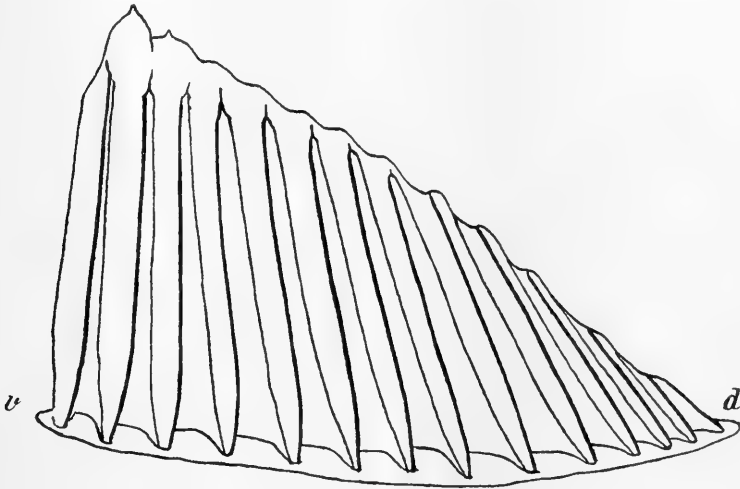


Fig. Z.

*Haliaeetus albicilla*. Pecten. 6:1.

Das sehr schöne Pecten (Fig. Z) hat im einen Auge 13, im andern  $13\frac{1}{2}$  Falten. Es hat fast reine Dreiecksform. Auffällig ist, daß es sehr wenig pigmentiert und größtenteils rein weiß ist. Wenig bräunliches Pigment findet sich nur an der Wurzel der Falten sowie im obern Drittel. Der ganze First des Pectens ist ganz tiefschwarz pigmentiert. Ich möchte noch darauf hinweisen, wie die längern Falten sich distal kapitalähnlich verbreitern und mit Ausnahme der 4 kleinsten sich proximal hörschenförmig verjüngen und zugleich im Querschnitt so gebogen sind, daß sie auf beiden Seiten des Pectens nach dem Netzhautzentrum hin schreiten (s. auch Fig. Y). Der First des Pectens zeigt eine wellige Linie; nur die beiden längsten Falten, die 2. und die 3. sind überbrückt, und jede von ihnen trägt ein kleines, schwer sichtbares Spitzchen.

Auge von *Haliaetus albicilla*, Maße und Zahlen.

Bulbus, Achse . . . . .	30,6 mm
horizontaler } Durchmesser . . . . .	30,9 "
vertikaler } . . . . .	
Abstand zwischen Äquator und (rekon-	
struiertem) Hornscheitel . . . . .	17,8 "
Abstand zwischen Äquator und Hornhaut-	
rand (d. h. Rand der Conj. bulbi) nasal	10,0 "
temporal . . . . .	14,3 "
Cornea, Tiefe (rekonstr.) . . . . .	6,0 "
horizontaler und vertikaler Durchmesser .	15,5 "
Dicke, central . . . . .	0,2—0,3 "
Dicke, peripher . . . . .	1,5—1,8 "
Sclera, Dicke im Augengrunde . . . . .	0,7 "
Dicke des Knorpels am Ciliarkörper . . .	0,5 "
Dicke der Sclera am Sclerotalringe	1,5—1,8 "
Corpus ciliare, Breite der vitralen Zone nasal .	9,3 "
temporal . . . . .	13,3 "
Breite der lentalen Zone nasal . . . . .	1,5 "
temporal . . . . .	2,2 "
Zahl der Falten auf 1 mm proximal .	ca. 7
distal und in der Linsenzone . . . . .	ca. 3
Linse, Achse . . . . .	6,6 "
Durchmesser . . . . .	11,1 "
Ringwulst, Breite . . . . .	4,0—4,5 "
Dicke . . . . .	0,8—1,0 "
Sehnerv ohne Scheide, Dicke . . . . .	3,4 "
Pecten, Länge der Basis . . . . .	16,1 "
Länge der Falten . . . . .	14,7 "
Zahl der Falten . . . . .	13—13 <sup>1</sup> / <sub>2</sub>

Das 2., gleichfalls in Formol fixierte Augenpaar soll von einem jungen Seeadler stammen. Es ist viel weniger gut erhalten, läßt aber mit großer Bestimmtheit eine Reihe von Unterschieden gegen das vorher beschriebene erkennen. Ich würde glauben, es lägen Augen einer nahe verwandten Art vor, wenn nicht bei *Haliaetus albicilla* ein Fehler in der Bestimmung fast ausgeschlossen wäre.

Die Cornea ist, obwohl das Auge nicht größer ist als das vorige, etwas dicker als in jenem: sie ist zentral 0,8, peripher 1,8



bis 2,0 mm dick. Auch der Scleraknochen ist kräftiger. Die Linse zeigt (vgl. Fig. A<sup>1</sup>) wesentliche Unterschiede gegen die in Fig. Y abgebildete. Der viel größere Umfang der Zentrallinse wenigstens kann weder auf der Konservierungsart noch auf dem Akkommodationszustande beruhen, er muß eine dauernde Eigenschaft dieses Auges sein.

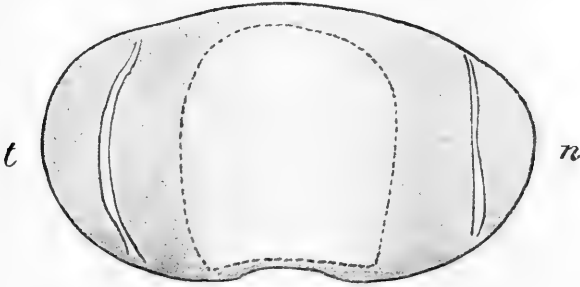


Fig. A<sup>1</sup>.

Zweites Augenpaar von *Aquila chrysaetus*. Linse. 6:1.

Das Pecten ähnelt dem vorher beschriebenen in seinem Bau, besteht aber aus 14 Falten, und, was noch viel auffälliger ist, es ist überall schwarz pigmentiert. Es trägt nur ein Spitzchen, das breit wie eine Messerschneide ist.

Die Retina scheint in diesem Auge dicker zu sein als im vorigen.

Das 3. Augenpaar ist in MÜLLER'scher Lösung fixiert. Sein äußerer Erhaltungszustand ist gleichfalls nicht sehr gut.

Die Dickenverhältnisse der Cornea gleichen hier etwa dem vorigen Auge.

Auch die Linse ist hier ähnlich beschaffen wie dort, nur fehlt ihr die Einziehung am proximalen Pol, und die Zentrallinse ist von vollkommener Ovalform im Durchschnitt.

Das Pecten steht in seiner Pigmentierung etwa in der Mitte zwischen der des 1. und des 2. Auges. Die Zahl seiner Falten beträgt 16. Es trägt nur ein Spitzchen.

### *Aquila chrysaetus* (L.), Steinadler.

Material: 1 Augenpaar aus dem Zoologischen Garten in Frankfurt a. M., fixiert in Formol. Die Konservierung ist gut, ob schon die Cornea völlig eingefallen ist und auch die Sclera im

Fundus oculi eine Einbuchtung zeigt. Diese Einbuchtung ist in beiden Augen gleich groß, liegt aber, wie ich hier bemerken will, in jedem an einer andern Stelle. Daraus dürfte folgen, daß es in der Sclera keinen ausgesprochenen *Locus minoris resistentiae* gibt, sondern ihre Dicke überall ziemlich genau die gleiche ist.

Vom Adlerauge hat bereits SOEMMERRING eine vortreffliche Beschreibung gegeben, die ich nur insoweit zu ergänzen habe, als es der Plan meiner Untersuchung erfordert.

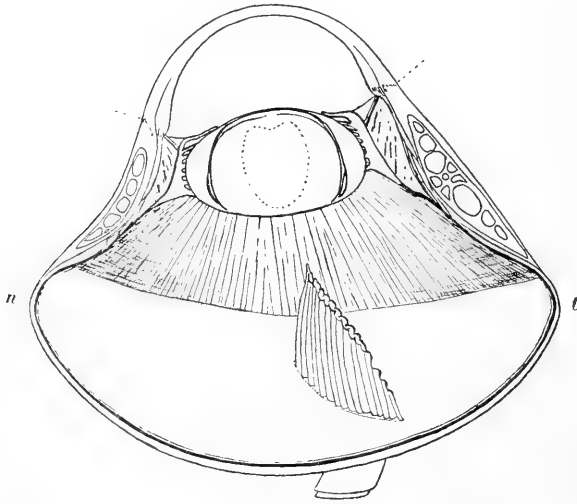


Fig. B<sup>1</sup>.

*Aquila chrysaetus*. Rechtes Auge, ventrale Hälfte. 2:1.

Zunächst ist zu bemerken, daß das Adlerauge schon halb ein Teleskopauge darstellt. Sodann möchte ich vor allem die Unregelmäßigkeit des Auges hervorheben. Die Unregelmäßigkeit zeigt sich zunächst in der ungleichen Breite des Scleroticalringes und des *Corpus ciliare* (beide sind nasal bedeutend schmaler als temporal, und SOEMMERRING gibt irrtümlich das Umgekehrte an, während seine Zeichnung richtig ist), ferner im asymmetrischen Bau der Linse und in der Lage der Pupille.

Indem ich im Folgenden zu einer genauern Beschreibung des Adlerauges übergehe, beziehe ich mich, soweit möglich, auf SOEMMERRING.

Der *Bulbus* hat fast die gleiche Horizontal- wie Vertikal-

ausdehnung. Etwas kürzer ist die Achse. Die Hornhaut liegt schief, sie greift nasal bedeutend weiter zurück als temporal.

Seine charakteristische Gestalt (Teleskopauge) erhält der Bulbus durch sein kleines proximales Augensegment, den breiten, konischen Scleroticalring und die kleine, stark gewölbte Cornea.

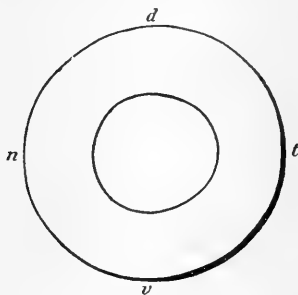


Fig. C<sup>1</sup>.

*Aquila chrysaetus*. Linkes Auge, Konturen des Bulbus und der Cornea in Aufsicht.  
1:1.

Die Cornea ist von der Fläche gesehen fast völlig kreisförmig, nur schwer erkennt man (Fig. C<sup>1</sup>) eine geringe, dorsad und temporad gerichtete Vorbuchtung. Die Tiefe der Cornea konnte ich nur hypothetisch rekonstruieren. SOEMMERRING sagt:

„*Cornea parva, rotunda, multum convexa dimidium fere globi referens, in centrum paulum tenuior quam in periphèria, lamellulis multis conflata.*“

Ich habe nur hinzuzufügen, daß die Cornea bei *Aquila chrysaetus* relativ dick ist. An ihrer Peripherie kann man ihre Teilung in 2 Lamellen erkennen, deren innere anfangs fast so dick wie die äußere ist, nach dem Zentrum hin aber bald an Dicke abnimmt und alsdann rasch ihre scharfe Abgrenzung gegen die äußere Lamelle verliert. Am Scleralrande verdünnt sich die innere Lamelle vor dem Übergange in den leicht erkennbaren CRAMPTON'schen Muskel in ausgesprochenem Maße, indem ihre Innenfläche plötzlich eine Umbiegung nach außen erfährt.

„*Sclerotica in fundo oculi convexa, ubique tenuis, parum flexilis, e duabus laminis constans, externa nempe cum nervi optici vagina connata, fibrosa, alba, scleroticae mammalium, similior: interna cartilaginea, elastica, subpellucida, prope nervi insertionem rotundata, distincta margine terminata: Duabus his laminibus ad anteriora reflexis intercedit annulus osseus; versus aurem latior ac versus rostrum, in medio validissimus, versus marginem anteriorem et magis adhuc versus posteriorem extenuatus.*“

*Componitur quatuordecim laminis osseis, oblongis lateribus obliquis ibi invicem imbricatim squamarum ad instar impositis, harmonia unitis, intus cancellatis; obtegitur exterius lamina sclerotices alba, fibrosa, quae supra marginem ejus anteriorem procedens corneam in circumferentia tota ad lineae latitudinem obducit, ligamentum annulare flexibile nigrescens ibi efformans, ita ut superficies corneae externa minor, quam interna evadat.“*

Ich kann SOEMMERING'S Angaben nur in allem bestätigen. Ich fand übrigens den Sclerotalring dort, wo er am schmalsten ist, also nasal, auch am dünnsten. Dorsal ist seine Breite wie Dicke etwa wie temporal, ventral steht sie dem nasal angetroffenen Verhalten näher. Es gibt keine Regelmäßigkeit darin, nach welcher Richtung die Schuppen einander decken bzw. gedeckt werden, vielmehr greift manche Schuppe beiderseits unter, manche über der benachbarten. Die meisten greifen freilich unter die eine und über die andere, so daß eine wirkliche schuppen- oder dachziegelartige Deckung eintritt. Fast jede Schuppe greift übrigens proximal mit einem Teil unter die benachbarte, wenn der distale Teil über dieselbe greift, und umgekehrt, so daß die Begrenzungsfläche zweier Schuppen eine spiralförmige Windung erhält (Fig. D<sup>1</sup>). Die



Fig. D<sup>1</sup>.

Einzelne Knochenschuppe des  
Sclerotalringes von *Aquila  
chrysaetus*. ca. 2:1.

Faserschicht der Sclera ist hier äußerst dünn, wemngleich sie sehr fest ist und sich nur schwer von den Knochenplatten abziehen läßt. Im Augengrunde dagegen ist die Faserschicht viel mächtiger als der Knorpel, welcher überall von etwa gleicher Dicke ist und erst in der Ciliarpartie, kurz vor seinem Ende, etwas anschwillt. Das Übergreifen der Faserschicht über den äußern Hornhautrand werden wir besser der Conjunctiva bulbi als der Sclera zuschreiben.

„*Chorioidea in fundo oculi tenuis, vasculis amplis, planiusculis contexta, pulla, in coronam ciliarem, ejusdem quam annulus osseus latitudinis transit.“*

Die feinem, aber noch makroskopisch (bei Lupenvergrößerung) erkennbaren Verhältnisse des Corpus ciliare lassen sich wegen ihrer verhältnismäßig bedeutendern Größe beim Adlerauge relativ

leicht studieren. Man kann verfolgen, wie im proximalen Drittel der vitralen Zone viele schmale, niedrige Faltenwülste nebeneinander stehen, wie diese distad — und zwar namentlich etwa an der Grenze des proximalen und mittlern Drittels — teils verstreichen, teils miteinander verschmelzen, und wie aus ihnen dann unter Verminderung ihrer Zahl höhere, schneidenähnliche Falten hervorgehen. Diese tragen im distalen Drittel einen etwas geschlängelten Verlauf zur Schau, sind hier auch mit einigen kleinern, kegelähnlichen Fortsätzen besetzt. In der lentalen Zone schwindet der geschlängelte Verlauf wieder. Die Fortsätze stehen dichter und sind länger, wobei sie sich der äußern Linsenkontur anlegen. Es ist hervorzuheben, daß die lentale Zone ziemlich breit ist und die Linse von ihr an ihrem Äquator umfaßt wird. Übrigens ist die lentale Zone des Corpus ciliare nasal auch weniger breit als temporal; den Unterschied fand ich im einen Auge mit 2,0 gegen 3,0 mm noch bedeutender als im andern, auf welches sich die Zeichnung Fig. B<sup>1</sup> bezieht.

„*Iris multo magis quam in quadrupedibus a chorioidea diversa ac determinata, planiuscula, ferruginea, posterius tegitur uvea atra propriam laminam constituyente [die Pars ectoblastica iridis. F.] ab iride facili negotio sine laceratione integra separabilis, quod in mammalibus raro succedit [bezieht sich natürlich nicht auf das konservierte Auge]. Pupilla perfecte rotundata, cantho oculi interno proprior, valde mobilis plerumque interdum ampla.*“

Die Ciliarmuskeln haben dieselbe Gruppierung wie bei voriger Art. Sie sind als weiße, schwarz begrenzte Flächen in Fig. B<sup>1</sup> gezeichnet.

Vom sogenannten Ligamentum pectinatum iridis sieht man namentlich einen Faserzug vom Hornhautsporn aus horizontal (i. d. Fig. B<sup>1</sup>) zur Irisperipherie ziehen; ein stärkerer Faserzug zieht schräg herab zum vordern äußern Teile der Grundplatte des Corpus ciliare. Ihm schließen sich viele feine, den Raum zwischen Ciliarkörper und CRAMPTON'schem Muskel erfüllende Fasern an (in Fig. B<sup>1</sup> nur schematisch angedeutet).

„*Lens crystallina utrimque parum convexa, ante praesertim complanata, marginem habet admodum obtusam, quam corona processuum ciliarium arcte amplectitur.*“

Ich habe dieser durchaus zutreffenden Beschreibung noch manches hinzuzufügen. Es ist ein recht breiter und mäßig dicker Ringwulst vorhanden. Ein äußerst schmaler Spalt trennt ihn von der von

mir so genannten Hüllschale. Diese umschließt die Hauptlinse, welche in beiden mir vorliegenden Augen von der distalen Calottenhülle deutlich durch einen Spalt getrennt ist. Sie hat proximal und distal fast planparallele Begrenzungsflächen. In ihr liegt (undurchsichtig weiß im Präparat) eine Zentrallinse von Eiform, jedoch mit deutlicher Konkavität am distalen Pole. Die zentrale Partie der Zentrallinse ist noch heller weiß als die periphere. Wichtig ist die Asymmetrie des Ringwulstes. Er ist temporal mächtiger als nasal, da er dort proximad nicht so rasch an Dicke verliert wie hier. Hierdurch wird die ganze Linse etwas unsymmetrisch, was freilich erst bei Betrachtung des Ringwulstes in die Augen fällt. Zwischen dem dorsalen und ventralen Verhalten besteht wenigstens eine so ausgesprochene Asymmetrie nicht. Daß die Linse zur Achse des retinalen Segments eine schiefe Lage hat und mehr nach der Hornhaut orientiert ist (wie in Fig. B<sub>1</sub> dargestellt), scheint mir nicht unwahrscheinlich, ich kann es aber nicht ganz sicher nachweisen.

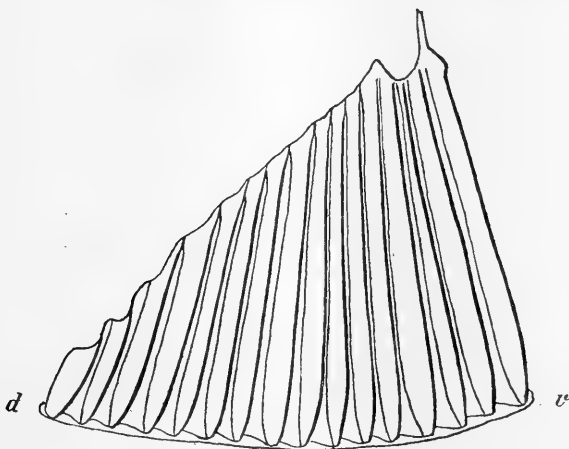
„*Nervus opticus gracilis*,“ — ich würde sagen mäßig dick — „*fundo oculi oblique inferne et externe accedens* [d. h. er tritt in das ventral-temporale Netzhautviertel ein], „*extremo in caudam planiusculam quasi angustatus penetrat scleroticam, lacunam ibi habentem quinque lineas longam et unam vix latam. In oculi cavitate, languam stria alba angusta, a chorioidea nigra circumdata apparet a parte superiore externa ad partem inferiorem internam tendens.*“

Dieselbe Lage hat das aus der Sehnerveneintrittsstelle entspringende, nach SOEMMERRING 14faltige Pecten. Von ihm sagt SOEMMERRING:

„*Pecten nigrum, trapezioides erectum, utrimque quatuordecim plicis conspicuum, structura coronae ciliari simillimum. In marginem terminatur, quae filo albido vel transparente cum lentis parte inferiore cohaeret.*“

Dieser weißliche Faden kann wohl nur ein bei der Präparation entstandenes Kunstprodukt im Glaskörper sein, ich finde von ihm nichts. Ich gab bereits in einer vorläufigen Mitteilung (1908) eine Abbildung vom Pecten des Adlerauges. Während ich das zu dieser Abbildung verwandte Pecten inzwischen in Mikrotomschnitten verarbeitet habe, kann ich jetzt in Fig. E<sub>1</sub> eine mikroskopische Abbildung des Pectens des zweiten Auges geben. Diese Abbildung ist wohl etwas genauer als jene, doch ist der beträchtliche Unterschied in der Faltenzahl (dort 13½, hier 16) sicher vorhanden. Die einzelnen Falten verzüngen sich proximad hörschenförmig. Distad verdicken sie sich etwas, so daß sie von der Seite wie mit kleinen

Kapitälchen besetzt erscheinen. Infolge dieser Verdickung bietet das Pecten von der Kante gesehen nicht mehr den Anblick einer Wellenlinie, sondern die Falten sind dort miteinander verwachsen, jedoch so, daß man die einzelnen Falten in der zusammenhängenden Brückenochdurch Querrinnen voneinander unterscheiden kann (s. Fig. B<sup>1</sup>). Nur die 3 letzten, kleinsten Falten haben diese Verdickung nicht, dieses Ende des Pectens erscheint daher von der Kante gesehen als Wellenlinie. Über der 1. und 2. Falte steht ein ziemlich hohes Spitzchen, das von der Seite des Fächers gesehen, etwas schmaler erscheint als von seiner Kante gesehen. Ein zweites Spitzchen fand ich im einen Auge über der 3. Falte, im andern über der 4. und 5.

Fig. E<sup>1</sup>.

*Aquila chrysaetus*. Pecten. 6:1.

„*Retina tenuis e fibris medullaribus optici nervi circa pectinis basin undique emergentibus oritur globumque dimidium fere usque ad coronam ciliarem invertit.*“

Die Retina bildet nur einen ziemlich kleinen Kugelflächen-ausschnitt, der im Querschnitt etwa nur einen Viertelkreis darstellt

Fig. F<sup>1</sup> stellt den Augapfel von cranial dar. Man sieht die Nickhautmuskulatur, den Sehnerven und die Nickhautdrüse mit ihrem Ausführungsgange. Die punktierte Linie deutet die Lage des Pectens an. Die übrigen in der Fig. nicht gezeichneten Augenmuskeln können wohl schwach genannt werden (im Verhältnis zur Größe des Auges). Über die Beziehungen des Auges zum Kopfe sagt SOEMMERRING:

„*Oculorum bulbi parum mobiles in orbitis haud profundis firmiter sedent, superne osse superciliari proprio tecti, pariete intergerino osseo, tenui, ab invicem tantum separati, magnitudine cerebrum aequantes.*“

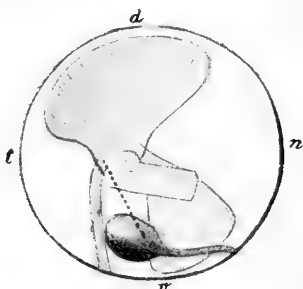


Fig. F¹.

*Aquila chrysaetus*. Linkes Auge von cranial. 1:1.

Auge von *Aquila chrysaetus*, Maße und Zahlen.

Bulbus, Achse . . . . .	31,0 mm
horizontaler Durchmesser . . . . .	34,5 "
vertikaler Durchmesser . . . . .	33,5 "
Abstand zwischen Äquator und (rekonstruiertem) Hornhautscheidung . . . . .	18—22,5 "
Abstand zwischen Äquator und (rekonstruiertem) Hornhautrand . . . . .	11,6—16,1 "
Cornea, Tiefe (rekonstr.) . . . . .	6,4 "
horizontaler Durchmesser . . . . .	17,0 "
vertikaler Durchmesser . . . . .	15,5 "
Dicke, central . . . . .	0,7 "
Dicke, peripher (am Hornhautsporn) . . . . .	1,7 "
Sclera, Dicke im Augengrunde . . . . .	0,8 "
Dicke des Knorpels im Augengrunde . . . . .	ca. 0,1 "
Dicke des Knorpels am Ciliarkörper . . . . .	0,5 "
Dicke am Scleroticalringe . . . . .	1,7 (nasal) —2,7 "
Chorioidea, Dicke . . . . .	ca. 0,2 "
Corpus ciliare, Breite der vitralen Zone dorsal . . . . .	10,8 "
nasal . . . . .	9,2 "
ventral . . . . .	12,0 "
temporal . . . . .	12,6 "
Breite der lentalen Zone nasal . . . . .	2,0 bzw. 3,5 "
temporal . . . . .	3,0 bzw. 3,9 "



Zahl der Falten auf 1 mm in der vitralen	
Zone proximal . . . . .	ca. 9
distal und in der lentalen Zone . . . . .	ca. 4
Linse, Achse . . . . .	7,0 mm
Durchmesser . . . . .	11,6 „
Ringwulst, Breite <sup>1)</sup> . . . . .	ca. 5,2 „
Dicke . . . . .	ca. 1,5 „
Sehnerv (ohne Scheide), Dicke . . . . .	3,0 „
Retina, Dicke im Zentrum . . . . .	ca. 0,05—0,1 „
Pecten, Länge der Basis . . . . .	11,5 bzw. 10,7 „
Faltenlänge . . . . .	10,5 bzw. 9,2 „
Zahl der Falten . . . . .	13½ bzw. 16

*Falco subbuteo* L., Baumfalke.

Material: 1 Augenpaar aus Frankfurt a. M., in Formol fixiert. Fixierung sehr gut, insofern die Retina auch nicht das kleinste Fältchen zeigt, doch ist die Cornea eingefallen.

Der Bulbus ist von außen her von ziemlich regelmäßiger Form, was namentlich an der nur sehr geringen, nasad gerichteten Neigung der Cornea liegt. Die Exzentrizität der Cornea ist nur minimal. Im übrigen ist der Bulbus merklich horizontalelliptisch (also kein Rotationskörper), und seine Achse ist ziemlich kurz.



Fig. G¹.

*Falco subbuteo*. Linkes Auge, von ventral gesehen. 1:1.

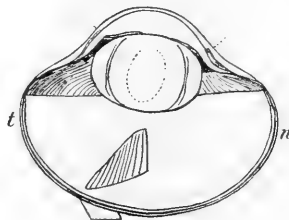


Fig. H¹.

*Falco subbuteo*. Linkes Auge, ventrale Hälfte. 2:1.

Die Cornea ist ziemlich flach und im Verhältnis zu der geringen Größe des Auges von mäßiger Dicke, in ihrem Zentrum am dünnsten. Sehr dünn ist die Sclera, namentlich im Augengrunde. Das Corpus

1) Die Asymmetrie des Ringwulstes läßt sich nicht gut zahlenmäßig ausdrücken.

ciliare ist in seiner vitralen sowohl wie in der lentalen Zone deutlich asymmetrisch. Der CRAMPTON'sche Muskel ist ziemlich kräftig, wesentlich schwächer ist der MÜLLER'sche Muskel. Das Ciliarmuster auf der Linse ist rein parallelstreifig. Viel feiner radiärgefaltet ist die proximale Seite der Iris.

An der großen Linse ist die Asymmetrie nicht auffällig, ja ich konnte die Grenze des Ringwulstes gegen die Hüllschale gar nicht so scharf erkennen, wie sie in Fig. H<sub>1</sub> gezeichnet ist, weil diese Teile dicht aneinander gepreßt sind und damit wahrscheinlich noch im Präparat das ursprüngliche, wirkliche Verhalten zeigen. Die Form der Linse ist eine rein ovale. Was vor allem an der Linse von *Falco subbuteo* auffällt, ist ihre bedeutende (natürlich relative) Größe im Verhältnis zu den Linsen anderer Tagraubvögel. Eine ziemlich scharf umgrenzte Zentrallinse von reiner Ovalform ist vorhanden.

Der Sehnerv ist ziemlich dick.



Fig. J<sup>1</sup>.

*Falco subbuteo*. Ciliarmuster  
auf der Linse. 10:1.

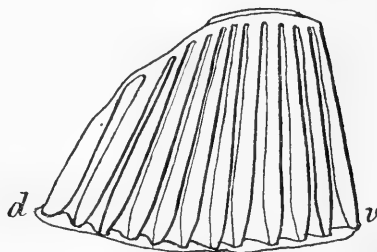


Fig. K<sup>1</sup>.

*Falco subbuteo*. Pecten.  
6:1.

Das Pecten ist 12faltig und von mittlerer Größe. Es ist in ganzer Länge überbrückt. Die ersten 7—8 Falten sind etwa von gleicher Länge, die folgenden nehmen an Länge ab. Die 2.—9. tragen eine niedrige, doch deutlich erkennbare, scharfe Schneide. Spitzchen sah ich nicht.

#### Auge von *Falco subbuteo*, Maße und Zahlen.

Bulbus, Achse . . . . .	14,0 mm
horizontaler Durchmesser . . . . .	17,0 „
vertikaler Durchmesser . . . . .	15,6 „
Abstand zwischen Äquator und (rekon-	
struiertem) Hornhautscheitel . . . . .	7,2 „

Abstand zwischen Äquator und Cornealrand	5,5 mm
Cornea, Tiefe . . . . .	1,9 „
Durchmesser . . . . .	8,0 „
Dicke, peripher . . . . .	ca. 0,5 „
Dicke, zentral . . . . .	ca. 0,2 „
Sclera, Dicke im Augengrunde . . . . .	ca. 0,1 „
Dicke am Sclerotalring . . . . .	ca. 0,4 „
Corpus ciliare, Breite der vitralen Zone . . . . .	4,4—5,4 „
Breite der lentalen Zone . . . . .	ca. 0,5 „
Zahl der Falten auf 1 mm proximal . . . . .	ca. 10
distal und in der lentalen Zone . . . . .	3
Linse, Achse . . . . .	5,2 „
Durchmesser . . . . .	7,1 „
Ringwulst, Breite . . . . .	ca. 4,0 „
Dicke . . . . .	ca. 1,0 „
Sehnerv, Dicke . . . . .	1,8 „
Pecten, Länge der Basis . . . . .	7,0 „
Faltenlänge . . . . .	5,0 „
Zahl der Falten . . . . .	12

*Spilornis melanotis* (JERD.).

Material: 1 Augenpaar aus Frankfurt a. M., fixiert in Formol. Die Konservierung ist im allgemeinen ausgezeichnet, wenschon in jedem Auge sowohl die Cornea wie die Sclera an einer Stelle eingebault ist.

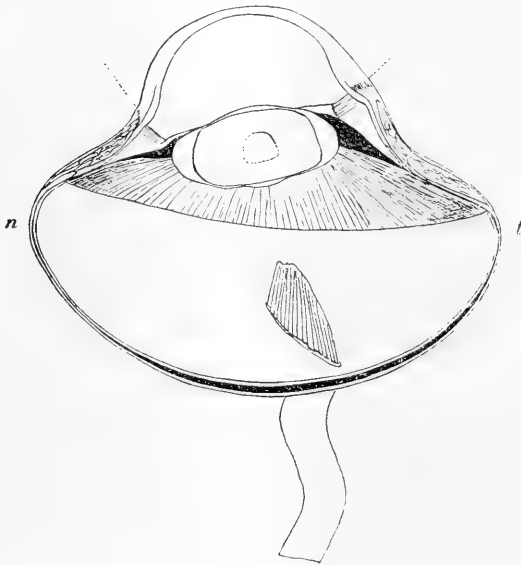
Der Bulbus ist, wenn man von seiner stark gewölbten Cornea absieht, ziemlich kurz; prä- und postäquatoriales Segment der Sclera sind relativ flach, die Cornea aber ist hoch bzw. tief. Sie ist etwas schief aufgesetzt und ein wenig nasad verschoben. Übrigens wäre der Bulbus, wenn die Cornea nicht schief gelagert wäre, ein vollkommener Rotationskörper, seine Breite kommt seiner Höhe vollkommen gleich.

Die Cornea ist ziemlich dick, am Scheitel etwas dünner als im Zentrum.

Die Sclera ist dünn, namentlich am Äquator. Der Knorpel endigt vor demselben mit kaum einer Anschwellung. Relativ dick ist jedoch der Knochen des Sclerotalringes.

Die Chorioidea ist von mäßiger Dicke, am Äquator des Bulbus sogar sehr dünn.

Das Corpus ciliare ist außerordentlich asymmetrisch gebaut, teils wegen der schiefen Lage der Cornea, teils deshalb, weil es nasal weniger weit zurückgreift als temporal. Die Asymmetrie erstreckt sich auch in hohem Grade auf die lentale Zone des Corpus ciliare, und dies kann ich mit aller Bestimmtheit behaupten. Der CRAMPTON'sche und der MÜLLER'sche Muskel sind sehr gut zu erkennen, man wird sie auch in Fig. L<sup>1</sup>, namentlich deutlich links, wiederfinden. Der MÜLLER'sche Muskel ist ziemlich kurz, er ist kürzer als der CRAMPTON'sche. Das eigenartige, schöne Ciliarmuster auf der Linse zeigt die in Fig. M<sup>1</sup> dargestellte Beschaffenheit, es besteht also aus Radiärstreifen, die zum Teil proximad in Flecken aufgelöst sind.

Fig. L<sup>1</sup>.

*Spilornis melanotis*. Rechtes Auge, ventrale Hälfte 2:1.

Fig. M<sup>1</sup>.

*Spilornis melanotis*. Ciliarmuster auf der Linse. 10:1.

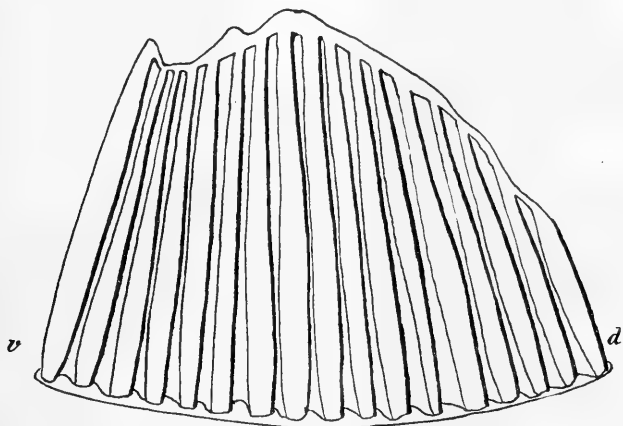
Die Iris ist im übrigen namentlich temporal ziemlich dick (wenn keine postmortale Deformation vorliegt, was nach den im allgemeinen Teile folgenden Darlegungen über das „Ligamentum pectinatum“ wahrscheinlich ist).

Die Linse ist relativ klein im Verhältnis zum Durchmesser des Auges. Ihr Ringwulst ist ziemlich dick und entschieden etwas asymmetrisch, indem er sich auf der temporalen Linsenseite mit

maximaler Dicke mehr proximal erstreckt. Ich konnte bei dieser Linse meist eine deutliche Hüllschale unterscheiden. Die Hauptlinse ist von der proximalen sowie der distalen, in der Mitte etwas vorgebuchteten Kalottenhülle durch Spalte (vgl. *Gypis*, S. 97 oben) getrennt. Eine kleine, im Querschnitt rundlich-trapezförmige, weißliche, ziemlich scharf umgrenzte Zentrallinse ist vorhanden.

Der Sehnerv ist von mäßiger Dicke. Die in Fig. L<sup>1</sup> gezeichnete S-förmige Krümmung ist vorhanden.

Das Pecten hat 17 Falten, die proximal ziemlich plump endigen. Die 1. trägt ein stumpfes Spitzchen. Die 2., 3. und 4. sind breit stumpf überbrückt. Falte 5–8 nehmen an Länge zu, die folgenden ab. Über Falte 5 und 6 steht wiederum ein Spitzchen, über 8 der Gipfel. Die übrigen sind mit einem schneideartigen Aufsätze besetzt. Die Pigmentierung des Pectens ist sehr schwach, außer im distalen Teile (im Firste).

Fig. N<sup>1</sup>.*Spilornis melanotis*. Pecten. 6:1.

Auge von *Spilornis melanotis*, Maße und Zahlen.

Bulbus, horizontaler } vertikaler }	Durchmesser . . .	34,0 mm
Achse . . . . .		25,5 "
Äquatorebene bis Hornhautscheitel . . . . .		15,0 "
Hornhaut, Durchmesser . . . . .		15,5 "
Tiefe . . . . .		5,5 "

Dicke zentral . . . . .	0,6 mm
peripher . . . . .	1,6 „
Sclera, Dicke am Scleroticalknochen . . .	1,1 „
Corpus ciliare, vitrale Zone, Breite nasal .	7,0 „
temporal . . . . .	11,0 „
lentrale Zone, Breite nasal . . . . .	1,0 „
temporal . . . . .	2,0 „
Zahl der Falten proximal pro mm . . . . .	ca. 11
distal . . . . .	ca. 3—5
Linse, Achse . . . . .	11,0 „
Durchmesser . . . . .	5,4 „
Ringwulst, Breite . . . . .	4,0 „
Dicke . . . . .	1,2—1,3 „
Pecten, Länge der Basis . . . . .	12,5 „
Faltenlänge . . . . .	9,0 „
Zahl der Falten . . . . .	17

*Procellaria glacialis* L., Eissturmvogel.

Material: 5 Augenpaare von Tieren, die in Spitzbergen erlegt wurden (Dr. F. RÖMER). Fixiert in Solutio Mülleri.

Leider sind fast alle Bulbi dermaßen deformiert, daß ihre ursprüngliche Form kaum mehr zu ermitteln ist. Nur einen einzigen unter allen Bulbis fand ich, bei dem die Sclera nirgends eingebault und die Cornea nur verhältnismäßig wenig eingesunken war. Nach ihm ist Fig. O<sub>1</sub> entworfen. Jedoch war auch dieser Bulbus offenbar geschrumpft und damit zum mindesten verkleinert, vielleicht aber auch in seiner Form deformiert. Denn die Retina war stark gefaltet, die Chorioidea teilweise von der Sclera abgehoben und andere innere Teile (Pecten usw.) stark verunstaltet. Maße anzugeben, erachte ich daher bei dieser Art für überflüssig.

Der Bulbus stellt, wenn auch nicht vollkommen, so doch nahezu einen Rotationskörper vor. Die Hornhaut ist, wie ich an dem am besten konservierten Auge erkannte, etwas schief aufgelagert und ein wenig nasad verschoben.

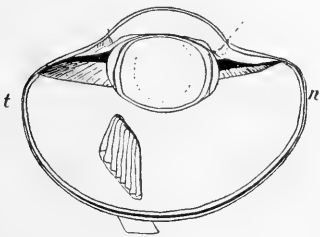
Die Cornea ist dünn, noch dünner die Sclera, auch der Scleraknochen ist winzig dünn.

Das Corpus ciliare ist schmal und asymmetrisch in seiner vitralen Partie. Die lentale Partie ist gleichfalls sehr schmal und vielleicht auch asymmetrisch, sicher kann ich dies nicht angeben.

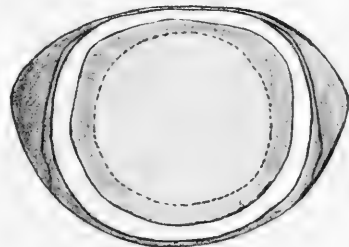
Die Zahl der Falten beträgt proximal 6—7 auf 1 mm, distal, nach verschiedenen Zusammenfließungen der Falten, etwa die Hälfte. Der CRAMPTON'sche und der sehr schwache MÜLLER'sche Muskel haben die gewöhnliche Gruppierung.

Die Iris ist in allen Augen kontrahiert und läßt nur eine kleine Pupille frei, worin ein beachtenswerter Unterschied gegen die Augen der meisten übrigen Vögel (in meinem Material) gegeben ist.

Die Linse hat sehr charakteristischen Bau. Der Ringwulst ist ziemlich dick, auf ihn folgt eine dünne Hüllschale. Die Hauptlinse ist durch einen breiten Spalt von ihm getrennt. Merkwürdig ist, daß ich die Hauptlinse nicht nur gegen den Ringwulst hin und distad, sondern auch proximal von einem Spaltraum umgeben finde, so daß sie ganz frei schwebt. Die Erscheinung, die ähnlich bei *Haliaetus* und *Spilornis* gefunden wurde und bei *Rissa* und *Gavia* wiederkehrt, ist nach Schnittserien, die ich mir eigens anfertigte, so zu erklären: an der proximalen Fläche der Linsenkapsel haften noch diejenigen Fasern fest, welche die Hüllschale bilden, während diejenigen, welche die Hauptlinse bilden, sich von der Linsenkapsel abgelöst haben, unter Bildung eben dieses Spaltraumes. Die Mitte nimmt eine kugelige bis ovale Zentrallinse ein, die ziemlich groß und rein weiß ist. Sie ist stets scharf umgrenzt. Ihre Form und Größe wechselt etwas, wie ein Vergleich der Figg. O<sup>1</sup> und P<sup>1</sup> zeigt.

Fig. O<sup>1</sup>.

*Procellaria glacialis*. Linkes Auge,  
ventrale Hälfte. 2:1.

Fig. P<sup>1</sup>.

*Procellaria glacialis*. Linse.  
6:1.

Der Sehnerv ist von mäßiger Dicke.

Das Pecten ist überall so deformiert, daß ich keine eigne Abbildung von ihm geben kann. Es besteht aus einigen Falten, die etwa von gleicher Höhe und distal überbrückt sind. Mehr kann ich

kaum von ihm sagen. Die Zahl der Falten wechselt in den mir vorliegenden Augen von 8—13.

*Uria troile* L., Lumme.

Material: 1 Auge von Helgoland, konserviert in Formol. Cornea eingefallen. (Das zweite Auge in GILSON'scher Flüssigkeit für histologische Zwecke fixiert.)

Das Lumenauge weicht in mehrfacher Hinsicht von den meisten Vogelaugen ab.

Wenig Besonderes ist von der Form des Bulbus zu sagen. Sie ist ziemlich kuglig, der Vertikaldurchmesser kommt dem horizontalen fast gleich. Die Hornhaut sitzt etwas schief auf.

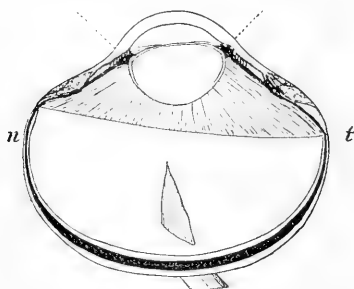


Fig. Q<sup>1</sup>.

*Uria troile*.

Rechtes Auge,  
ventrale Hälfte.

2:1.

Die Cornea ist so dick und von so geringem Umfange, wie verhältnismäßig bei keinem andern Vogel. Eine Teilung der Cornea in 2 Lamellen ist nicht erkennbar.

Zwischen der Hornhaut und der Sclera besteht ein sehniges, undurchsichtiges Verbindungsstück (vgl. den allgemeinen Teil der Arbeit).

Die Sclera hat einen kurzen, dicken, mit Markhöhle versehenen Knochenring. Die dem Ciliarkörper anliegende Endigung des Knorpels ist relativ stark verdickt (Fig. Q<sup>1</sup>). Am Äquator reduziert sich die Sclera (wie bei allen Vögeln) auf eine dünne Knorpelplatte, während im Augenrunde die dem Knorpel aufliegende Bindegewebsschicht wieder mächtiger wird, obschon sie die Knorpelplatte an Dicke nicht erreicht.

Das sog. Ligamentum pectinatum iridis besteht aus Fasern, die am erwähnten Verbindungsstück entspringen.

Die Chorioidea ist im Augenrunde ziemlich dick.

Das Corpus ciliare liegt neben dem Verbindungsstück und damit weiter distal als bei allen andern Vögeln — bei



vielen liegt es ja nur neben dem Scleroticalknochen. Es ist etwas asymmetrisch (temporal breiter als nasal), wenigstens in seiner vitralen Zone. Die lentale Zone ist sehr schmal; an ihr konnte ich eine Asymmetrie nicht feststellen. Das Ciliarmuster auf der Linse besteht aus kurzen Meridionalstreifen. Die Fältelung des ganzen Corpus ciliare ist eine ziemlich grobe.

Die Akkommodationsmuskulatur weicht von dem Verhalten aller andern Vögel wesentlich ab. Es ist nur ein ziemlich kräftiger Muskel vorhanden. Er inseriert distal, in der Nachbarschaft der distalen Kante des Knochenringes, in die innern Fasern des besagten Verbindungsstückes, gewissermaßen also in eine innere Hornhautlamelle, die jedoch in diesem Falle kaum beweglich sein dürfte; proximal inseriert er, wie gewöhnlich der BRÜCKE'sche Muskel, von außen ins Corpus ciliare. Dies habe ich sowohl auf dem Wege der makroskopischen Präparation wie auf dem Wege des Mikrotomschnittes erkannt.

Die Iris ist im konservierten Lumenauge kontrahiert, zum Unterschiede von ihrem Verhalten bei andern Vögeln.

Die ziemlich gewölbte Linse zeigt ein sehr merkwürdiges Verhalten, wie ich es sonst nur noch bei der australischen Hühnergans ähnlich beobachtete. Der Ringwulst ist so wenig ausgesprochen, daß man ihn nur bei genauem Zusehen sieht: die äußerste Schicht ist nämlich etwas verdickt. Von einer Hüllschale sehe ich nichts. Die Hauptlinse ist von ganz einheitlichem Bau (im Präparat durchsichtig gelbbraun) und von der vordern Kalottenhülle durch einen schmalen Spalt getrennt.

Der Sehnerv ist mäßig dick.

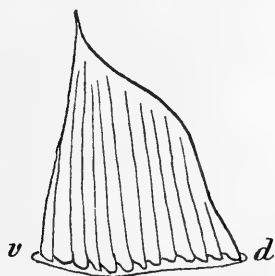


Fig. R¹.

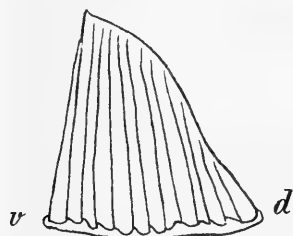


Fig. S¹.

Pecten von *Uria troile*. 6:1. Individuelle Variation.

Das Pecten ist klein, in beiden Augen 13faltig und in ganzer Länge durch eine allerdings sehr niedrige und dünne Schneide überbrückt. Die längste Falte trägt ein deutliches Spitzchen (Fig. R<sup>1</sup>). Ich habe von früher her das Pecten eines andern Lummenauges aufgehoben, und in ihm fehlt das Spitzchen (Fig. S<sup>1</sup>).

Man kann sich fragen, in welcher Weise die Abweichungen, die das Lummenauge gegen andere Vogelaugen im distalen Augenabschnitt aufweist, aufzufassen sind.

Die wahrscheinlichste Annahme ist wohl, daß eine periphere Hornhautzone undurchsichtig und somit optisch wertlos geworden, also in gewissem Sinne der Sclera angegliedert ist. Ich nannte sie oben das Verbindungsstück. Für diese meine Auffassung spricht der Ursprung des Ciliarmuskels. Nimmt man ihn als MÜLLER'schen Muskel, so ist diese Lage seines Ursprungs — nahe dem distalen Knochenrande — noch normal. Der CRAMPTON'sche Muskel ist dann geschwunden. Das Corpus ciliare samt der Linse und der Iris ist distad gerückt, bis es den neugeschaffenen Hornhautrand erreichte.

#### Auge von *Uria troile*, Maße und Zahlen.

Bulbus, Achse . . . . .	17,4 mm
horizontaler Durchmesser . . . . .	20,0 „
vertikaler Durchmesser . . . . .	19,5 „
Abstand zwischen Äquator und Horn-	
hautscheitel . . . . .	8,9 „
Cornea, Tiefe . . . . .	2,0 „
horizontaler } Durchmesser . . . . .	8,0 „
vertikaler } . . . . .	
Dicke . . . . .	0,9 „
Corpus ciliare, Breite der vitralen Zone nasal	6,3 „
temporal . . . . .	8,2 „
Breite der lentalen Zone . . . . .	0,7 „
Zahl der Falten auf 1 mm proximal ca.	3—4
distal . . . . .	ca. 3—4
Linse, Achse . . . . .	4,0 „
Durchmesser . . . . .	6,4 „
Ringwulst, Dicke . . . . .	1,3 „

Sehnerv, Dicke . . . . .	2,0 mm
Pecten, Länge der Basis . . . . .	4,5 „
Faltenlänge . . . . .	5,7 bzw. 4,7 „
Zahl der Falten . . . . .	13
Länge des (nur in einem Augenpaare ausgebildeten) fingerähnlichen Spitzchens . . . . .	1,0 „

*Rissa tridactyla* (L.), Dreizehige Möve.

Material: 2 Augenpaare aus Frankfurt a. M., fixiert in MÜLLER'Scher Lösung, ziemlich stark deformiert. 1 weiteres von Helgoland in Formol; letzteres habe ich schon vor längerer Zeit zerschnitten, und nach ihm habe ich damals Fig. U<sup>1</sup> entworfen.

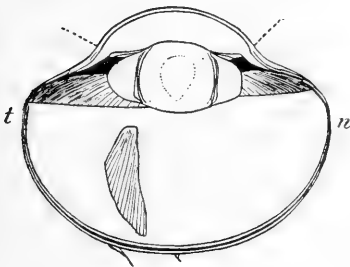


Fig. T<sup>1</sup>.

*Rissa tridactyla*. Linkes Auge, ventrale Hälfte. 2:1.

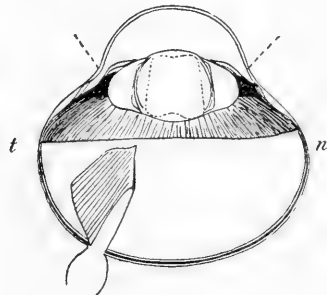


Fig. U<sup>1</sup>.

Ich drucke dieselbe hier ab, weil ich glaube, daß sie am allerrechtigsten die Form des Bulbus zur Darstellung bringt. Der Schnitt ist kein vollkommener Horizontalschnitt, sondern geht etwas von nasal-dorsal und temporal-ventral. Das Auge war gar nicht geschrumpft, die Retina lag glatt im Augengrunde, die Cornea war aufs schönste gewölbt. In den feinem Details kann diese Figur weniger Anspruch auf Zuverlässigkeit erheben als in der Form des Umrisses. Fig. T<sup>1</sup>, die die soeben erwähnte Figur in dieser Hinsicht ergänzt, ist nach einem Auge entworfen, daß samt dem ganzen Kopfe in Formol konserviert war. Hierbei dürfte die Konservierung nicht aufs allerbeste ausgefallen und eine Verkürzung der Bulbusachse eingetreten sein.

Der Bulbus hat, nach dem letzterwähnten Material, annähernd die Form eines dreieckigen Ellipsoids. Die kreisrunde Cornea liegt genau in der Mitte des distalen Segments und ist nicht seitwärts geneigt.

Die Cornea ist sehr dünn. An der Peripherie entfällt der größere Teil ihrer Dicke auf die innere Lamelle, im Zentrum auf die äußere. Beide zusammen sind überall von etwa gleicher Dicke.

Sclera und Chorioidea sind sehr dünn.

Das Corpus ciliare ist nur wenig asymmetrisch gebaut. Die lentale Zone ist ziemlich breit. Die Akkommodationsmuskeln haben ein durchaus typisches Verhalten. Hierüber siehe im Allgemeinen Teil die mikroskopischen Beobachtungen. Das Ciliarmuster auf der Linse ist rein radiärstreifig.

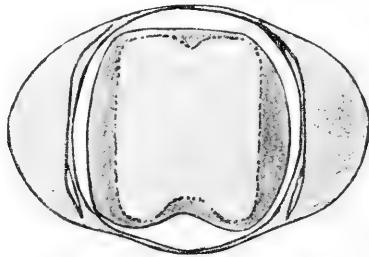
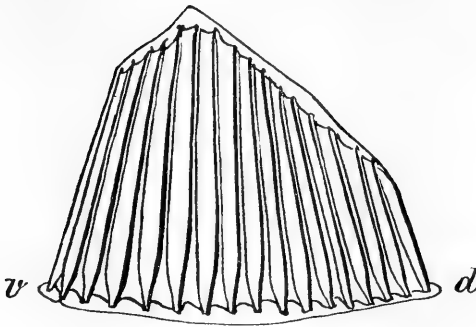


Fig. V<sup>1</sup>. Linse von *Rissa tridactyla*. 6:1.

Die Linse, die möglichenfalls etwas schief im Auge liegt (Fig. T<sup>1</sup>), zeigt in den mit MÜLLER'scher Flüssigkeit fixierten Augen eine andere Form als in dem mit Formol fixierten, sie ist in jenen stärker gerundet. Es dürfte sich um eine rein postmortale Erscheinung handeln. Im prinzipiellen Bau stimmen die Linsen von 3 Individuen durchaus überein: Ein dicker Ringwulst, ein schmaler Spalt, eine dünne Hüllschale, dann eine etwa kuglige Hauptlinse mit sehr großer, im Querschnitt viereckiger Zentrallinse mit proximaler und distaler Konkavität. Bei einem 4. ist die Zentrallinse keilförmig (Fig. T<sup>1</sup>).

Der Sehnerv ist von mäßiger Dicke.

Das Pecten hat 16—17 Falten, die sämtlich distal überbrückt sind. Die Brücke trägt eine sehr stumpfe Schneide, die über der 5. Falte eine breite Spitze bildet.

Fig. W<sup>1</sup>. Pecten von *Rissa tridactyla*. 6:1.

Auge von *Rissa tridactyla*, Maße und Zahlen  
(beziehen sich auf das in Fig. T<sup>1</sup> dargestellte Auge).

Bulbus, Achse . . . . .	16,3 mm
horizontaler Durchmesser . . . . .	20,0 „
vertikaler Durchmesser . . . . .	18,9 „
Äquator hinter Corneascheitel . . . . .	7,8 „
Cornea, Tiefe (rekonstr.) . . . . .	2,5 „
Durchmesser . . . . .	10,3 „
Dicke . . . . .	0,2 „
Corpus ciliare, Breite der vitralen Zone	4,9—5,5 „
Breite der lentalen Zone . . . . .	ca. 1 „
Zahl der Falten pro mm proximal . . . . .	9
distal . . . . .	6
Linse, Achse . . . . .	4,7 „
Durchmesser . . . . .	8,9 „
Ringwulst, Breite . . . . .	4,0 „
Dicke . . . . .	1,8 „
Sehnerv, Dicke . . . . .	2,5 „
Pecten, Länge der Basis . . . . .	8,5 „
Faltenlänge . . . . .	7,0 „
Zahl der Falten . . . . .	16—17

*Pagophila eburnea* (PHIPPS), Elfenbeinmöve.*Larus eburneus* PHIPPS, *Gavia alba* RCHW.

Material: 1 Augenpaar von Nord-Spitzbergen (Ripsbay) von Herrn Prof. Dr. F. RÖMER. Fixiert in Solutio Mülleri: Die MÜLLER'sche Lösung hat in diesem Falle zwar etwas besser gewirkt als in vielen andern, jedoch kommen die Augen an Güte ihres Erhaltungszustandes doch nicht Formolaugen gleich.

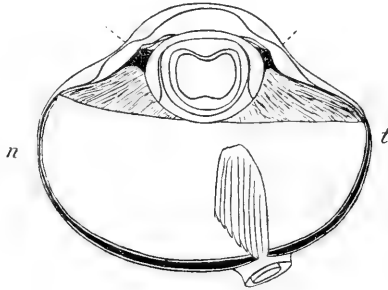


Fig. X¹.

*Pagophila eburnea*. Rechtes Auge. 2:1.

Der Bulbus ist annähernd kuglig, von außen gesehen schwach elliptisch (horizontaler Durchmesser wurde zu 22, vertikaler zu 19 mm, Achse zu 17,5 mm gemessen). Die Hornhaut ist kreisförmig.

Beträchtlich ist die Hornhautdicke, namentlich an ihrer Peripherie. Die Sclera ist sehr dünn, nur distal, am Corpus ciliare, etwas stärker verdickt.

Das Corpus ciliare ist vielleicht nur wenig schief gebaut. Der CRAMPTON'sche Muskel ist normal, der MÜLLER'sche ziemlich kurz. Die Iris ist offenbar dilatiert.

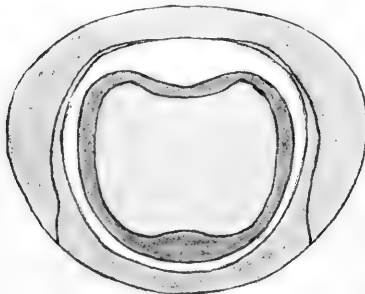


Fig. Y¹.

*Pagophila eburnea*. Linse.

6:1.

Die Linse ist stark kuglig. Der Ringwulst ist mächtig. Die proximale sowie die distale Kalottenhülle sind beide ganz außergewöhnlich dick. Mitten in der Linse liegt, ringsum durch einen Spaltraum umschlossen, eine Hauptlinse mit deutlicher Konkavität an ihrem distalen Pole. Sie wird ihrerseits zum größten Teile gebildet von der Zentrallinse, die nicht nur distal, sondern auch proximal deutlich konkav ist. Eine Asymmetrie der Linse konnte ich nicht entdecken.

Der Sehnerv ist ohne die ziemlich mächtige Sehnervenscheide nur von geringer Dicke. Er durchbohrt die Sclera fast genau nasal vom Zentrum, nur wenig ventral.

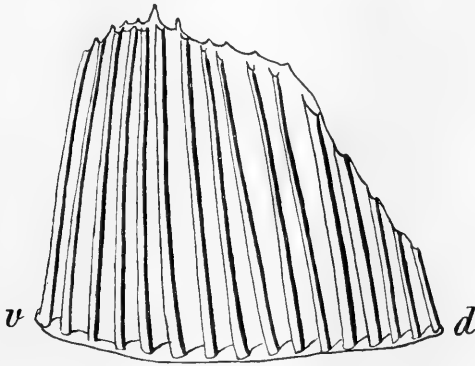


Fig. Z<sup>1</sup>.

*Pagophila eburnea*. Pecten. 6:1.

Das Pecten (Fig. Z<sup>1</sup>) ist 16faltig. Die Falten steigen von der 1. bis zur 5. sachte etwas an, von da ab werden sie ständig kürzer. Sie sind in fast der ganzen Länge des Pecten schneideartig überbrückt, nämlich bis auf die letzten 4 Falten, die relativ kurz sind. Über der 5. und 6. Falte steht ein scharfes, obschon kleines Spitzchen. Außerdem finden sich weitere Spitzchen von geringerer Höhe in beträchtlicher Anzahl vor. Letztere Eigentümlichkeit findet sich nicht bei vielen Vögeln.

### *Larus argentatus* BRÜNN., Silbermöve.

Mir liegt nur 1 Auge vor aus Helgoland, fixiert in Formol. Es ist etwas deformiert, die Cornea ist ziemlich tief eingesunken und hat dabei auch die Linse derartig deformiert, daß sie eine Form

wie in Fig. R<sup>1</sup> u. T<sup>4</sup> zeigt. Es ist kein Zweifel, daß hier nur post-mortale Deformationen vorliegen.

Die Cornea dieses Auges ist ein wenig nasad-ventrad verrückt und etwas schief aufgesetzt. Der horizontale Durchmesser des Bulbus ist mit 22,0 mm Länge nur wenig länger als der vertikale (20,1 mm).

Im übrigen erinnert dieses Auge hochgradig an das von *Rissa tridactyla* (Fig. T<sup>1</sup>). Die Linse hat dieselbe Struktur wie in Fig. V<sup>1</sup> dargestellt, ein Unterschied scheint mir höchstens darin vorhanden zu sein, daß sie bei *Larus argentatus* etwas asymmetrisch gebaut ist.

Auch das Pecten hat durchaus den schon in Fig. W<sup>1</sup> dargestellten Bau, nur daß es 18 Falten hat und über der 8. jenes breite Spitzchen steht.

### *Vanellus vanellus* (L.), Kiebitz.

Material: 1 Augenpaar aus Helgoland, fixiert in Formol. Konservierung gut.

Der Bulbus hat eine von den meisten Vogelaugen abweichende, unregelmäßige Form, die man am besten definieren kann, indem man sagt, es sei ihm ein dorsal-nasales, vom Cornealrand bis über den Äquator hinaus reichendes Segment weggeschnitten (vgl. Fig. A<sup>2</sup>). Hierdurch entsteht natürlich ein neuer Äquator im dorsal-nasalen Quadranten, welcher weiter zurückliegt als der übrige Äquator (vgl. Fig. B<sup>2</sup>). Dazu kommt noch, daß der Äquator von vorn herein nasal und temporal ein wenig distad umbiegt.

Die Hornhaut ist ein wenig schief aufgesetzt.

Die Horizontalausdehnung des Bulbus ist kaum größer als die Vertikalausdehnung. Die Hornhaut ist merklich, wenn auch sehr wenig elliptisch, und sie liegt nicht zentral, sondern ein wenig nasad-ventrad verschoben.

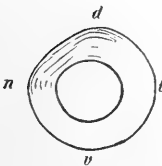


Fig. A<sup>2</sup>.

*Vanellus vanellus*.  
Linkes Auge von  
vorn. 1:1.



Fig. B<sup>2</sup>.

*Vanellus vanellus*.  
Linkes Auge von  
nasal. 1:1.

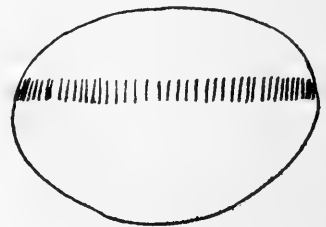


Fig. C<sup>2</sup>.

Linse von *Vanellus vanellus*  
mit Ciliarmuster.  
6:1.



Die Cornea ist dünn. Die Sclera ist außerordentlich dünn; sie besteht fast nur aus einer ganz dünnen Knorpelschicht und entbehrt fast ganz der bindegewebigen Schicht.

Das Corpus ciliare ist begreiflicherweise ungleich breit, die schmalste Stelle der vitralen Zone korrespondiert mit der Scleraabflachung. Die lentale Zone zeigt, soweit ich erkenne, keine Unregelmäßigkeit. Die Akkommodationsmuskeln zeigen das typische Verhalten. Das Ciliarmuster besteht aus dünnen, ziemlich dicht stehenden Meridionalstreifen.

Die Linse ist ziemlich kuglig. Ihr Ringwulst ist dünn. Eine Hüllschale ist deutlich zu erkennen. Das Zentrum der Hauptlinse nimmt eine große, ziemlich scharf umgrenzte, ovale Zentrallinse ein.

Der Sehnerv ist ziemlich dick.

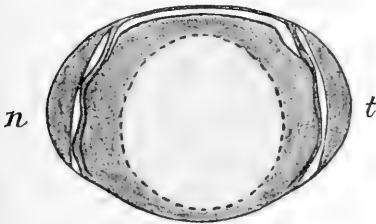


Fig. D².

Linse von *Vanellus vanellus*.  
6:1. Querschn.

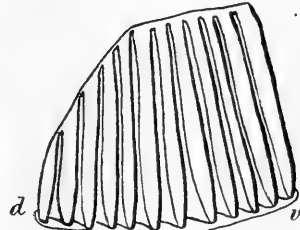


Fig. E².

Pecten von *Vanellus vanellus*.  
6:1.

Das Pecten besteht aus 12 recht plumpen Falten, deren erste 8 etwa von gleicher Länge sind. Es ist in ganzer Länge überbrückt.

**Auge von *Vanellus vanellus*, Maße und Zahlen.**

Bulbus, Achse . . . . .	12,0 mm
horizontaler Durchmesser . . . . .	16,5 "
vertikaler Durchmesser . . . . .	16,0 "
Abstand zwischen Äquator und Horn-	
hautscheitel . . . . .	4,0—5,5 "
Hornhaut, horizontaler Durchmesser . . .	8,6 "
vertikaler Durchmesser . . . . .	8,0 "
Tiefe . . . . .	2,5 "
Corpus ciliare, Breite der vitralen Zone	3,0—4,8 "
Breite der zentralen Zone . . . . .	0,5 "

Zahl der Falten auf 1 mm proximal	ca. 10
distal . . . . .	4
Linse, Achse . . . . .	4,8 mm
Durchmesser . . . . .	6,8 „
Ringwulst, Breite . . . . .	3,5 „
Dicke . . . . .	0,5 „
Sehnerv, Dicke . . . . .	2,0 „
Pecten, Länge der Basis . . . . .	5,8 „
Faltenlänge . . . . .	4,8 „
Zahl der Falten . . . . .	12

*Tringa sp.*<sup>1)</sup>, Strandläufer.

Material: 2 Augenpaare von Helgoland, fixiert in Formol. Konservierung gut.

Der Bulbus bietet nicht viel Besonderes. Eine geringe innere Asymmetrie ist vorhanden. Die Iris deckt im dilatierten Zustande den Ringwulst der Linse nicht mehr vollständig. Ich mache ferner auf die ziemlich erhebliche Dicke des Ringwulstes der Linse aufmerksam. Eine kleine Zentrallinse von der Form einer distal konvexen, proximal planen Linse ist vorhanden. Der MÜLLER'sche und der CRAMPTON'sche Muskel zeigen das normale Verhalten. Der Sehnerv ist von mäßiger Dicke. Das Pecten hat mäßig viele (14), ziemlich plumpe Falten.



Fig. F<sup>2</sup>.

*Tringa sp.* Rechtes Auge, ventrale Hälfte. 2 : 1.

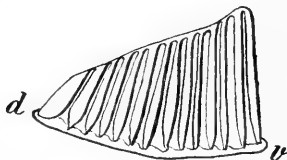


Fig. G<sup>2</sup>.

Pecten von *Tringa sp.* 6 : 1.

Auge von *Tringa sp.*, Maße und Zahlen.

Bulbus, Achse . . . . .	8,1 mm
horizontaler Durchmesser . . . . .	11,3 „
vertikaler Durchmesser . . . . .	11,0 „
Äquatorebene bis Hornhautscheitel . . . . .	4,0 „

1) Leider unterließ ich die genaue Bestimmung. Es ist eine kleinere Art.

Hornhaut, Tiefe (rekonstr.) . . . . .	1,0 mm
Durchmesser . . . . .	5,4 „
Corpus ciliare, Breite der vitralen Zone	2,6—3,9 „
Breite der lentalen Zone . . . . .	ca. 0,7 „
Zahl der Falten auf 1 mm proximal	10
distal . . . . .	4
Linse, Achse . . . . .	4,4 „
Durchmesser . . . . .	1,8 „
Ringwulst, Dicke . . . . .	0,7 „
Sehnerv, Dicke . . . . .	1,2 „
Pecten, Länge der Basis . . . . .	5,0 „
Faltenlänge . . . . .	3,0 „
Zahl der Falten . . . . .	14 „

*Gallinula chloropus* (L.), Grünfüßiges Teichhuhn.

Material: 1 Augenpaar aus Frankfurt a. M. (Dr. F. RÖMER), fixiert in Formol, und zwar vorzüglich.

Das Auge des grünfüßigen Teichhuhns ist näherungsweise ein abgeplattetes Rotationsellipsoid. Die kreisförmige, mäßig gewölbte Cornea ist verhältnismäßig dick. Sie liegt etwas exzentrisch und schief. Die Linse, deren Vorderfläche sehr wenig gewölbt ist, hat einen ziemlich kräftigen Ringwulst. Das Pecten ist mäßig entwickelt und im Verhältnis zu seiner Basislänge nicht sehr hoch. Es ist in seiner ganzen Länge überbrückt. Das 1. und das 3. Fältchen trägt je eine sehr stumpfe Spitze. Weitere Spitzen sind nicht zu erkennen.

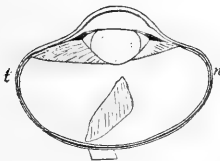


Fig. H<sup>2</sup>.

*Gallinula chloropus*.  
Linkes Auge. 2:1.

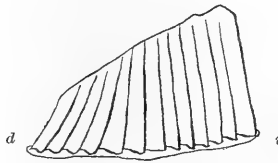


Fig. J<sup>2</sup>.

*Gallinula chloropus*.  
Pecten. 6:1.

Die fast in eine Ebene fallende Faltenzone des Corpus ciliare läßt eine proximale, feiner gefaltelte Hälfte von einer gröber gefaltelten distalen deutlich unterscheiden. Beim Übergang von jener auf diese

vereinigen sich meist 2 Falten zu einer. In gleicher Weise kann man die distale Zone wieder in zwei Hälften teilen, wengleich weniger scharf. Die Falten setzen sich auf die lentale Zone fort und liegen der proximalen Ringwulstfläche an. Die lentale Zone scheint mir gleich der vitralen etwas asymmetrisch gebaut.

Der Ringwulst der Linse ist (bei gleichen Maßen) temporal etwas kräftiger entwickelt als nasal, genau wie das Corpus ciliare. Eine große Zentrallinse ist vorhanden, sie hat fast reine Kugelform.

Auge von *Gallinula chloropus*, Maße und Zahlen.

Bulbus, Achse . . . . .	9,3 mm
Vertikaldurchmesser . . . . .	13,0 „
Horizontaldurchmesser . . . . .	13,0 „
Abstand Äquator—Hornhaut-	
scheitel . . . . .	4,5 „
Cornea, Tiefe . . . . .	1,5 „
Durchmesser . . . . .	5,3 „
Dicke . . . . .	ca. 0,3 „
Linse, Achse . . . . .	2,3 „
Durchmesser . . . . .	4,4 „
Ringwulst, Dicke . . . . .	0,7 „
Corpusciliare, Faltenzone, Breite nasal	2,0 „
temporal . . . . .	3,4 „
Zahl der Falten auf 1 mm Breite	
in der proximalen Hälfte . . . . .	10
im 3. Viertel . . . . .	4
im 4. (distalen) Viertel . . . . .	4
in der lentalen Zone . . . . .	4
Breite der lentalen Zone . . . . .	0,5 „
Sehnerv, Dicke . . . . .	1,5 „
Pecten, Länge der Basis . . . . .	5,0 „
Faltenlänge . . . . .	3,0 „
Zahl der Falten . . . . .	14

*Pavo cristatus* L., Pfau.

Material: 2 Augenpaare, von Dr. F. RÖMER. Fixierung in Formol, Konservierung des etwas größern vorzüglich bis auf geringe Schrumpfungen der Cornea, ein Umstand, der annehmen läßt, daß

der übrige Bulbus gar nicht deformiert ist; denn die Deformation der Cornea dürfte zu allererst eintreten. Es zeigen sich übrigens auch kaum die geringsten Retinafalten.

Das Pfauauge ist ein vollkommener Rotationskörper, ein unter den Vogelaugen seltner Fall. Die Achse ist wesentlich kürzer als der Durchmesser. Die Hornhaut ist zwar ein wenig schief aufgesetzt, und dies kommt auch äußerlich an dem pigmentierten Rand der Conjunctiva bulbi zum Ausdruck, stört jedoch die Regelmäßigkeit in der Form des Bulbus durchaus nicht.

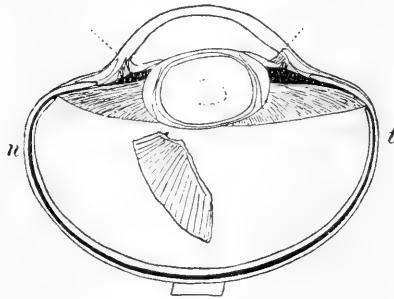


Fig. K<sup>2</sup>.

*Pavo cristatus*. Linkes Auge, ventrale Hälfte.

Die Cornea ist ziemlich dick, an ihrer Peripherie noch etwas dicker als im Zentrum.

Die Sclera zerfällt, wie überall, in eine Knorpelschicht und in eine ihr außen aufliegende Bindegewebsschicht. Dabei ist jedoch merkwürdig, daß die Knorpelplatte im Augengrunde dicker als in der Peripherie ist. Auf der Abbildung Fig. K<sup>2</sup> ist dies zwar nicht zu erkennen, da ich die Bindegewebsschicht und die Knorpelschicht nicht gesondert zeichne. Im Bereich des Corpus ciliare endigt der Knorpel mit einer Anschwellung. Der Knochen des Scleroticalringes ist verhältnismäßig nicht gerade dünn.

Die dünne Chorioidea geht distal in ein Corpus ciliare über, dessen vitrale Zone relativ nicht so sehr unsymmetrisch gebaut ist wie die lentale. Der MÜLLER'sche Muskel ist ungewöhnlich kurz. Weder er noch der CRAMPTON'sche ist besonders kräftig. Die Iris ist offenbar dilatiert.

Die Linse zeigt (Fig. K<sup>2</sup>) rein ovale Form, einen breiten und ziemlich dicken Ringwulst, eine schmale Hüllschale, eine ringsum

von einem Spaltraum umgebene Hauptlinse und eine kleine Zentral-  
linse.

Der Sehnerv ist relativ dick.

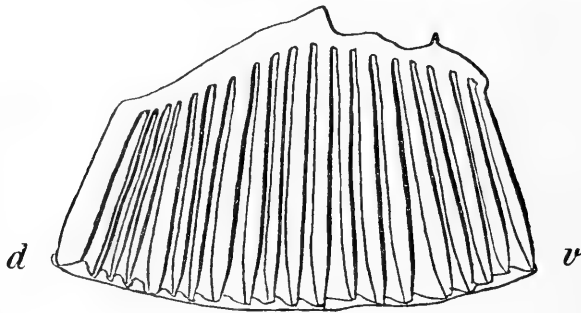


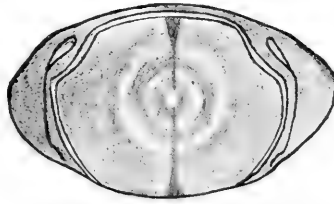
Fig. L<sub>2</sub>.

*Pavo cristatus*. Pecten.

Das Pecten ist ziemlich groß und in ganzer Länge über-  
brückt. Ich zähle 20 Falten. Die 3. trägt ein kleines, scharfes  
Spitzchen. Ein undeutlicheres, wenn schon höheres Spitzchen steht  
über der 9. Falte.

Die vorstehende Beschreibung ist nur nach dem einen Augen-  
paare entworfen. Schon früher (in: Biol. Ctrbl., 1908) habe ich ein  
Auge des andern, jüngern Augenpaares von *Pavo* sowie sein Pecten  
abgebildet. Ein Vergleich jener Abbildungen mit den vorstehenden  
zeigt hochgradige Übereinstimmung (in dem Bau der Cornea, des  
Corpus ciliare und der Iris, des Bulbus überhaupt, der Form der  
Linse, der Sehnervendicke und last not least in der Gestaltung des  
Pectens). Nachdem ich Fig. K<sup>2</sup> und L<sup>2</sup> ganz unabhängig von  
meinen frühern (fig. 2 u. 6 in: Biol. Ctrbl.) entworfen, verglich ich sie  
und war von der Übereinstimmung geradezu frappiert. Fast überein-  
stimmend ist die Zahl der Falten (dort 19, hier 20). Ferner findet  
sich ein Spitzchen, welches dem ersten Spitzchen in Fig. L<sup>2</sup> in  
seiner Form genau entspricht; es steht dort auf der 2., hier auf der  
3. Falte. Ferner ist der Höcker über Falte 6 und 7 und das  
Spitzchen über Falte 9 und 10 auch dort ausgeprägt, wenngleich  
mit geringen Änderungen der Form und der Lage zu den Falten.

Der eigentümlichen Brücke des Pectens habe ich in jener Figur noch nicht Rechnung getragen.

Fig. M<sup>2</sup>.

*Pavo cristatus*. Linse des jüngern Auges.

Von der Linse des jüngern *Pavo*-Auges möchte ich hier noch die Abbildung Fig. M<sup>2</sup> geben. Ich fand hier keine ausgesprochene Zentrallinse, sondern statt ihrer eine eigentümliche Schattierung konzentrischer Ringe, die von einer axialen dunklen Linie durchsetzt wird.

Auge von *Pavo cristatus* (erwachsen), Maße und Zahlen.

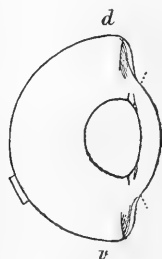
Bulbus, Achse . . . . .	18,5 mm
horizontaler Durchmesser . . . . .	23,5 "
vertikaler Durchmesser . . . . .	23,5 "
Äquator hinter Hornhautscheitel . . . . .	8,0 "
Hornhaut, Tiefe (rekonstr.) . . . . .	3,0 "
horizontaler Durchmesser . . . . .	11,2 "
vertikaler Durchmesser . . . . .	11,2 "
Dicke, zentral . . . . .	0,6 "
peripher . . . . .	0,8 "
Corpus ciliare, Faltenzone . . . . .	5,8—6,5 "
Linsenzone . . . . .	0,7—0,9 "
Zahl der Falten auf 1 mm proximal . . . . .	6
distal . . . . .	4
Linse, Achse . . . . .	5,4 "
Durchmesser . . . . .	8,5 "
Wulst, Dicke . . . . .	0,7 "
Sehnerv, Dicke . . . . .	3,2 "
Pecten, Länge der Basis . . . . .	10,5 "
Faltenlänge . . . . .	6,4 "
Zahl der Falten . . . . .	20

*Cacatua roseicapilla* V.

(Australien.)

Material: 1 Augenpaar, aus dem Zool. Garten in Frankfurt a. M., fixiert in Formol.

Die Konservierung des Materials ist eine sehr mäßige; die Cornea ist tief eingesunken und hat dabei die Linse rückwärts verlagert und Deformationen des Ciliarkörpers hervorgerufen. Außerdem ist die Sclera deformiert (mehrfach eingefaltet). Es ist daher möglich, daß beistehende Fig. N<sup>2</sup> das Auge nicht nur sehr unvollkommen, sondern auch geradezu falsch darstellt. Der Bulbus mag in Wirklichkeit in axialer Richtung etwas länger sein.

Fig. N<sup>2</sup>.*Cacatua roseicapilla*.

Auge.

Vertikalschnitt.

2:1.

Immerhin glaube ich, daß der Bulbus tatsächlich ziemlich kurz und platt ist. Sicher ist er insofern regelmäßig gebaut, als die Cornea keineswegs exzentrisch liegt. Die Cornea ist kreisrund. Der Bulbus hat folgende Maße: horizontaler Durchmesser 13,7 mm, vertikaler 13,1 mm (bei dem mir vorliegenden, mangelhaft konservierten Material).

Die Cornea ist ziemlich dünn, ebenso die Sclera.

Die Zone des Corpus ciliare trägt proximal etwa 10, distal etwa 5 Falten auf 1 mm. Die lentale Zone ist sehr schmal, sie liegt der Linse nur vor dem Äquator an. Die Akkommodationsmuskeln sind sehr schwer zu erkennen, woran jedoch nur die Kleinheit des Auges schuld sein wird. Vom MÜLLER'schen Muskel konnte ich präparatorisch nur den distalen Teil wahrnehmen, doch dürfte dies genügen, um sein Vorhandensein zu erweisen.<sup>1)</sup> Das Ciliar-

1) Bei der Korrektur habe ich das Verhalten der Muskeln nochmals geprüft und bin zu der festen Überzeugung gekommen, daß es durchaus typisch ist und von dem der folgenden Art, die gleichfalls zu den Papageien gehört, durchaus nicht abweicht.

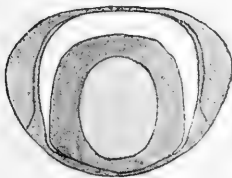


muster auf der Linse besteht aus meridionalen, ziemlich dicken, schwarzen Streifen.

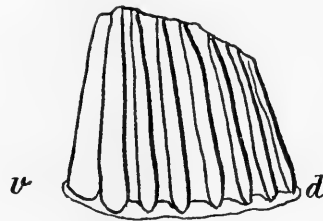
Die Linse ist ziemlich kuglig. Eine Asymmetrie an ihr wurde nicht bemerkt. Der Ringwulst ist ziemlich breit und dick, die Hüllschale viel dünner. Von ihr sowie von der distalen Kalottenhülle durch einen breiten Spalt getrennt ist die Hauptlinse, in deren Zentrum sich eine im Präparat weiße Zentrallinse findet.

Das Pecten ist von mäßiger Größe und besteht aus 8 Falten, die ziemlich gleichlang und einander fast parallel gerichtet sind. Überbrückt ist das Pecten nicht, vielmehr zeigt es, von distal her betrachtet, eine Wellenlinie, ähnlich wie sie ein Querschnitt durch das Pecten zeigen würde. Dennoch würde sich das Pecten, wenn man es basal vom Augengrunde losschnitte, nicht in einer Ebene ausbreiten lassen, weil die einzelnen Fältchen distad schmaler werden.

In einem Auge ist, wie ich nebenbei bemerken will, die Linse pathologisch verändert. Sie ist ganz flach infolge weitgehendster Reduktion aller innern Teile, nur der Ringwulst ist von normaler Stärke und natürlich bedeutend verlagert. Dabei ist die Linse (wahrscheinlich nicht nur im Präparat) ganz undurchsichtig weiß. Es ist kein Zweifel, daß das Tier auf diesem Auge blind war. Ganz dieselbe Erscheinung beobachtete ich übrigens, wie schon oben mitgeteilt, auch bei *Pernis apivorus* (Fig. W, S. 99).

Fig. O<sup>2</sup>.

Linse von *Cacatua roseicapilla*.  
6:1.

Fig. P<sup>2</sup>.

Pecten von *Cacatua roseicapilla*.  
6:1.

### *Ara maracana* (VIEILL.).

Material: 1 Augenpaar aus dem Zoologischen Garten in Frankfurt a. M., fixiert in Formol.

Auch dieses Auge liegt mir nur in mangelhafter Konservierung vor, die Deformationen sind fast so arg wie beim vorigen.

Das Auge zeigt aber viel Ähnlichkeit mit dem vom Kakadu.

Der Bulbus dürfte auch bei *Ara maracana* ziemlich kurz und platt sein; außerdem ist er, soweit ich dies feststellen kann, ein vollkommener Rotationskörper. Cornea und Sclera sind sehr dünn. Durchmesser des Bulbus 16 mm, der Cornea 7,5 mm.



Fig. Q<sup>2</sup>.

*Ara maracana*. Auge,  
ventrale Hälfte. 2:1.

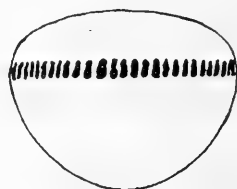


Fig. R<sup>2</sup>.

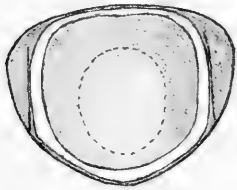
Linse von *Ara maracana*,  
von außen. 6:1.

Der Ciliarkörper trägt proximal etwa 6—7, distal 4 Falten auf 1 mm. Die beiden Akkommodationsmuskeln habe ich ganz sicher in der typischen Anordnung erkennen können; diese Feststellung ist besonders wichtig, weil BEER in tab. 4 u. 5 seiner Studien über die Akkommodation des Vogelauges bei einem Papageienauge (*Cacatua*) nur einen solchen Muskel zeichnet. Ich halte es für ganz bestimmt, daß BEER den MÜLLER'schen und den CRAMPTON'schen Muskel als nur einen Muskel gezeichnet hat und diesen als CRAMPTON'schen Muskel bezeichnet. Der geringe Unterschied in der Richtung des Faserverlaufs beider Muskeln und die die letztern trennende Bindegewebsschicht ist BEER entgangen, aber der Zeichner hat Spuren von dem Unterschied im Faserverlauf gesehen. Namentlich auf BEER's tab. 5 sieht man einerseits den Ursprung der CRAMPTON-Fasern von der Sclera, andererseits die Insertion der MÜLLER-Fasern ins Corpus ciliare.

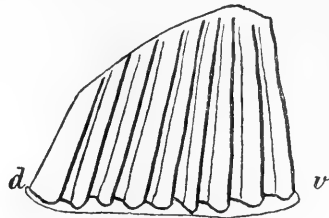
Das Ciliarmuster zeigt hier ganz dasselbe Verhalten wie bei *Cacatua*; ich gebe zur Verdeutlichung beistehende Fig. R<sup>2</sup>, welche zeigt, daß das Ciliarmuster aus nebeneinanderstehenden, dicken Meridionalstreifen besteht; gleichzeitig läßt die Figur deutlich die Lage jener Zone erkennen, in welcher die Ciliarfalten an die Linse herantreten.

Über die Linse selbst habe ich nichts weiter zu erwähnen. Alle Verhältnisse sind wesentlich dieselben wie bei *Cacatua*, und es ist gewiß nicht von Belang, daß diesmal im Präparat die Hauptlinse

allseitig von einem Spaltraum umgeben, beim Kakadu aber der proximalen Kalottenhülle anliegend gefunden wurde.

Fig. S<sup>2</sup>.

Linse von *Ara maracana*.  
Querschnitt. 6:1.

Fig. T<sup>2</sup>.

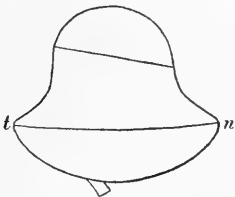
Pecten von *Ara maracana*.  
6:1.

Selbst das Pecten, das doch bei den meisten Vögeln im höchsten Grade von einer Species zur andern variiert, zeigt bei *Ara* keine nennenswerten Abweichungen gegenüber dem Pecten von *Cacatua*. Höchstens wäre bei *Ara* zu bemerken, daß das Pecten distad etwas massiver wird, so daß es von distal gesehen nicht mehr den Anblick einer scharfen Wellenlinie, sondern schon mehr den einer Brücke gewährt.

Der Sehnerv tritt bei diesem Auge genau ventral vom Zentrum in den Bulbus ein.

### *Podargus strigioides* (LATH.), australischer Eulenschwalm.

Material: 1 Augenpaar aus dem Zoologischen Garten zu Frankfurt a. M., fixiert in Formol. Konservierung vorzüglich.

Fig. U<sup>2</sup>.

*Podargus strigioides*.  
Rechtes Auge, von ventral  
gesehen. 1:1.

Das Auge erinnert auf den ersten Blick an Eulenaugen, zeigt aber bei genauerer Betrachtung eine Reihe von Unterschieden gegenüber den Augen aller Eulen. Zunächst ist es, wie das Eulenaug, sehr groß; denn während der Vogel etwa die Größe einer Krähe hat, ist sein Auge bedeutend größer als das Krähenauge. Sodann ist es ein

echtes Teleskopauge, wie Fig. U<sup>2</sup> zeigt. Die stark gewölbte, von distal gesehen kreisförmige Hornhaut ist auch hier dem Scleraltubus schief aufgesetzt. Der letztere stellt zusammen mit dem die Retina bergenden Segment nahezu einen vollkommenen Rotationskörper dar, denn Horizontal- und Vertikaldurchmesser sind beim Tubus einander völlig gleich, bei dem proximalen Segment nur minimal voneinander verschieden. Demgemäß fällt auch die „Bulbuskante“ fast in eine Ebene (Unterschied gegenüber Eulenaugen). Die Cornea greift nasal am weitesten proximad zurück.

Was die weitem Einzelheiten des *Podargus*-Auges betrifft, so ist dasselbe vielfach etwas subtiler gebaut als die Eulenaugen.

Die Cornea ist dünner als bei dem etwa gleichgroßen Auge von *Syrnium*, ja sie dürfte kaum dicker sein als in den wesentlich kleinern Augen von *Athene noctua* und *Strix flammea*. Ihre Verdickung nach dem Rande hin sowie der Hornhautsporn sind beide nur sehr schwach. Sehr klein und schwach ist auch der CRAMPTON'sche Muskel, und ich muß hier bemerken, daß er — im Gegensatz zu dem Verhalten bei Eulenaugen — durchaus nicht weiter proximad reicht als die fein pigmentierte Conjunctiva bulbi.

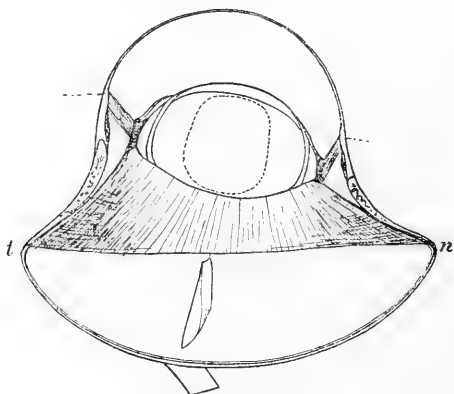


Fig. V<sup>2</sup>.

*Podargus strigioides*. Linkes Auge, ventrale Hälfte. 2:1.

Auch die Sclera ist sehr schwächig, was namentlich bei dem knöchernen Scleroticalring auffällt. Die Knochenplatten sind dünner als bei dem kleinern Auge von *Athene noctua*. Übrigens erstreckt sich die Verknöcherung auch nicht so weit cornead wie in den Eulenaugen. Der Scleraknorpel reicht kaum über den Beginn des Corpus ciliare hinaus.

Vom Corpus ciliare ist die lentale Zone von überall fast gleicher Breite; nicht so die vitrale Zone; diese ist nasal viel schmaler als temporal. Die Ciliarfältchen sind an der Retina noch sehr fein und dicht stehend. Distad werden sie unter vielen Verschmelzungen der Fältchen gröber und weniger dicht; doch kommt es auch hin und wieder vor, daß eine Falte sich distad aufgabelt. Etwa in den distalen zwei Dritteln sind die Ciliarfalten fortsätzetragend. Höchst bemerkenswert ist auch das zierliche Ciliarmuster auf der Linse. Es bildet Spitzbogen, wie dies die beistehende Fig. W<sup>2</sup> am besten veranschaulicht. Die Ciliarmuskeln sind beide recht schwach, besonders der MÜLLER'sche, doch sind beide bestimmt vorhanden. Eine sich wohl aus der Teleskopform des Auges erklärende weitere Abweichung gegenüber andern Vögeln ist darin gegeben, daß der MÜLLER'sche Muskel hier nicht vitral vom CRAMPTON'schen entspringt, sondern weiter proximal, d. h. unmittelbar an der Sclera. Er ist also als ganzes proximal verlagert. Bei Eulenaugen dürfte das Verhalten wiederkehren, wemgleich ich die vollständige Gewißheit darüber nicht erhielt (s. u.).

Fig. W<sup>2</sup>.

Ciliarmuster auf der Linse von  
*Podargus strigioides*. 10:1.

Fig. X<sup>2</sup>.

*Podargus strigioides*.  
Pecten. 6:1.

Die Linse zeigt in ihrem Ringwulste eine stärker ausgeprägte Asymmetrie wie die lentale Zone des Corpus ciliare. Der Ringwulst ist überall von etwa gleicher Dicke, aber, wie Fig. V<sup>2</sup> zeigt, nasal viel schmaler als temporal. Auf ihn folgt nach innen eine sehr dünne Hüllschale, die dicht an der Hauptlinse liegt. Letztere ist in meinem Präparat von der distalen Kalottenhülle durch einen erheblichen Spalt getrennt. Sie birgt eine große, fast rein ovale, im Präparat schneeweiß gefärbte Zentrallinse. Daß die Linse, wie in Fig. V<sup>2</sup> gezeichnet, eine schiefe Lage im Auge hat, scheint mir durchaus annehmbar.

Die Retina ließ eine temporal, 6 mm von der Bulbuskante entfernt, gelegene Fovea erkennen. Im Umkreise von 2,5 mm Durchmesser ist die Retina etwas weißlich (Area).

Der Sehnerv ist winzig dünn, relativ dünner als in jedem andern Auge. Er durchbohrt die Sclera etwas nasal und wenig ventral vom Zentrum.

Das Pecten ist gleichfalls bei *Podargus* relativ kleiner als bei allen andern Vögeln. Wahrhaft gefaltet ist es überhaupt nicht, sondern es zeigt nur ein paar kniffähnliche Biegungen.<sup>1)</sup> Sein First ist äußerst scharf und trägt ein kleines, scharfes Spitzchen auf dem ventralen Ende, ein noch kleineres stumpfes auf dem dorsalen Ende. Es ist tiefschwarz pigmentiert, ebenso die Grundplatte, aus der es sich erhebt.

Die Sehne des Musculus pyramidalis läuft bei *Podargus australis* nicht über eine an der Sclera befindliche Trochlea, ein gewiß wesentlicher Unterschied gegenüber Eulenaugen.

#### Auge von *Podargus strigioides*, Maße und Zahlen.

Bulbus, Achse . . . . .	23,4 mm
horizontaler Durchmesser . . . . .	27,4 „
vertikaler Durchmesser . . . . .	25,7 „
Bulbuskante bis Corneascheitel (nasal und temporal) . . . . .	15,7 „
Cornea, Tiefe, gemessen in der Richtung der Hornhautachse . . . . .	7,1 „
Dicke, zentral . . . . .	ca. 0,1 „
peripher . . . . .	ca. 0,25 „
am Hornhautsporn . . . . .	ca. 0,5 „
Sclera, Dicke im Augenrunde . . . . .	ca. 0,2 „
Dicke am Sclerotalringe . . . . .	0,75—0,9 „
Corpus ciliare, Breite der vitralen Zone . . . . .	8,4—8,7 „
Breite der lentalen Zone . . . . .	1,7—2,1 „
Zahl der Falten auf 1 mm proximal . . . . .	6
distal . . . . .	2—3
Linse, Achse . . . . .	7,5 „
Durchmesser . . . . .	11,8 „

1) Im Mikrotomschnitt (Taf. 8, Fig. 28) erscheinen die Biegungen weniger kniffähnlich, weil der Schnitt ziemlich weit distal liegt.

Ringwulst, Breite . . . . .	2,7—4,0 mm
Dicke . . . . .	0,6 „
Sehnerv, Dicke . . . . .	1,7 „
Pecten, Länge der Basis . . . . .	3,8 „
Faltenlänge . . . . .	4,9 „
Zahl der Falten . . . . .	(3—4)

*Bubo bubo* (L.), Uhu.

Material: 2 Augenpaare aus dem Senckenbergischen Museum zu Frankfurt a. M., fixiert in Formol. In allen 4 Augen ist die Hornhaut eingefallen, das Auge jedoch im übrigen tadellos konserviert.

Vom Uhuauge hat bereits SOEMMERRING eine vortreffliche Beschreibung und Abbildung gegeben, auf die ich mich vielfach beziehen kann.

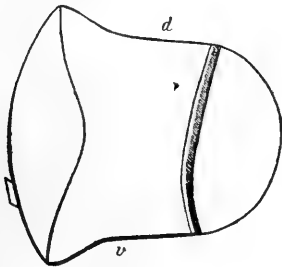


Fig. Y<sup>2</sup>.

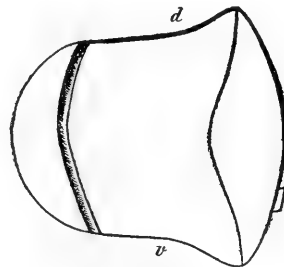


Fig. Z<sup>2</sup>.

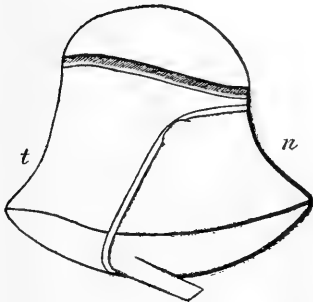


Fig. A<sup>3</sup>.

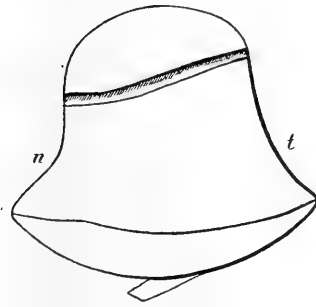


Fig. B<sup>3</sup>.

Fig. Y<sup>2</sup>—B.

*Bubo bubo*. Rechtes Auge. Fig. Y<sup>2</sup> von nasal, Fig. Z<sup>2</sup> von temporal, Fig. A<sup>3</sup> von ventral, Fig. B<sup>3</sup> von dorsal gesehen. 1:1.

Ich möchte im Folgenden das Uhuauge als Paradigma der Eulenaugen überhaupt behandeln.

Die Eulenaugen sind namentlich durch zwei Eigenschaften ausgezeichnet. Einmal sind sie bekanntlich von ausgesprochener Tubusform, sie sind echte Teleskopaugen, wie ich an anderer Stelle ausführte (1907). Zweitens sind sie von ziemlich unregelmäßigem Bau. Wie Fig. Y<sup>2</sup>—B<sup>3</sup> zeigen, ist schon die äußere Unregelmäßigkeit des Uhuages eine derartige, daß das Auge von jeder Seite ein anderes Bild gibt. Eine Augenachse ist dadurch gegeben, daß das Retinasegment, proximal von der Bulbuskante gelegen, als Ausschnitt einer Kugelfläche betrachtet werden kann. Die Krümmung ist in horizontaler Richtung wohl etwa ebenso stark als in vertikaler, und wenn die Bulbuskante nasal und temporal weiter distad steigt als dorsal und ventral, so liegt dies in erster Linie daran, daß das Retinasegment sich horizontal weiter erstreckt als vertikal, also auf eine Ebene projiziert eine Ellipse mit horizontaler größter Achse (Fig. J<sup>3</sup>) darstellt. Die Achse dieses Segments fällt zusammen mit der des Scleratubus, welcher wenigstens distal annähernd einen Kreiszyylinder darstellt, proximal allerdings nach der Bulbuskante

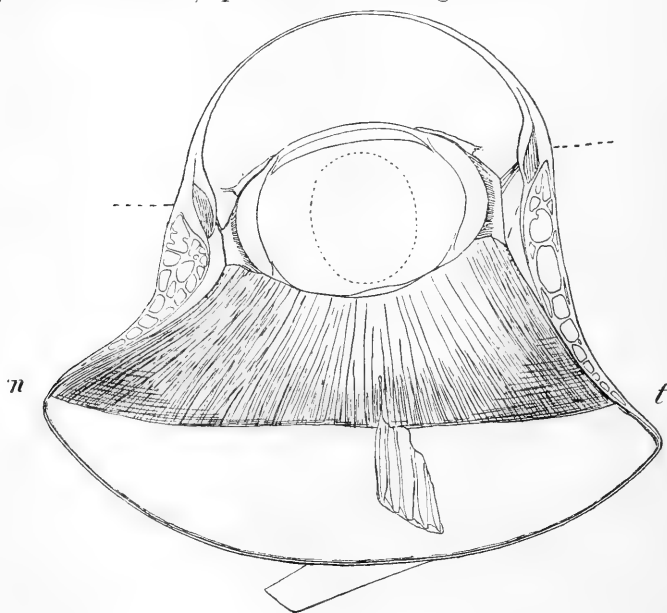


Fig. C<sup>3</sup>.

*Bubo bubo*. Rechtes Auge, ventrale Hälfte. 2:1.



hin umbiegt und hierbei namentlich in Dorsal- und Ventralansicht (Fig. A<sup>3</sup> und B<sup>3</sup>) asymmetrisch aussieht. Diese Asymmetrie wird durch eine außerordentlich schiefe Einpflanzung des Corneagewölbes bedingt (s. auch Fig. C<sup>3</sup>). Die Cornea greift dorsal-nasal am weitesten proximal, temporal-ventral am weitesten distad, ihre Achse fällt also mit der Bulbusachse nicht zusammen, sondern ist im Verhältnis zu ihr nasad-dorsad gerichtet. Bei derartigen Unregelmäßigkeiten muß geradezu auffallen, daß die Cornea von proximal gesehen sich in regelmäßiger Kreisform präsentiert. Die Unregelmäßigkeit des Auges ist auch in seinem innern Bau eine höchst ausgesprochene. Nicht nur daß die Fovea extrem temporal gelegen sein soll (also dem Hornhautscheitel diametral gegenüber). Auch die Linse ist asymmetrisch gebaut, was namentlich bei Betrachtung des Ringwulstes auffällt. Der Ringwulst der Linse ist um so breiter, je breiter an derselben Stelle der Scleratubus und damit der Scleroticalring ist. Im gleichen Sinne variiert die Breite der lentalen Zone des Corpus ciliare. Die vitrale Zone ist unabhängiger, sie ist gerade nasal am breitesten (wo der Scleratubus am kürzesten ist). Mehr als wahrscheinlich scheint es mir, daß die Linse in vivo auch eine schiefe Lage hat und ihre Achse etwa mit der Corneaachse zusammenfällt. In diesem Falle nämlich würde zwischen Cornea, Linse und Fovea retinae eine durchaus normale Lagebeziehung bestehen; und in den mir vorliegenden Präparaten, wo allerdings stets das Corpus ciliare von der Sclera postmortal losgerissen ist, hat tatsächlich stets die Linse eine derartige Lage.

„*Cornea maxima, perampla hemisphaerica, tenuis scleroticæ continuatione annulari, in margine exterius late eam obducente, firmatur.*“  
(SOEMMERRING.)

In meiner Figur kann die Darstellung der Hornhautwölbung keine absolute Gültigkeit beanspruchen, weil die Hornhaut in allen mir vorliegenden Augen eingefallen ist. Die Dicke der Hornhaut ist relativ gering, insbesondere im Zentrum, wo sie noch nicht  $\frac{1}{2}$  mm beträgt. Die Abnahme der Dicke von der Peripherie nach dem Zentrum hin vollzieht sich temporal langsamer als nasal. Den größten Teil der Hornhautdicke am Rande macht die innere Lamelle aus, und in sie strahlt ein kurzer, dicker CRAMPTON'Scher Muskel ein. Derselbe liegt eigentlich noch ganz in der Hornhaut, nach der Linse zu liegt er nämlich dem als Hornhautsporn einwärts springenden Corneawulste an, und nach außen stößt er an die äußere Hornhautlamelle, durch welche hindurch er, schwarz pigmentiert,

von außen ringförmig sichtbar ist. Er bedingt auf diese Weise eine ringförmige, dunkle Linie, welche innerhalb der eigentlichen, durch die Grenze des Pigments der Conjunctiva bulbi bezeichneten Hornhautrandes dem letztern parallel läuft (in Fig. Y<sup>3</sup>—Z<sup>3</sup> gezeichnet).

„*Sclerotica in fundo oculi admodum tenuis. Annulus vel tuberosus osseus latior ac firmior, quam in ullo alio avis oculo, campanulatus pone infundibuliformis apertura ovali, ante autem fere cylindricus apertura rotunda patens, interne contractus, quatuordecim laminis osseis constructus crassis, in substantia cancellatis vel spongiosis, marginibus imbricatim sibi superimpositis, harmonia quasi et ligamentis firmiter junctis vix mobilitatem ullam concedentibus.*“

Die Angaben sind in jeder Beziehung treffend, und ich habe ihnen fast nichts hinzuzufügen. Ich bemerke nur, daß im Augen Grunde Faserschicht und Knorpelschicht der Sclera von etwa gleicher Dicke sind und daß die Verdickung des Knorpels am Ciliarkörper kaum nennenswert ist. Im Vergleich mit dem Auge von *Aquila chrysaetus* zeigt das Uhuauge hierin etwas einfachere Verhältnisse. Jede Schuppe (Fig. D<sup>3</sup>) deckt an der einen Seite ihre Nachbarin, während sie an der andern Seite von der benachbarten Schuppe bedeckt wird. Es ist also ein wirklich schuppenförmiges Über-einandergreifen entwickelt, und zwar geht die Deckung temporad herum.

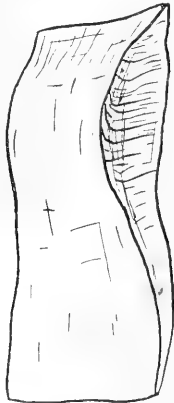


Fig. D<sup>3</sup>. Schuppe des Knochenrings von *Bubo bubo*. ca. 4:1.



Fig. E<sup>3</sup>.  
Ciliarmuster auf  
der Linse von  
*Bubo bubo*.  
10:1.

„*Chorioidea pallida, e fusco cinerita, tapetum similians, corona ciliaris latissima, plicae minutissimae, fuscae, in processus ciliares abeunt parum*

*quidem prominentes, sed latissimo annulo lentem amplectentes, ex ansis vasculosis, pigmento nigrotectis constantis.*“

In der vitralen Zone sind die Falten zunächst sehr zahlreich und sehr niedrig. Distad vermindert sich ihre Zahl unter Verstreichen einzelner Falten sowie unter Verschmelzungen ständig in gleichem Maße wie ihre Höhe zunimmt. Etwa im proximalen Drittel tragen die Falten zahlreiche kleine Fortsätze. Außerordentlich dicht stehen die Fortsätze in der Linsenzone, so daß man hier ihre reihenweise Anordnung (auf den Fältchen nämlich) nur schwer erkennt. Hierbei spielt noch ein weiterer Umstand mit. Interessant ist nämlich das feine, sozusagen amöboide Muster, welches sich auf der Linse zeigt, wenn man die Ciliarfortsätze von ihr abreißt und Reste von ihnen auf der Linse zurückbleiben (Fig. E<sup>3</sup>). Man kann sich dieses nur so erklären, daß sich jeder Fortsatz dicht an der Linse „amöboid“ verbreitert und vielleicht auch Verschmelzungen der einzelnen Fortsätze miteinander eintreten. — In welcher Weise die Breite der vitralen und die der lentalen Zone mit der des Scleroticarings wechselt, wurde schon oben gesagt.

*„Circulus ciliaris fibris et vasculis tenerrimis plurimis ad scleroticam nectitur.“*

Es herrschen hier ganz dieselben Verhältnisse — Kunstprodukte —, wie ich sie schon an anderer Stelle (1907) beim Auge von *Athene noctua* (Kauz) genau beschrieb und abbildete. Die Iris hat gar keine Verbindung mit der Corneasclera, sondern ihr Rand ist vielfach aufgefasert. Das Corpus ciliare ist mit dem Hornhautsporn durch ein starkfasriges sogenanntes „Ligamentum pectinatum iridis“ verbunden.

Sehr große Schwierigkeiten machte hier, wie auch bei den andern Eulenarten, die Feststellung der Akkommodationsmuskulatur. Der CRAMPTON'sche Muskel ist zwar leicht zu erkennen, wie auch BEER denselben deutlich in seinen tab. 6 und 7 gezeichnet hat. Über den MÜLLER'schen Muskel gewann ich lange keine Sicherheit. Schließlich sind doch wohl seine Fäserchen auf der Außenseite des Corpus ciliare zu erkennen, wenn sie auch von Fasern des sog. Ligamentum pectinatum schlecht zu unterscheiden sind. Denn wegen der Dünnhheit des Muskels erkennt man nur schwer, daß er ein zusammenhängendes, meridionalfaseriges Band bildet. In BEER's tab. 7, links, glaube ich ihn an der vitralen Seite der Sclera in Gelb gezeichnet. Sehr ähnlich hat ihn schon BRÜCKE (1846, tab. 11, fig. 5b) gezeichnet, der ihn den „Spannmuskel der Chorioidea“ nennt. Da-

gegen weicht die von EXNER gegebene Abbildung und Beschreibung (1882) etwas ab.

„*Iris a chorioidea distinctior, quam in ulla alia ave, margine fere pellucente disternitur. Annulus iridis major, aurantius, rugosus, versus minorem annulum pallidiorem flavum glabrum tenuescit, iris mobilissima, pupilla perfecte rotunda. Uvea ob subtilitatem ob iride vix separabilis, nullo pigmento nigro obfuscata*“ [d. h. das Pigmentepithel].

Treffend.

„*Lens insigniter globosa utrimque aequè fere fere convexa, iridem protrudens e pupilla prominèt.*“

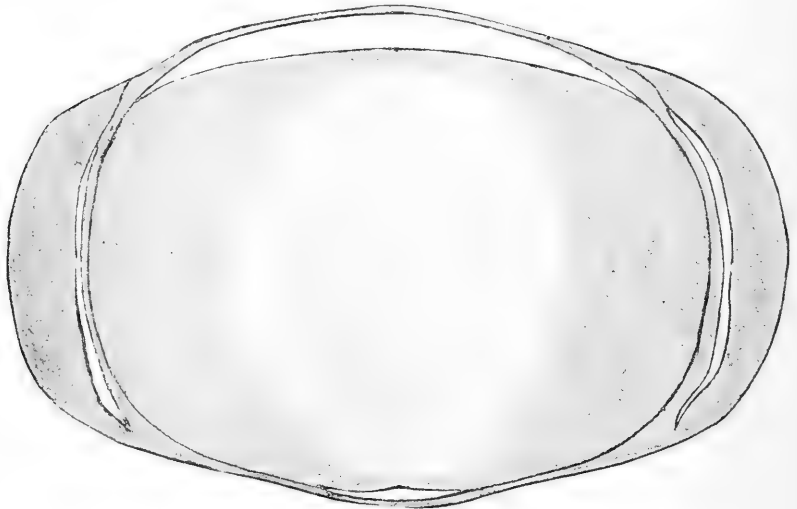


Fig. F<sup>3</sup>.

*Bubo bubo*. Linse. 6:1.

Gleichfalls treffend; doch habe ich Verschiedenes hinzuzufügen. Den asymmetrischen Bau der Linse hob ich schon hervor. Der Ringwulst ist sehr breit, aber verhältnismäßig sehr dünn. Eine absolut scharfe Trennung von Zylinderring (der übrigens in diesem Falle eher tonnen- als zylinderförmig wäre) und Hauptlinse konnte ich nicht erkennen, doch mag sie bestehen. Die Hauptlinse ist in den mir vorliegenden Präparaten von der distalen Kalottenhülle durch einen gewissen Spaltraum getrennt, der proximalen liegt sie dicht an, bis auf eine wahrscheinlich nur postmortale, kleine Konkavität am proximalen Pole. In der Hauptlinse liegt noch eine große, ovale, im Präparat undurchsichtige weiße Zentrallinse, in der

übrigens gewisse Faserstrukturen aufs deutlichste zu erkennen sind (Fig. F<sup>3</sup>).

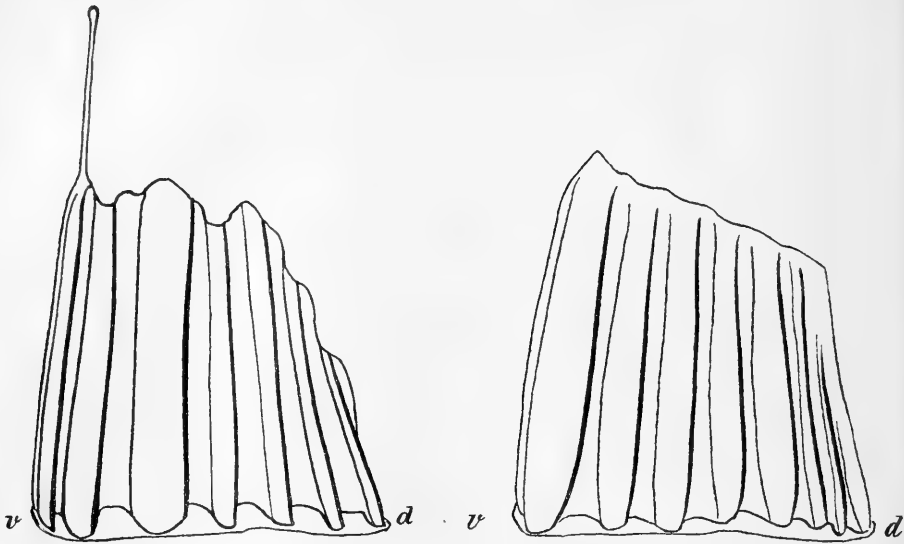
Der Nervus opticus ist ziemlich dünn und

„*brevissimus, admodum oblique et externe inseritur, insertionis locus vel cribrum ovale minus angustum quam in aquila*“.

Daß der Sehnerv so sehr extern (lateral) in den Bulbus einträte, ist nach meinem Material nicht richtig und geht auch aus SOEMMERRING's Abbildung nicht hervor. Dagegen ist die Eintrittsstelle des Sehnerven weit ventral gelegen.

„*Retina minima tenuis vix tertiam oculi interioris partem invertit*.“

Vom Pecten gibt SOEMMERRING eine recht ungenügende Darstellung, und falsch ist es, wenn SOEMMERRING sagt, es sei durch ein hyaloides Ligament mit der Linse verbunden. Ein solches mag vorgetäuscht werden können, wenn sich Glaskörpergewebe vom Pecten her zur Linse bei der Präparation in einen Strang auszieht. In Wahrheit fehlt aber das Ligament, und es herrschen im übrigen höchst eigentümliche Verhältnisse. Wie ich schon an anderer Stelle mitteilte (in: Biol. Ctrbl., 1907), hat das Pecten des Uhuauges einen langen, fingerförmigen Fortsatz auf dem ersten Fältchen, der gegen die Linse gerichtet ist und in ein kleines Knöpfchen endigt. Ich gab dort auch bereits eine Abbildung des Uhupectens; jetzt gebe ich in Fig. G<sup>3</sup> die Abbildung des Pectens aus dem andern Auge desselben Augenpaares. In ihren kleinern Einzelheiten ist sie etwas genauer gezeichnet als jene im Biol. Ctrbl. Dennoch erkennt man zwischen beiden sofort die große Übereinstimmung. Der fingerförmige Fortsatz ist sogar hier noch etwas länger als dort, was ich auch schon mit bloßem Auge konstatieren konnte. Wie ich aber bei Gelegenheit der Sitzung der Dtsch. zool. Ges. 1908 mitteilte, fehlt dem Pecten in dem zweiten Paare von Uhuaugen dieser merkwürdige und eigenartig differenzierte Fortsatz, statt seiner findet sich nur ein kurzes und nicht einmal sehr deutliches Spitzchen (Fig. H<sup>3</sup>). Es ist selbstverständlich, daß ich auf diese Verhältnisse im allgemeinen Teile noch zurückkommen muß. Im übrigen ist über das Uhupecten Folgendes zu bemerken: Es ist relativ klein. Es besteht aus 6—7 Falten, ja man kann sogar in Fig. G<sup>3</sup> ihrer 8 zählen. Die Falten sind mit Ausnahme der 2—3 letzten, kleinsten ziemlich plump und ihre Verjüngung proximal ist nur sehr wenig ausgesprochen, nie höschenförmig. Das in Fig. G<sup>3</sup> gezeichnete Pecten ist nicht überbrückt und zeigt daher von distal gesehen eine wellige Kante. Das in Fig. H<sup>3</sup> dargestellte Pecten ist

Fig. G<sup>3</sup>.Fig. H<sup>3</sup>.

Pecten von *Bubo bubo*. Individuelle Variation.  
6:1.

von einer scharfen Schneide überbrückt, die nur sehr wenig wellenförmig verläuft. Schließlich ist das Pecten beim Uhu wie bei allen Eulen und bei *Podargus* ganz tiefschwarz, und dies gilt nicht nur für die Falten in ganzer Ausdehnung, sondern auch für die Grundplatte, aus der es sich erhebt.<sup>1)</sup>

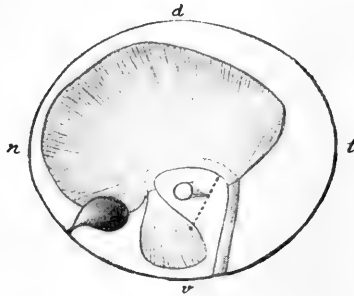
Die beiden Augenachsen (gemeint sind jedenfalls die Achsen der beiden Tubi) schneiden sich nach SOEMMERRING unter einem Winkel von kaum 45°. Da aber der Tubus des Auges nasal verkürzt ist, so kommen beide Irides fast in eine und dieselbe Ebene zu liegen.

„*Tubus bulbi osseus campanulatas margine sua subovali, undulata, margine orbita parum profundae perfecte respondens atque ligamentis strictis circumcirca tam arcte cum ea connectitur, ut omnino immobilis reddatur. Musculi autem recti et obliqui admodum parvi, ad scleroticas compressionem potius, quam ad bulbi totius motum apti videntur: neque*

1) Der Schnitt (Taf. 8, Fig. 27) geht nicht durchs ganze Pecten, sondern schneidet mit seinem linken Ende schon den First des Pectens. Daher erscheint in ihm die Faltenzahl reduziert.

*enim in vivis strigibus ullum bulbi motum observare neque in mortuis efficere potui, qui etiam in reliquis plerisque avibus minimus esse solet. Membrana vero nictitans, multo celerius ac ipsae palpebrae duobus musculis, rectis majoribus movetur. Tendo ei infixus e musculus pyriformis apice oritur, bursam mucosam musculi marsupialis prope nervum opticum perforat, inferius et interius supra marginem bulbi reflectitur, trochleae, propriae incumbens cartilagineae, prominulae, excavatae, lubricae, quae processu vel hamulo osseo peculiari in annulo osseo protuberante firmatur.“*

Die kräftige Nickhautmuskulatur sowie die kleine Nickhautdrüse ist in Fig. J<sup>3</sup> dargestellt (die punktierte Linie bezeichnet die Lage des Fächers). Fig. A<sup>3</sup> zeigt die Sehne des Musculus pyriformis mit der von SOEMMERRING in den eben zitierten Worten so trefflich beschriebenen Trochlea.

Fig. J<sup>3</sup>.

*Bubo bubo.* Rechtes Auge, von cranial. 1:1.

#### Auge von *Bubo bubo*, Maße und Zahlen.

Bulbus, Achse. . . . .	36,5 mm
horizontaler Durchmesser. . . . .	40,9 „
vertikaler Durchmesser . . . . .	34,6 „
Bulbuskante („Äquator“) bis (rekonstruiertem) Hornhautscheitel nasal und temporal . . . . .	26,6 „
Bulbuskante bis Hornhautrand nasal temporal . . . . .	13,7 „
dorsal . . . . .	22,0 „
dorsal . . . . .	18,2 „
ventral . . . . .	19,5 „
dorsal-nasal . . . . .	15,0 „
temporal-ventral . . . . .	19,5 „

Cornea, Tiefe (rekonstruiert), gemessen in	
der Richtung der Hornhautachse	10,5 mm
horizontaler und vertikaler Durchmesser	25,0 „
Dicke, zentral . . . . .	ca. 0,2 „
peripher . . . . .	1,5 „
am Hornhautsporn . . . . .	1,8—2,5 „
Sclera, Dicke im Augengrunde . . . . .	ca. 0,2 „
Dicke des Knorpels am Ciliarkörper . . . . .	ca. 0,2 „
Dicke des Sclerotalringes . . . . .	2,3—3,1 „
Corpus ciliare, Breite der vitralen Zone dorsal	15,0 „
nasal . . . . .	16,0 „
ventral. . . . .	14,1 „
temporal. . . . .	14,2 „
Breite der lentalen Zone . . . . .	4,4—5,4 „
Zahl der Falten auf 1 mm in der vitralen	
Zone proximal . . . . .	ca. 12
distal . . . . .	ca. 5—6
Linse, Achse . . . . .	11,5 „
Durchmesser . . . . .	16,5 „
Ringwulst, Breite <sup>1)</sup> . . . . .	ca. 7,7 „
Dicke . . . . .	ca. 1,5 „
Sehnerv ohne Scheide, Dicke . . . . .	2,5 „
Pecten, Länge der Basis (Fig. G <sub>3</sub> ) . . . . .	7,7 „
Faltenlänge (Fig. G <sub>3</sub> ) . . . . .	12,0 „
Länge des fingerförmigen Fortsatzes	
(Fig. G <sub>3</sub> ) . . . . .	3,8 „
Zahl der Falten . . . . .	6—8

### *Athene noctua* (RETZ.), Steinkauz.

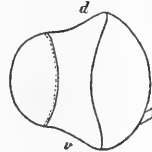
Material: 1 Augenpaar aus Halle a. S., fixiert in Formol-Essigsäure; 1 weiteres aus Frankfurt a. M., konserviert in Formol.

Vom Auge des Steinkauzes habe ich selbst bereits an anderer Stelle (1907) eine Abbildung gegeben, welche in vielem sehr genau ist, mir aber doch nicht mehr in allem genügt. Insbesondere ist in ihr der asymmetrische Bau des Auges nicht genügend berücksichtigt. Da ich außerdem inzwischen aus Frankfurt a. M. tadellos konservierte Augen der gleichen Species erhalten habe, an welchen die

1) Die Asymmetrie des Ringwulstes läßt sich hier so wenig wie bei andern Augen durch Zahlenangaben ausdrücken.



Hornhaut prall gerundet ist und ihre Wölbung genau wiedergegeben werden kann, so sei nicht unterlassen, noch die beiden Figg. K<sup>3</sup> und L<sup>3</sup> zu geben.

Fig. K<sup>3</sup>.Fig. L<sup>3</sup>.

*Athene noctua*. Rechtes Auge. Fig. K<sup>3</sup> von ventral, Fig. L<sup>3</sup> von nasal gesehen. 1:1.

Gegenüber dem Uhuauge zeigt das Auge des Steinkauzes hauptsächlich folgende Unterschiede in seinem Äußern: Das von der Netzhaut eingenommene Segment ist relativ größer, voller, der Tubus der Sclera dagegen ist kürzer. Dadurch erscheint dieses Auge nicht ganz so stark röhrenförmig wie das des Uhu, ohne jedoch die charakteristische Teleskopform auch nur im geringsten einzubüßen. Die Cornea sitzt auch hier schief auf wie beim Uhu, jedoch liegt die am weitesten zurückgreifende Stelle fast genau nasal und sogar ein wenig nasal-ventral, statt nasal-dorsal. Die Elliptizität der Peripherie des proximalen Augensegments ist nicht so stark, weshalb das Auge von nasal (Fig. L<sup>3</sup>) oder temporal etwas plumper aussieht als das Uhuauge. Die Bulbuskante ist etwas stumpfer.

Die Wölbung der Hornhaut ist, wie man sieht, sehr beträchtlich, sie ist indessen doch nicht ganz die einer Halbkugel.

Der 1 mm dünne Sehnerv hat etwa dieselbe Eintrittsstelle wie bei *Bubo maximus*. Die Rolle für die Sehne des Nickhautmuskels ist auch hier, wie bei allen Eulenaugen, ausgebildet. Der Cornealrand zeigt das schon beim Uhuauge beschriebene Verhalten.

Einige genauere Angaben will ich noch von der Linse, vom Corpus ciliare sowie vom Pecten geben.

Was die Linse betrifft, so ist sie in gleicher Weise asymmetrisch (Fig. M<sup>3</sup>) wie die des Uhuauges. Auch scheint mir, daß ihre Lage im Auge wie bei *Bubo* eine schiefe ist. Vor allem aber weise ich auf den Unterschied hin, den die Linse von Fig. M<sup>3</sup> (nach Formolfixierung) und gegenüber der in Fig. N<sup>3</sup> (Formolessigsäure) dargestellten zeigt. In jener ist zunächst die Zentrallinse etwas kleiner als in dieser, was wohl auf individueller Variation beruht. Die weitem Unterschiede müssen jedoch auf Verschiebungen der einzelnen Teile zurückgeführt werden, und namentlich die ganz

andere Form und Lage des Ringwulstes kann nicht als Kunstprodukt aufgefaßt werden, sondern entspricht vielleicht verschiedenen Akkommodationszuständen.

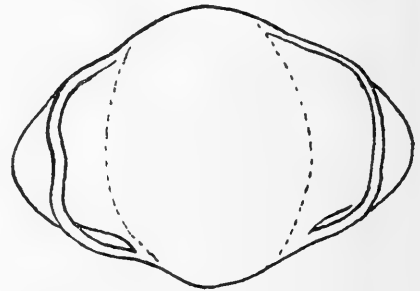
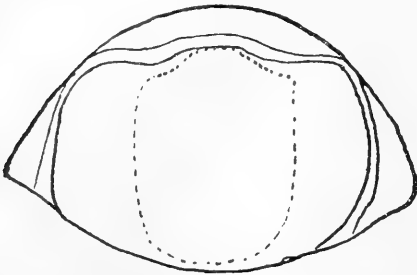


Fig. M<sup>3</sup>. *Athene noctua*. Linse. 6:1.

Fig. N<sup>3</sup>. *Athene noctua*. Linse. 6:1.

Die vitrale Zone des Corpus ciliare ist nasal schmaler als temporal, richtet sich also hier nach dem Scleroticallringe und zeigt nicht die Unabhängigkeit von letzterm, welche im Uhuauge festgestellt wurde. Die Fältelung des Corpus ciliare ist fast ebenso fein wie beim Uhu, sie ist also relativ gröber. Ich zähle proximal etwa 9—10 Falten auf 1 mm Breite, distal etwa halb so viele. Das auf der Linse zurückbleibende Ciliarmuster ist wie beim Uhu.

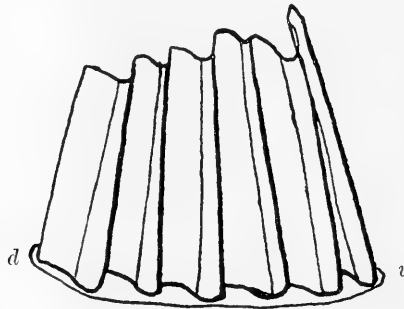


Fig. O<sup>3</sup>.

*Athene noctua*. Pecten. 6:1.

Das Pecten ist klein, 6faltig (früher beschrieb ich es, vielleicht weniger genau, als 5faltig) und dadurch ausgezeichnet, daß alle Falten von etwa gleicher Länge sind und fast einander parallel stehen. Überbrückt ist es nicht. Die 1. Falte ist sehr schmal (eigentlich nur eine halbe Falte), aber sie ist distal in eine stumpfe

Spitze ausgezogen. Sehr kurz ist sodann die 2. Falte. Die 3. ist wieder länger, die übrigen nehmen ein wenig an Länge ab.

*Syrnium aluco* (L.), Waldkauz.

Material: 1 Augenpaar aus Frankfurt a. M., 1 weiteres aus Helgoland, beide fixiert in Formol. Die Fixierung ist gut. Die Cornea sowie der Fundus oculi etwas eingesunken.

Das Auge erinnert in vielem an das etwas kleinere von *Athene noctua*. Die Elliptizität in der Umgrenzung des proximalen Augensegments ist sehr wenig ausgesprochen, so daß der Bulbus sich der Form eines Rotationskörpers nähert (horizontaler Durchmesser 28,1 mm, vertikaler 26,4 mm). Dementsprechend biegt auch die Bulbuskante nasal und temporal nur wenig distad. In der Tiefe des Retinasegments und in der Kürze des Scleratubus gleicht es dem Auge von *Athene*. Die Schiefheit der Cornea ist ähnlich wie bei *Bubo*, stark ausgeprägt. Wie bei diesen beiden Formen ist auch bei *Syrnium* die Cornea von außen kreisförmig.

Die Linse hat in ihrem breiten, aber sehr dünnen (0,9 mm dicken) Ringwulste Ähnlichkeit mit der vom Uhu, in der Form der Zentrallinse mit der vom Steinkauz (Fig. M<sup>3</sup>). Ihre Maße sind: Achse 9,6 mm, Durchmesser 13,2 mm.

Das Corpus ciliare zeigt ein ähnliches Verhalten wie bei *Athene*; doch ist seine Fältelung eine etwas andere, da die Falten proximal sehr niedrig und noch in etwa 1 mm Abstand von der Retina gar nicht zu erkennen sind. Wo sie auftreten, liegen 8 Falten auf 1 mm, distal dagegen 4. Die Falten sind auch in der Linsen-

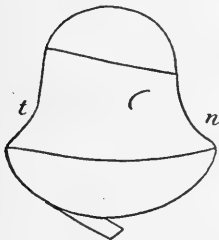


Fig. P<sup>3</sup>.

Rechtes Auge von *Syrniun aluco*, von ventral gesehen. 6:1.



Fig. Q<sup>3</sup>.

Ciliarmuster auf der Linse von *Syrniun aluco*. ca. 10:1.

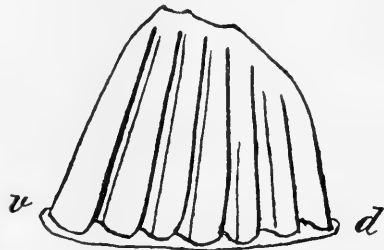


Fig. R<sup>3</sup>.

Pecten von *Syrniun aluco*. 6:1.

zone deutlich als solche zu erkennen. Dem entspricht auch das Ciliarmuster auf der Linse, welches in Fig. N<sup>3</sup> dargestellt ist.

Das Pecten ist 7faltig und in ganzer Länge von einem schneideartigen Aufsatz überbrückt, der mehrere undeutliche Spitzchen trägt. Die Falten nehmen schrittweise stark an Größe ab, so daß das ganze Pecten einen sehr schiefen Bau hat.

Bei *Syrnium aluco* konnte ich auch die lateral gelegene Fovea des Eulenauges erkennen. Sie liegt 6 mm von der Bulbuskante entfernt. In einem Umkreis von 7 mm Durchmesser ist die Retina heller weißlich als sonst und feinst radiärstreifig (Area).

### *Strix flammea* L., Schleiereule.

Material: 1 Augenpaar aus Frankfurt a. M., fixiert in Formol. Konservierung gut (Cornea etwas eingefallen).

Das retinale Bulbussegment ist noch weniger elliptisch, noch mehr einem Rotationskörper genähert, als das von *Syrnium aluco*. (Durchmesser: 17,5 und 18,1 mm.) Ein nasales und temporales Distadbiegen der Bulbuskante ist daher kaum mehr erkennbar. Das proximale Bulbussegment ist ziemlich tief, beinahe halbkuglig; der Scleratubus dementsprechend sehr kurz. Die Cornea, von außen gesehen kreisförmig, ist auch bei diesem Auge schief aufgesetzt, ihre tiefste Stelle liegt nasal und ein wenig ventral. Mit der Schiefstellung der Cornea und der Kürze des Tubus hängt es zusammen, daß die Cornea als Ganzes nasad verschoben erscheint und von außen gesehen nicht mit dem Retinasegment konzentrisch liegt.

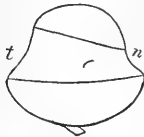


Fig. S<sup>3</sup>.

*Strix flammea*. Rechtes Auge,  
von ventral gesehen. 1:1.

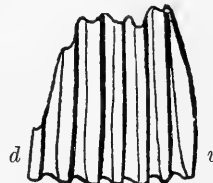


Fig. T<sup>3</sup>.

*Strix flammea*. Pecten.  
6:1.

Die Linse hat einen sehr schwachen und auch durchaus nicht breiten Ringwulst. Eine unscharf umgrenzte, ovale Zentrallinse ist vorhanden.

Das Corpus ciliare ist, entsprechend dem Bau des Sclera-

tubus, nasal ganz bedeutend schmaler als temporal. Die Asymmetrie erstreckt sich auch auf die lentale Zone des Corpus ciliare, welche nasal sehr schmal (0,6 mm), temporal dagegen über doppelt so breit ist (1,3 mm). Die Asymmetrie der Linse ist durchaus nicht so auffallend. Das Ciliarmuster läßt eine reihenartige Anordnung wie bei *Syrnium* erkennen, wenn auch nicht ganz so deutlich wie bei dieser Art.

Das Pecten ist klein, höher als breit, und erinnert an das Pecten von *Athene noctua*. Es besteht aus 7 Falten, die einander fast parallel gerichtet sind. Die 1. trägt ein allerdings sehr undeutliches Spitzchen. Die ersten 5 Falten sind von etwa gleicher Länge, doch ist die 3. entschieden die niedrigste. Noch etwas niedriger ist die 6. Die 7. ist sehr klein.

Erwähnung verdient noch die Eintrittsstelle des Nervus opticus. Sie ist ziemlich zentral gelegen, nur wenig temporal und kaum nasal.

### *Otus vulgaris* FLEMM., Sumpfohreule.

Material: 1 Augenpaar aus Helgoland, in Formol.

Das Auge ist von distal gesehen elliptisch (Durchmesser 21,0 und 18,4 mm), in Seitenansicht ziemlich kurz. Die Bulbuskante biegt nasal und temporal etwas distad. Die Cornea liegt mäßig schief und etwas exzentrisch.

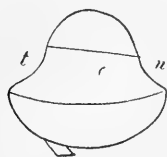


Fig. U<sup>3</sup>.

*Otus vulgaris*. Linkes Auge,  
von ventral. 1:1.

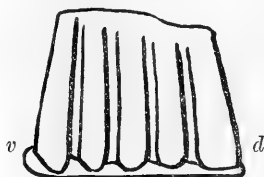


Fig. V<sup>3</sup>.

Pecten von *Otus vulgaris*.  
6:1.

Die Linse zeigt einen dünnen Ringwulst und eine sehr große Zentrallinse, deren Querschnittsform zwischen Quadrat und Kreis liegt. Das Ciliarmuster auf der Linse erinnert an das von *Syrnium aluco*, doch sind die Streifen noch dicker und die hellen Stellen zwischen ihnen spärlicher.

Das sehr kleine Pecten ist dadurch ausgezeichnet, daß seine 5 breiten, plumpen Falten insgesamt durch einen scharfen, scheidungsähnlichen Aufsatz überbrückt sind.

*Iynx torquilla* L., Wendehals.

Material: 1 Auge von Helgoland, in Formol. Dasselbe ist so vorzüglich in seiner Form erhalten, daß die folgende Beschreibung, die Figuren und die Maßangaben als sehr zuverlässig betrachtet werden müssen.

Der Bulbus ist von gleicher Horizontal- und Vertikal- ausdehnung. Die Cornea liegt ein wenig exzentrisch, nasad verschoben, auch ist sie ein wenig nasad geneigt.

Die Cornea ist von mäßiger Dicke, die Sclera außerordentlich dünn, die dünnste der 3 Augenhäute. Auch die Knochenplättchen des Sclerotalringes sind dünn.

Die Chorioidea ist dicker als die Sclera. Das Corpus ciliare ist in seinem vitralen wie in seinem lentalen Teile sehr asymmetrisch gebaut. Die Falten legen sich ganzrandig der Linse an, so daß das Ciliarmuster auf der Linse meridionalstreifig erscheint. Der Faltenbau weicht von dem bei andern Vögeln beobachteten Verhalten etwas ab. Die Fältchen der vitralen Zone behalten in der ganzen Ausdehnung von proximal nach distal ihre Feinheit und Dichte, während sie bei andern Vögeln proximad allmählich gröber werden. Erst in der lentalen Zone nehmen sie plötzlich an Mächtigkeit zu und an Dichte, an Menge ebenso bedeutend ab.

Die Iris ist dilatiert. Sie ist überall von gleichmäßiger Breite ( $\frac{1}{2}$  mm).

Fig. W<sup>3</sup>.

*Iynx torquilla*.  
Linkes Auge,  
ventrale Hälfte.  
2:1.

Fig. X<sup>3</sup>.

Linse von *Iynx torquilla*.  
6:1.

Fig. Y<sup>3</sup>.

Pecten von *Iynx torquilla*.  
6:1.

Die Linse zeigt im Querschnitt reine Ovalform. Ihr Ringwulst ist breit und greift distal weiter nach der Achse der Linse hin als proximal. Diese Eigenschaft hat die Wendehalslinse mit der Linse des Würgers (*Lanius excubitor*) gemein, doch steht für mich nicht ganz fest, ob der Zustand vielleicht nur ein augenblicklicher, vom Akkommodationszustande abhängiger ist. Der Ringwulst ist

jedenfalls deutlich asymmetrisch. Auf den Ringwulst folgt eine dünne Hüllschale, von deren vordern Kalotte die Hauptlinse durch einen Spalt getrennt ist. Eine weißliche, kleine Zentrallinse nimmt das Zentrum ein.

Das Pecten besteht aus relativ wenigen plumpen Falten, die von einer Schneide überbrückt sind. Letztere trägt über Falte 3 ein stumpfes kegliges Spitzchen. Die 1. Falte ist sehr kurz, da das Pecten von der 2. zu ihr sehr steil abfällt.

Auge von *Iynx torquilla*, Maße und Zahlen.

Bulbus, Achse . . . . .	7,0 mm
horizontaler } Durchmesser . . . . .	8,7 "
vertikaler } . . . . .	
Äquator hinter Hornhautscheitel . . . . .	3,7 "
Cornea, Durchmesser . . . . .	6,2 "
Dicke . . . . .	0,6 "
Corpus ciliare, vitrale Zone, Breite nasal . . . . .	1,2 "
temporal . . . . .	1,9 "
lentrale Zone, Breite nasal . . . . .	0,5 "
temporal . . . . .	0,8 "
Zahl der Falten auf 1 mm proximal . . . . .	12
distal . . . . .	6
Linse, Durchmesser . . . . .	4,0 "
Achse . . . . .	1,9 "
Ringwulst, Breite nasal . . . . .	0,6 "
temporal . . . . .	0,7 "
Sehnerv, Breite . . . . .	1,0 "
Pecten, Länge . . . . .	5,9 "
Höhe . . . . .	3,2 "
Zahl der Falten . . . . .	14

*Delichon urbica* (L.), Schwalbe.

*Hirundo urbica* L.

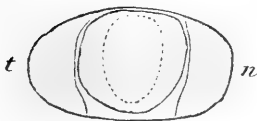
Material: 2 Augen, Helgoland. Sie stammen von einem Schwälbchen, welches mir als tot aufgefunden gebracht wurde. Es mag sich irgendwohin tot gestoßen und dann wohl schon 12 Stunden oder mehr gelegen haben, bevor es in meine Hände gelangte. Ich hätte die Augen gar nicht untersucht, wenn es nicht gerade Schwalbenaugen gewesen wären. An der Linse der Schwalbe hat RABL be-

merkenswerte Feststellungen gemacht. Zudem war bei der Schwalbe, dem schnellsten Vogel, auch ein sehr gutes Akkommodationsvermögen zu vermuten, und auch aus diesem Grunde schien es mir gut, so viel wie möglich von dem Bau des Auges festzustellen. Beim Durchschneiden der Augen zeigte sich, daß sich schon alle innern Teile sehr gegeneinander gelockert hatten und daher einer Untersuchung noch mehr Schwierigkeiten entgegenstellten, als ich bei der ziemlich guten äußern Erhaltung des Bulbus erwartet hatte.

Ich messe: Bulbusachse 8 mm, horizontaler Durchmesser des Bulbus 9,5 mm, vertikaler 8,5 mm. Tiefe der Hornhaut 1,5, Äquatorbene bis Hornhautscheitel 4,5 mm. Die Hornhaut ist genau kreisförmig und liegt (was mich bei der Asymmetrie des Linsenringwulstes einigermaßen erstaunte) genau coaxial mit der Sclera.

Was die Linse betrifft, so stimmt die Form ihres Querschnitts, wenn man diesen derartig führte, daß die Asymmetrie der Linse maximal durch ihn zur Anschauung gelangt, genau mit der Zeichnung RABL'S überein (Fig. Z<sup>3</sup>). Der Ringwulst ist sehr dick und etwas asymmetrisch. Außerdem bemerke ich eine im Innern gelegene, kugelige Hauptlinse und in ihrem Zentrum eine im Präparat schneeweiße Zentrallinse, deren Form in den beiden Augen desselben Individuums ziemlich verschieden ist (Fig. Z<sup>3</sup> u. A<sup>4</sup>). Das Ciliarmuster auf der Linse bildet einen etwa 1 mm breiten Streifen (ganz genau kann ich seine Breite nicht ermitteln), es ist fein meridionalstreifig, und auf 1 mm entfallen etwa 4—5 Streifen; es zeigt sich also hierin keine bedeutende Abweichung gegenüber andern Vögeln.

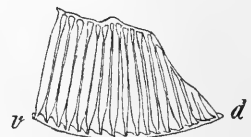
Die Cornea ist etwa  $\frac{1}{6}$  mm dick, also ziemlich dünn, die Sclera wesentlich dünner. Die Knochenplättchen der Sclera sind mit etwa  $\frac{1}{8}$  mm Dicke wohl nicht wesentlich anders als bei andern Vögeln beschaffen.

Fig. Z<sup>3</sup>.

Linse von *Delichon urbica*.  
6:1.

Fig. A<sup>4</sup>.

Zentrallinse des andern  
Auges von *Delichon*  
*urbica*. 6:1.

Fig. B<sup>4</sup>.

Pecten von *Delichon*  
*urbica*. 6:1.



Als ein Glücksfall ist es zu betrachten, daß das Pecten in einem Auge hinlänglich gut erhalten ist, so daß ich einige Angaben darüber machen kann. Seine Länge kommt etwa jener des Linsendurchmessers gleich. Es hat 17 Falten, die sich distal wie proximal stark verjüngen und mit Ausnahme der letzten 2 oder 3 überbrückt sind. Die 7.—9. Falte übertreffen an Länge ihre Nachbarinnen, so daß hier das Pecten etwas gebuckelt erscheint. Ich glaube wenigstens, daß diese Erscheinung nicht postmortal ist.

Der Sehnerv dürfte etwa als 1,2 mm dick zu bezeichnen sein. So maß ich ihn nämlich dicht an der Sclera.

### *Lanius excubitor* L., Raubwürger.

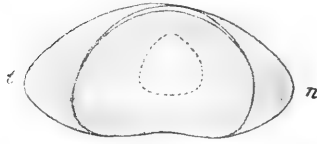
Material: 1 Augenpaar von einem Vogel, den Herr A. HEINEN, Kapitän des „Poseidon“, mitten auf der Nordsee schoß.

Der ganze (entfederte) Kopf des Vogels wurde in Formol fixiert und dann in Alkohol konserviert. Es hängt sicher mit dieser Behandlungsart zusammen, daß im postäquatorialen Segment Retina und Sclera geschrumpft sind. Die Achse des Auges ist daher nicht mehr genau festzustellen. Im Präparat mißt sie 9,5 mm, was jedoch sicher als zu klein anzunehmen ist. Auf das gut erhaltene prä-äquatorische Segment entfallen 5 mm, davon auf die Tiefe der Cornea etwa 1,5.

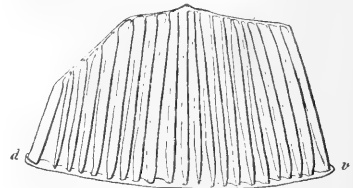
Der Bulbus ist etwas horizontal-elliptisch (14,4 gegen 12,9 mm), die Cornea jedoch völlig kreisförmig (5,8 mm). Die Sclera ist sehr dünn, die Cornea von mäßiger Dicke. Das Corpus ciliare ist ziemlich asymmetrisch, namentlich die lentale Zone, die temporal 1, nasal nur 0,4 mm breit ist. Die lentale Zone liegt der Linse ausgesprochen an deren distaler Fläche an, in einem gewissen Abstände vom Äquator. Proximal 10, distal 5 Falten auf 1 mm. Das Ciliarmuster auf der Linse besteht aus schmalen Meridionalstreifen.

Das Auffälligste am Würgerauge ist die Linse. Ein sehr dicker und breitbauchiger Ringwulst verleiht ihr eine höchst eigenartige Gestalt. An ihm ist auch eine starke Asymmetrie in die Augen fallend, er ist temporal viel breiter als nasal. Ich habe hier die Frage genauer geprüft, ob außer dem Ringwulst — den ich hier übrigens von einer Hüllschale durchaus nicht abgrenzen kann — auch die Hauptlinse asymmetrisch gebaut ist in bezug auf ihre Achse, die durch eine schwache Einziehung am proximalen Pol und durch die Zentrallinse gegeben ist. Wie zu erwarten war, fand ich

nur am Ringwulst eine asymmetrische Massentwicklung, und die geringe Formasymmetrie der Hauptlinse, die in Fig. C<sup>4</sup> zu

Fig. C<sup>4</sup>.

Linse von *Lanius excubitor*. 2 : 1.

Fig. D<sup>4</sup>.

Pecten von *Lanius excubitor*. 6 : 1.

erkennen ist, ist vielleicht auf die augenblickliche Lage des Ringwulstes zurückzuführen. Eine Zentrallinse von der Form eines umgekehrten Herzens, wie in Fig. C<sup>4</sup> gezeichnet, ist vorhanden. Sie ist im Präparat rein weiß; sie wird noch seitlich und proximal von einer weißlich getrübbten Partie der Linse umgeben.

Das Pecten besteht aus 22 Falten und ist in ganzer Länge überbrückt. Etwa in der Mitte bildet es einen kleinen Gipfel. Die letzten 5 Falten verkürzen sich allmählich.

### *Corvus corone* L., Rabenkrähe.

Material: 1 Augenpaar aus Frankfurt a. M. (Solutio Mülleri), 1 zweites von Helgoland (Formol). Bei den Augen aus Frankfurt a. M. ist die Hornhaut sehr tief eingesunken, wodurch die Linse zwar arg verlagert wurde. Sie hat dabei jedoch ihre normale, ellipsoide Form behalten. Anders bei den Augen aus Helgoland. Hier ist die Cornea bedeutend weniger tief eingesunken, hat aber auf die jedenfalls noch frischere Linse gewirkt und die Hauptlinse so zurückgedrückt, daß der Ringwulst, wie unten bei Lerche und Star beschrieben, distad vorn vorsteht. Mir scheinen die vorliegenden Präparat von *Corvus corone* ganz sicher zu beweisen, daß die letztere Linsenform — also auch die bei *Sturnus* und *Alauda* konstatierte — nur auf postmortaler Deformation beruht.

Der Bulbus hat die kurze Form, wie er für den Singvögelbulbus charakteristisch ist. Da er von wesentlich kürzerm Vertikal- als Horizontaldurchmesser ist, nähert er sich in seiner Gestalt einem zachsigen Ellipsoid. Die Cornea kann nicht gerade dünn genannt werden. Die Sclera ist schwach. Das Corpus ciliare ist, wenn auch nicht ganz, so doch ziemlich symmetrisch gebaut.

An der Linse konnte ich eine Asymmetrie nicht einmal wahrnehmen. Der Ringwulst ist ziemlich dick. Die Hüllschale ist viel dünner. Ich konnte hier (Augen von Frankfurt) besonders deutlich die distale Partie der Hüllschale sehen, wo ein Spalt zwischen sie und den Ringwulst tritt, welcher die Hauptlinse von der distalen Kalottenhülle abtrennt. Auch zwischen Hauptlinse und proximaler Kalotte sehe ich einen Spalt. Das Zentrum der Linse nimmt eine Zentrallinse von Eiform ein, mit dem spitzen Eipol distad gerichtet. In den Augen von Helgoland ist an ihrer Stelle nur eine unscharf umgrenzte Trübung.

Der Sehnerv ist ziemlich dick.

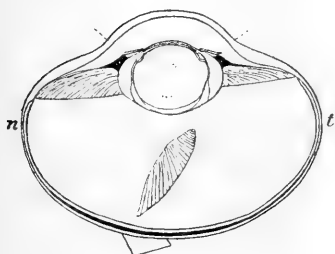


Fig. E<sup>4</sup>.

*Corvus corone*. Linkes Auge,  
ventrale Hälfte. 2:1.

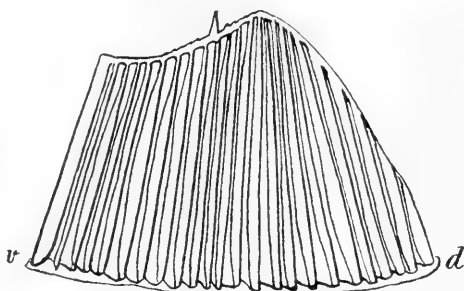


Fig. F<sup>4</sup>.

Pecten von *Corvus corone*.  
6:1.

Das Pecten hat in den Augen aus Frankfurt a. M. die in Fig. F<sup>4</sup> dargestellte Form; es ist in ganzer Länge überbrückt; die Falten nehmen von der 1. bis über die mittelste hinaus an Länge zu, hier ist ein Gipfel des Pectenfirstes, und von ihm aus fällt der First ziemlich steil ab. In der Mitte des Pectens zeigt sich eine ziemlich bedeutende Spitze. Sie ist in beiden Augen aus Frankfurt a. M. vorhanden, fehlt aber in jenen aus Helgoland.

#### Auge von *Corvus corone*, Maße und Zahlen.

Bulbus, Achse . . . . .	15,2 mm
horizontaler Durchmesser . . . . .	20,0 "
vertikaler Durchmesser . . . . .	16,9 "
Äquator bis Corneascheitel (rekon-	
struiert) . . . . .	7,7 "
	11*

Cornea, Durchmesser . . . . .	8,5 mm
Tiefe (rekonstruiert). . . . .	2,0 „
Dicke . . . . .	ca. 0,4 „
Corpus ciliare, Breite der vitralen Zone . . . . .	5,0—5,8 „
Breite der lentalen Zone . . . . .	ca. 1 „
Zahl der Falten auf 1 mm proximal . . . . .	ca. 10
distal . . . . .	ca. 5
Linse, Achse . . . . .	4,9 „
Durchmesser . . . . .	7,0 „
Ringwulst, Dicke . . . . .	0,9 „
Breite . . . . .	3,2 „
Sehnerv, Dicke . . . . .	2,5 „
Pecten, Länge des Baues . . . . .	9,0 „
Faltenlänge . . . . .	6,2 „
Länge des Spitzchens . . . . .	0,2 „
Zahl der Falten . . . . .	24

### *Corvus frugilegus* L., Saatkrähe.

Material: 1 Augenpaar aus Helgoland, fixiert in Formol. Die Konservierung ist gut, namentlich ist die Hornhautwölbung bei einem Auge gut erhalten.

Das Auge zeigt viel Ähnlichkeit mit dem von *Corvus corone*, läßt jedoch eine hochgradige innere Asymmetrie erkennen. Sie erstreckt sich in erster Linie auf das Corpus ciliare und die Linse, dann auch auf die Pupille und die Cornea.

Die Cornea liegt wenig schief, sie ist recht dick, an der Peripherie noch dicker als im Zentrum. An ihrem Rande springt ihre Innenfläche beträchtlich einwärts und gibt mit dieser Stelle einem großen Teile der Fasern des sogenannten Ligamentum pectinatum iridis eine Ursprungsstelle, wie namentlich in Fig. G<sup>1</sup> rechts zu erkennen ist.

Vom Corpus ciliare ist die vitrale Zone nasal fast nur halb so breit wie temporal, die lentale Zone aber ist noch viel unsymmetrischer: nasal fast  $\frac{1}{3}$  so breit wie temporal. CRAMPTON'scher und MÜLLER'scher Muskel sind vorhanden, beide ziemlich schwächig.

Die Linse zeigt einen ziemlich dicken, temporal stärker als nasal entwickelten Ringwulst und eine ziemlich rein ovale, nicht ganz scharf umgrenzte Zentrallinse.

Die Fovea konnte ich genau erkennen, der von CHIEWITZ gegebenen Abbildung vollkommen entsprechend.

Der Sehnerv ist sehr dick.

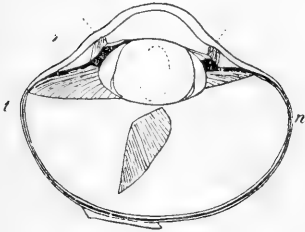


Fig. G<sup>4</sup>.  
*Corvus frugilegus*. Linkes Auge,  
ventrale Hälfte. 2:1.

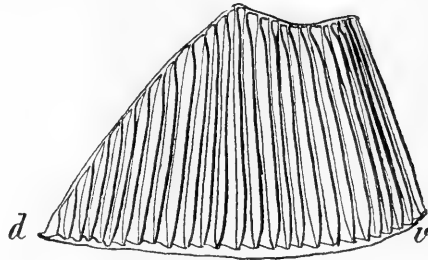


Fig. H<sup>4</sup>.  
Pecten von *Corvus frugilegus*.  
6:1.

Das Pecten ist ähnlich jenem von *Corvus corone*. Ein Spitzchen fehlt ihm. Der Gipfel kann als ziemlich scharfe quergestellte Schneide gelten.

Was die ganz ungewöhnlich starke innere Asymmetrie dieses Auges betrifft, so bemerke ich noch, daß ich sie in beiden Augen gleich stark ausgeprägt fand.

Auge von *Corvus frugilegus*, Maße und Zahlen.

Bulbus, Achse . . . . .	14,7 mm
horizontaler Durchmesser . . . . .	17,8 "
vertikaler Durchmesser . . . . .	17,5 "
Äquator hinter Hornhautscheitel . . . . .	7,0 "
Cornea, Durchmesser . . . . .	8,2 "
Tiefe . . . . .	2,2 "
Dicke zentral . . . . .	0,4 "
Dicke peripher . . . . .	0,6 "
Corpus ciliare, vitrale Zone, Breite nasal . . . . .	3,2 "
temporal . . . . .	5,0 "
lentrale Zone, Breite nasal . . . . .	0,8 "
temporal . . . . .	2,0 "
Zahl der Falten auf 1 mm, proximal . . . . .	10
distal . . . . .	4
Linse, Achse . . . . .	4,4 "
Durchmesser . . . . .	7,1 "

Ringwulst, Breite . . . . .	ca. 4,2 mm
Dicke . . . . .	0,8—1,1 „
Sehnerv, Dicke . . . . .	3,0 „
Pecten, Länge der Basis . . . . .	8,4 „
Faltenlänge . . . . .	6,6 „
Zahl der Falten . . . . .	27

*Corvus corax* L. Rabe.

Material: 2 Augenpaare aus Frankfurt a. M., von Herrn Prof. Dr. RÖMER in Spitzbergen gesammelt.

Der Kolkrabe ist dort, wie mir Herr Prof. RÖMER brieflich mitteilt, etwas kleiner als bei uns.

Das Material ist in Solutio Mülleri konserviert. Es ist jedoch so völlig deformiert, daß es mir nicht möglich ist, über die Gestalt des Auges etwas Sicheres auszusagen. Seinen Durchmesser habe ich zu bestimmen versucht, wobei die ermittelte Zahl (24 mm) jedoch

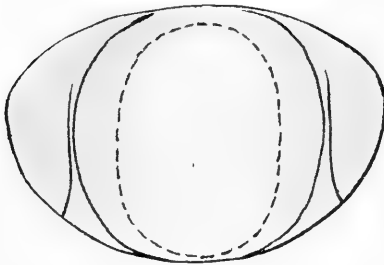


Fig. J<sup>4</sup>.

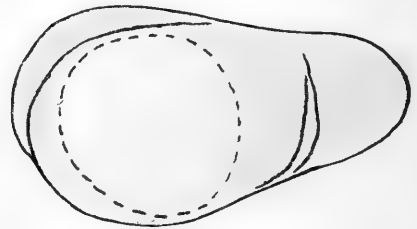


Fig. K<sup>4</sup>.

Linse von *Corvus corax*. 6:1. . . . . Linse von *Corvus corax*, deformiert. 6:1.

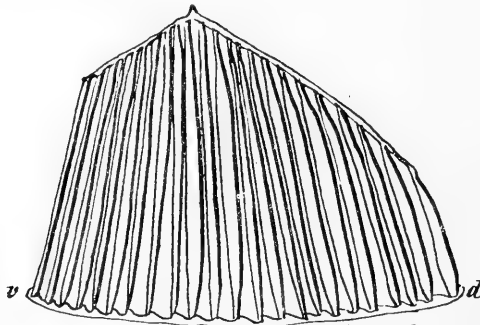


Fig. L<sup>4</sup>.

Pecten von *Corvus corax*. 6:1.

innerhalb großer Grenzen unsicher ist und auf eine etwaige Verschiedenheit des horizontalen und des vertikalen Durchmessers nicht Rücksicht genommen ist.

Eine interessante Erscheinung ist durch die Deformation des Bulbus gezeitigt. Man vergleiche Fig. J<sup>4</sup>, die normale Linse von *Corvus corax*, mit Fig. K<sup>4</sup>, der stark deformierten Linse des andern Auges desselben Tieres. Auf den ersten Blick erkennt man, daß die Hauptlinse und vor allem die Zentrallinse in viel geringerem Maße deformierbar sind als der Ringwulst und die (sehr dünne) Hüllschale.

Das Pecten (Fig. L<sup>4</sup>) hat im einen Augenpaar 23 Falten, im andern, wo es allerdings weniger deutlich zu erkennen ist, 26. Fig. L<sup>4</sup> stellt das Pecten des erstern Augenpaares dar. Es ist überbrückt, der First steigt erst auf, dann wieder stark ab und trägt über der 10. Falte ein kleines Spitzchen. Von dem Spitzchen kann ich im andern Augenpaar nichts erkennen. Obwohl dies möglichenfalls nur an schlechter Konservierung liegt, muß auch an meine Beobachtungen an *Corvus corone* gedacht werden. Auch dort ist ein Spitzchen in einem Augenpaare vorhanden, während es im andern sicher fehlt.

### *Colaeus monedula* (L.), Dohle.

Material: 1 Augenpaar von Helgoland, Konservierung (in Formol) mäßig (das Tier war schon einige Zeit tot).

Der Bulbus ist etwas kleiner als der der übrigen Rabenarten (15,0 und 15,0 mm Achsenlängen). Erhebliche Besonderheiten zeigt er nicht. Die innere Asymmetrie ist nicht besonders auffallend.

Die Linse erinnert im allgemeinen an die von *Corvus frugilegus*, *C. corone* und *C. corax*. Ich möchte nur auf die bei der Dohle birnförmige Zentrallinse hinweisen (Fig. M<sup>4</sup>).

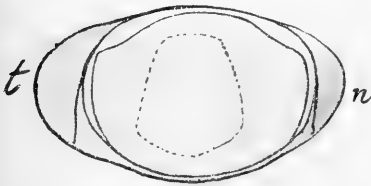


Fig. M<sup>4</sup>.

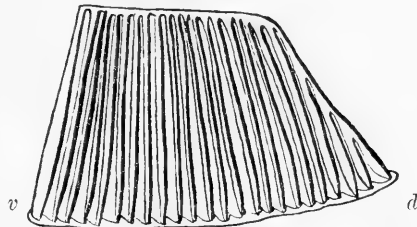


Fig. N<sup>4</sup>.

Linse von *Colaeus monedula*. 6:1.

Pecten von *Colaeus monedula*. 6:1.

Das 24faltige Pecten hat einen ziemlich einfachen Bau. Es ist in ganzer Länge überbrückt. Die Falten sind fast alle von etwa gleicher Länge, jedoch mit einem sehr geringen Abfalle schon von der 1. ab. Nur die letzten 4 Falten verkürzen sich stufenweise.

*Motacilla alba* L., Bachstelze.

Material: 1 Augenpaar von Helgoland. Das eine Auge hiervon habe ich in toto in GILSON'schem Sublimatgemisch zur histologischen Untersuchung fixiert, das andere in Formol konserviert. Beide Augen hatten ihre Form gut erhalten, und die Messung der äußern Dimensionen führte zu genau denselben Werten, die Abweichungen beliefen sich in maximo auf 0,2 mm, was natürlich innerhalb der Messungsfehler liegt. Darum wird auch die in Fig. O<sup>4</sup> und P<sup>4</sup> wiedergegebene (nach dem Formolauge gezeichnete) Form des Bulbus im wesentlichen richtig sein, und sie ist bemerkenswert.

Während nämlich der Bulbus im Horizontalschnitt sehr symmetrisch erscheint (Fig. O<sup>4</sup>), erscheint im Vertikalschnitt oder bei Betrachtung des uneröffneten Bulbus von seiner schmälern Seite her (Fig. Q<sup>4</sup>) die Hornhaut abwärts gerichtet — bei einem stets am



Fig. O<sup>4</sup>.

*Motacilla alba*. Linkes  
Auge, ventrale Hälfte.  
2:1.



Fig. P<sup>4</sup>.

*Motacilla alba*.  
Auge von der  
Seite gesehen.  
1:1.



Fig. Q<sup>4</sup>.

Pecten von *Motacilla  
alba*. 6:1.

Boden seine Nahrung suchenden Tier wohl nicht wunderbar —, und dies bringt auch einige kleine Unregelmäßigkeiten in den Biegungsverhältnissen des distalen Scleraabschnitts mit sich, wie Fig. Q<sup>4</sup> zeigt.

Der Bulbus ist, abgesehen hiervon, ziemlich kurz und bedeutend horizontal-elliptisch.

Über die Dickenverhältnisse der Augenhüllen kann ich keine genauen Angaben machen, da das Material, als ich an die Bearbeitung ging, etwas zu weich konserviert war und sich, zumal bei der Kleinheit des Auges, keine guten Durchschnitte ausführen



ließen. Jedenfalls sind Cornea, Sclera und Chorioidea sehr dünn, die Retina aber relativ dick.

Aus demselben Grunde bleiben auch die Angaben über die innere Organisation lückenhaft.

Das Corpus ciliare ist im Horizontalschnitt symmetrisch; wie weit es proximad reicht, zeigt Fig. O<sup>4</sup> genau und zuverlässig.

Die Linse ist ganz klar (wie beim Star), der Ringwulst ziemlich dick.

Der Fächer erinnert am meisten an den der Schwalbe, doch hat er bei der Bachstelze mehr Falten. Es sind ihrer 23, die in ganzer Länge überbrückt sind mit Ausnahme der 3 letzten. Sie sind, mit Ausnahme dieser 3 rasch an Länge abnehmenden, fast alle gleichlang, besonders ragen aber Falte 10—14 hervor, wodurch hier die Pectenbrücke etwas bucklig gehoben wird. Hierin besteht eben die Ähnlichkeit zwischen diesem Pecten und dem der Schwalbe.

#### Auge von *Motacilla alba*, Maße und Zahlen.

Bulbus, Achse . . . . .	5,2 mm
Horizontaler Durchmesser . . . . .	8,1 „
Vertikaler Durchmesser . . . . .	6,6 „
Abstand zwischen Äquatorebene und Corneascheitel . . . . .	3,5 „
Cornea, Durchmesser . . . . .	3,5 „
Tiefe . . . . .	1,0 „
Corpus ciliare, Breite der vitralen Zone	ca. 2 „
Zahl der Falten pro mm Breite, proximal	ca. 13
distal . . . . .	ca. 10
Linse, Achse . . . . .	1,5 „
Durchmesser . . . . .	3,7 „
Dicke des Ringwulsts . . . . .	0,5 „
Sehnerv, Dicke . . . . .	0,8 „
Pecten, Länge der Basis . . . . .	4,0 „
Faltenlänge . . . . .	2,0 „
Zahl der Falten . . . . .	23

#### *Sturnus vulgaris* L., Star.

Material: 1 Auge von Helgoland, fixiert in Formol (das 2. Auge für histologische Zwecke in GILSON'scher Flüssigkeit konserviert).

Die Konservierung ist ganz gut, namentlich glaube ich, daß das von der Sclera umfaßte Segment des Auges in seiner Form gut erhalten ist, während die Cornea eingesunken ist. Ich habe die Cornea in Fig. R<sup>4</sup>, welche die ventrale Hälfte des linken Auges darstellt, so gezeichnet, wie ich sie im Präparat fand. Denn ich glaube, diese Verbiegung der Cornea bringt die Erklärung für die höchst eigentümliche Form der Linse, die ich in beiden Augen konstatierte. Die Cornea hat offenbar beim Craniadeinrücken die Hauptlinse craniad gepreßt, während der Ringwulst etwa in seiner Lage blieb. Daher ragt er nunmehr distad über die Hauptlinse vor (vgl. Fig. R<sup>4</sup>). In punktierter Linie ist die vermutlich wahre Lage der Cornea gezeichnet.



Fig. R<sup>4</sup>. *Sturnus vulgaris*. Linkes Auge, ventrale Hälfte. 1:1.

Der Bulbus ist kurz, etwas elliptisch; auch die flache Cornea ist etwas elliptisch. Im übrigen ist der Bulbus äußerlich durchaus regelmäßig gebaut, innerlich aber ist eine schwache Asymmetrie am Corpus ciliare und auch an der Linse vorhanden.

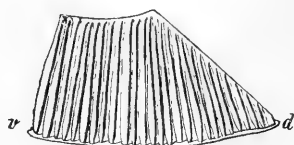
Die Cornea ist, wie schon gesagt, flach und kann im Verhältnis zur Kleinheit des Auges nicht als dünn bezeichnet werden. Dagegen muß wohl die Sclera als ziemlich dünn bezeichnet werden, ja bei Lupenvergrößerung kann ich an der Sclera überhaupt keine Faserschicht, sondern nur eine dünne Knorpelschicht erkennen, ausgenommen an ihrem vordern Teile, wo dünne Knochenplättchen und Fasergewebe vorhanden sind.

Das Corpus ciliare ist entschieden nasal etwas schmaler als temporal. Dies gilt sicher für die vitrale, ich glaube aber auch für die lentale Zone. Freilich ist die letztere so schmal, daß eine genaue Messung derselben sehr schwierig wird. Das Ciliarmuster auf der Linse besteht aus meridionalen, kurzen Streifen, die distal vom Linsenäquator liegen. Die Iris ist an ihrer proximalen wie distalen Fläche pigmentiert.

Die Linse ist in meinen Formolpräparaten ganz klar durchsichtig, mit einem Schimmer von Bläulich. Vielleicht liegt dies daran, daß die Bulbi erst etwa einen Monat vor der Zeit, da ich dies schreibe, in Formol gelegt wurden, und auf diesen Umstand ist es vielleicht auch zurückzuführen, daß ich von einer Zentrallinse nichts sehen und den Ringwulst von der Hüllschale nur schwer ab-

grenzen konnte.<sup>1)</sup> Der breite und dicke Ringwulst ist temporal etwas stärker als nasal. Er zeigt ferner (s. Fig. R<sup>4</sup>) die Erscheinung, die ich schon bei *Corvus corone* (S. 162) hervorhob, daß der Ringwulst die proximale Linsenfläche distad überragt. Wie die Erscheinung wahrscheinlich als eine postmortale zu erklären ist, wurde schon oben gesagt. Die Hüllschale ist sehr schmal.

Der Sehnerv ist ziemlich dick. Ebenso ist die Retina, wenigstens im Vergleich zur Kleinheit des Auges, als dick zu bezeichnen.

Fig S<sup>4</sup>.

Pecten von *Sturnus vulgaris*. 6:1.

Das Pecten ist verhältnismäßig lang und hoch und außerordentlich fein gefaltet. Die 1.—13. Falte sind von etwa gleicher Länge, jedoch so, daß der First zwischen der 1. und 13. Falte leicht eingebuchtet ist und über der 13. und 14. eine stumpfe Spitze bildet. Von dort bis zur 27., letzten Falte, fällt der First steil ab, da die Falten sich ständig verkleinern und die letzte kaum mehr länger als breit ist. — Die Lage des Pectens ist, wie aus Fig. S<sup>4</sup> zu entnehmen, vertikal zur Horizontallinie des Auges.

#### Auge von *Sturnus vulgaris*, Maße und Zahlen.

Bulbus, Achse . . . . .	8,0 mm
horizontaler Durchmesser . . . . .	10,9 „
vertikaler Durchmesser . . . . .	10,1 „
Äquator bis (rekonstruiertem) Horn-	
hautscheitel . . . . .	3,1 „
Äquator bis Hornhautrand . . . . .	2,8 „
Cornea, horizontaler Durchmesser . . . . .	5,1 „
vertikaler Durchmesser . . . . .	5,0 „

1) Bei der Korrektur bemerke ich, daß das aufgeschnittene Auge dieser Art seither etwa 4 Monate in Alkohol gelegen hat, das Aussehen der Linse aber ist unverändert.

Tiefe (rekonstruiert) . . . . .	0,3 mm
Dicke . . . . .	ca. 0,1 „
Corpus ciliare, Breite der vitralen Zone	
nasal . . . . .	2,6 „
temporal . . . . .	2,9 „
Breite der lentalen Zone nasal . . . . .	ca. 0,4 „
temporal . . . . .	ca. 0,6 „
Zahl der Falten auf 1 mm proximal . . . . .	ca. 9
distal und in der lentalen Zone . . . . .	ca. 7
Linse, Achse . . . . .	1,6 „
Durchmesser . . . . .	4,8 „
Ringwulst, Breite . . . . .	ca. 1,5 „
Dicke . . . . .	ca. 0,6 „
Sehnerv, Dicke . . . . .	1,7 „
Retina, Dicke . . . . .	0,2—0,3 „
Pecten, Länge der Basis . . . . .	5,5 „
Höhe . . . . .	3,0 „
Zahl der Falten . . . . .	27

### *Alauda arvensis* L., Lerche.

Material: 1 Augenpaar aus Helgoland, fixiert in Formol. Die Konservierung ist nicht allzu gut und bezüglich der Cornea ähnlich wie bei den Staraugen ausgefallen, die Cornea ist nämlich eingesunken und hat hierbei die Hauptlinse craniad verlagert, während der Ringwulst in seiner Lage blieb; nur so kann ich mir die eigentümliche, höchst abnorme Form der Linse erklären, die zwar an die bei *Corvus corone* und *Sturnus* gezeichnete erinnert, aber von der RABL'schen Zeichnung der Lerchenlinse (p. 324) ganz erheblich abweicht.

Was den äußern Bau des Auges betrifft, so erinnert das Lerchenauge an das Starauge, jedoch ist die Cornea sichtlich ein wenig nasad verschoben. Eine innere Asymmetrie ist in schwachem Grade an der Linse vorhanden. Das Corpus ciliare fand ich im linken Auge durchaus symmetrisch, im rechten Auge aber ist es merkwürdigerweise nasal schmaler als temporal.

Die Linse zeigt ein ähnliches Verhalten wie bei *Sturnus* und *Motacilla*; ich lege kein Gewicht darauf, daß die distale Fläche der Linse bei *Alauda* stärker gewölbt erscheint. Hervorzuheben ist jedoch das Vorhandensein einer unscharf umgrenzten, platten Zentrallinse

bei *Alauda*, welche im Präparat als weißliche, unscharf umgrenzte Trübung erscheint.



Fig. T¹.

Linse von *Alauda arvensis*. 6:1.

Fig. U¹.

Pecten von *Alauda arvensis*. 6:1.

Das Pecten besteht aus 23 Fältchen. Sie sind meist von etwa gleicher Länge, und erst die letzten 5 Fältchen nehmen stufenweise dermaßen an Länge ab, daß die letzte Falte kaum noch länger als breit ist. Alle Fältchen sind überbrückt. Sie sind übrigens von ungemein zierlichem Habitus, und jede Falte ist dünner als der zwischen zwei Falten liegende Raum, ein Verhalten, das sich bei andern Vögeln nicht findet. Die Lage des Pectens ist hier nicht wie beim Star, sondern mehr normal.

#### Auge von *Alauda arvensis*, Maße und Zahlen.

Bulbus, Achse . . . . .	etwa 6,0 mm
horizontaler Durchmesser . . . . .	„ 10,5 „
Äquator hinter Hornhautscheitel . . . . .	„ 3,4 „
Cornea, Tiefe . . . . .	„ 0,5 „
Corpus ciliare, Zahl der Falten proximal . . . . .	„ 10
distal . . . . .	„ 5
Linse, Achse . . . . .	1,6 „
Durchmesser . . . . .	4,8 „
Dicke des Ringwulstes . . . . .	etwa 1,0 „
Sehnerv, Dicke . . . . .	1,1 „
Pecten, Länge der Basis . . . . .	5,0 „
Faltenlänge . . . . .	2,5 „
Zahl der Falten . . . . .	23

Es ist hier nicht der Ort, Zusammenhänge, Übereinstimmungen und Vergleichen, wie sie sich aus der Betrachtung der vielen untersuchten Augen ergeben, Revue passieren zu lassen. Das soll vielmehr ausführlich im Allgemeinen Teil geschehen. Hier seien

nur kurz noch einige Besonderheiten erwähnt, die sich bei diesem oder jenem Auge fanden.

Unter ihnen verdient wohl in erster Linie der erheblich von der Norm abweichende Bau des Lummenauges Beachtung (S. 120—123). Die Annahme, daß mir eine individuelle Abnormität vorlag, ist mir nicht wahrscheinlich, denn derartige Umordnungen im Baue des Akkommodationsapparats, die schließlich doch auf ein ungestörtes Funktionieren hindeuten, sind wohl sonst nie beobachtet. Dennoch darf diese Frage vielleicht aufgeworfen werden, und die Nachprüfung an neuem Material kann sie definitiv entscheiden.

Auch möchte ich hier kurz darauf hinweisen, daß zwischen dem Auge von *Podargus strigioides* (S. 139—143) und den Eulenaugen (S. 143—157) viele Übereinstimmungen bestehen, so in der großen Linse und in der Teleskopform des Auges, daß aber bei näherem Zusehen sich sehr viele Unterschiede auffinden ließen. Ich komme darauf noch zurück.

Endlich erwähne ich die pathologische Veränderung der Linse, die ich bei *Pernis apivorus* (S. 99, Fig. W) und in gleicher Ausbildung bei *Cacatua roseicapilla* (S. 137) fand. Ob sich das Beobachtete mit schon vom Menschen bekannten Krankheitsformen analogisieren läßt, entzieht sich meiner Beurteilung. In jedem Falle ist das Verhalten des Ringwulstes bei der pathologischen Veränderung der Linse von hohem Interesse.

---

## Allgemeiner Teil.

### **Anatomie, Histologie und funktionelle Gestaltung des Vogelauges.**

#### **Form des Bulbus.**

Die äußere Form des Bulbus steht bei den Vögeln und wohl überhaupt bei den Wirbeltieren nur in geringer Abhängigkeit von seinen innern Teilen, in viel höherm Grade wird sie von den in der Nachbarschaft des Bulbus gelegenen Teilen beeinflusst. Daher fangen wir die allgemeine Besprechung des Vogelauges am besten mit der Besprechung der Bulbusform an.

Um die verschiedenen Formen des Bulbus zu beschreiben, wird man am zweckmäßigsten von der Kugelform ausgehen und zu-

sehen, worin die verschiedenen Augäpfel von der Kugelform abweichen.

Eine wahre Kugelform, wie sie manchen Säugetier- und auch manchen Fischen angenähert eigen ist, kann meines Erachtens bei Vögeln niemals vorkommen. Und weshalb nicht? Stets sehen wir, daß das prääquatoriale Segment zwischen dem Äquator des Auges und der Cornea nicht konvex, sondern konkav ist, und zwar in dem Maße, daß stets die periphere Corneazone und die benachbarte Sclerazone ohne oder fast ohne Biegung ineinander übergehen. Diese Konkavität ist manchmal sehr auffällig (so z. B. beim Wespenbussard, Fig. T auf S. 99), in manchen Fällen ist sie allerdings viel unbedeutender. Aber selbst wenn statt der konvexen Fläche nur eine plane vorhanden wäre, so wäre schon eine Abweichung von der Kugelform gegeben; bei einer auch nur geringen Konkavität ist dies erst recht der Fall. Diese Abweichung von der Kugelform ist besonders bedeutend dadurch, daß die Cornea bei fast allen Vögeln verhältnismäßig klein ist [im Verhältnis zu Säugetieren und Fischen, ferner, nach BEER'S Abbildungen (1898a, b), zu den Amphibien und vielen Reptilien].

Hat also kein Vogelaugenkugelform, so können wir uns doch fragen, ob irgendein Vogelaugenkugelform darin der Kugel gleicht, daß seine drei Achsen von gleicher Länge sind. Nahezu ein solches Auge hat *Haliaeetus albicilla*, der Seeadler, S. 100. Das Normale ist indessen, daß die Achse des Bulbus ein gut Teil kürzer ist als die Durchmesser. Die beiden Durchmesser ferner — der horizontale und der vertikale — sind mitunter von gleicher Länge (*Cercopsis novae-hollandiae*, *Urinator septentrionalis*, *Gyps fulvus*, *Haliaeetus albicilla*, *Spilornis melanotis*, *Gallinula chloropus*, *Pavo cristatus*, *Lynx torquilla*), häufiger ist der horizontale Durchmesser länger als vertikale. Nie sah ich den umgekehrten Fall.

Die hiermit festgestellte Tendenz zur Horizontalelliptizität des Vogelbulbus ist unschwer von biologischen Gesichtspunkten aus zu verstehen. Schon bei Selachiern habe ich (1905) dieselbe Tendenz festgestellt und darauf hingewiesen, daß durch sie das Gesichtsfeld in der hauptsächlichlichen Blickrichtung vergrößert wird. Die hauptsächlichliche Blickrichtung liegt nämlich zweifellos stets in der Horizontalen, als in der hauptsächlichlichen Bewegungsrichtung des Körpers. Bei Fischen ist die Horizontalelliptizität des Augapfels durchschnittlich größer als bei Vögeln, kein Wunder, denn der Vogelflug ist eine viel geschicktere Bewegung als das vorwiegend hori-

zontale Schwimmen des Fisches, der Vogel kann viel präziser die Steigung oder Neigung seiner augenblicklichen Bewegungsrichtung ändern.

Zur Horizontalelliptizität kommt bei Vogelaugen noch ein weiteres Moment, das gleichfalls von Bedeutung für das Gesichtsfeld ist, von dem mir aber bei Selachiern nichts bekannt geworden ist: die Asymmetrie des Bulbus. Manche Bulbi sind zwar äußerlich symmetrisch, nasad so weit ausgedehnt wie temporad (z. B. *Phenicopterus*, *Pavo*), bei andern aber ist die Cornea aus der Achsenlinie des Auges heraus verschoben, so daß sie exzentrisch liegt, und zwar, wenn überhaupt, meist nasad. Nur von sekundärer Bedeutung ist es, daß ich die Cornea manchmal auch etwas nasad-temporad oder nasad-ventrad verschoben fand. Die Tendenz zur Nasadverschiebung ist das Wesentliche, und durch sie wird offenbar eine Vergrößerung des temporalen Bulbusabschnitts auf Kosten des nasalen und damit eine Vergrößerung des vorn gelegenen Teiles des Gesichtsfeldes bewirkt. Häufig mit der Nasadverschiebung der Cornea verbunden, häufig ohne dieselbe findet sich eine Nasadneigung der Hornhautachse im Verhältnis zur Sclera- und Retinaachse, was leicht verständlich ist. So wird nämlich die biologisch-optische Achse des Auges, die Achse des (monokulären) Sehens, etwas mehr nach vorn gerichtet.

Mag man nun das Vogel-, Fisch- oder sonst ein Wirbeltierauge betrachten, in jedem Falle wird die Tendenz zur Horizontalstreckung durch die ihr offenbar entgegenarbeitende Tendenz zur Abrundung großenteils überwunden. Die letztere erklärt sich natürlich zur Genüge daraus, daß der Bulbus nach allen Richtungen Bewegungen in der Orbita ausführen muß. — Die Eulenaugen sind nur sehr wenig beweglich, ja man kann sie in praxi als unbeweglich in der Orbita festsitzend betrachten. Dieser Zustand ist sicher sekundär, da ja ausgebildete, wenn schon ziemlich schwache (FRANZ, 1907) Augenmuskeln vorhanden sind. Nachdem aber die Unbeweglichkeit bei ihnen vorhanden ist, ist es kein Wunder, daß sich unter den Eulenaugen im Verhältnis zu andern Vogelaugen mit die stärkste Horizontalelliptizität und die stärkste Neigung der Hornhautachse zeigt.

Die schon in der Abrundung zum Ausdruck kommende Abhängigkeit des Bulbus von seinen Beziehungen zu den benachbarten Teilen zeigt sich in manchen Fällen noch deutlicher.

Einen singulären Fall repräsentiert das Auge von *Vanellus*



*vanellus*, dem Kiebitz. Diesem Bulbus fehlt gewissermaßen ein nasal-dorsal gelegenes, vom Cornealrand bis über den Äquator hinausreichendes Segment. Obwohl ich nicht genau angeben kann, warum ihm dieses Segment sozusagen weggestutzt ist, möchte ich doch nicht zweifeln, daß es den räumlichen Bedürfnissen zuliebe geschah. Unwillkürlich erinnert man sich an die bekannte Abplattung des Rochenauges von dorsal her, welche bei der platten Gestalt des Rochenkörpers sehr begründet erscheint.

Ein viel häufigerer Fall ist bei Vogelaugen die Umbildung zum Teleskopauge. Ich habe früher in einer im Biol. Ctrbl. 1907 erschienenen Arbeit dargelegt, daß man z. B. das Eulenaug, gleich den bei Tiefseefischen und Tiefseecephalopoden beobachteten Teleskopaugen, auch als Teleskopauge bezeichnen muß. Die auf Konvergenz beruhende Übereinstimmung besteht darin, daß das Auge zwar nicht, wie man gewöhnlich sagt, röhrenförmig verlängert, wohl aber röhrenförmig verengt ist. Nicht die Achse des Auges ist verlängert, aber sein Durchmesser ist verkürzt. Die hierdurch erreichte Verkleinerung des Bulbus bezweckte offenbar nichts anderes als eben eine Ersparnis, denn stets tritt die Umbildung zum Teleskopauge bei solchen Tieren ein, welche im Verhältnis zu ihren Körperdimensionen ungewöhnlich große Augen haben. Da die genannte Arbeit an leicht zugänglicher Stelle publiziert ist, so brauche ich auf diese Gedankengänge im einzelnen hier nicht mehr einzugehen, ich erlaube mir aber, auch auf meine Arbeit in der Naturwissensch. Rundschau hinzuweisen, die zwar dasselbe Thema behandelt, aber die der Theorie zugrunde liegenden Tatsachen noch etwas vervollständigt mitteilt.

Die Umbildung zum Teleskopauge besteht nun in erster Linie darin, daß die Sclera in einer Zone zwischen Cornealrand und Augengrund ihre bauchige Form verliert. Je weiter dieser Prozeß geht und je weiter die betreffende Zone der Sclera sich proximad erstreckt, um so mehr nimmt das Auge offenbar Trichter- und schließlich Röhrenform an.

Nun sahen wir aber oben, daß jedes Vogelaug eine wenn auch meist geringe Konkavität der Sclera zwischen Cornealrand und Äquator aufweist. Diese generelle Eigentümlichkeit des Vogel Auges hat andere Gründe (s. u.), darf also nicht als erster Schritt zum Teleskopauge hin aufgefaßt werden, obschon sie die Umbildung zum Teleskopauge eine Idee erleichtert. Daher ist das Aug des

Schwanes, das ich früher schon als beginnendes Teleskopauge ansprechen wollte, so wenig ein solches wie das der meisten Vögel.

Dann sind einige Vogelaugen, bei denen man zweifelhaft sein kann, ob sie bereits eine teleskopaugenartige Verengung in geringem Grade erfahren haben: das Auge des erwachsenen Straußes nach SOEMMERRING, das Auge des Gänsegeiers (Fig. Y, S. 101). Ich glaube, daß in diesen Augen bereits eine von der Norm etwas abweichende Verengung des Bulbus vorliegt. Aber die sichere Entscheidung ist sehr schwer zu treffen, da eine geringe postmortale Deformation des Bulbus, wie sie sehr leicht eintritt, hierin zu Irrtümern führt. Da nämlich die Sclera am Äquator die geringste Dicke hat, so muß sich in erster Linie an dieser Stelle der Bulbus zusammenbiegen, sobald sein Flüssigkeitsgehalt bei der Fixierung oder Konservierung ein geringerer wird. Hierdurch wird also die Bulbusachse post mortem verkürzt, und sofort erscheint der Bulbus relativ breiter. Umgekehrt wird in dem sicher seltneren Falle, daß der Bulbus postmortal einen vermehrten Flüssigkeitsgehalt in sich aufnimmt, eine gewisse Tendenz zur Kugelform, also eine Verlängerung der Bulbusachse eintreten (denn die Bulbusachse ist ja fast stets kürzer als der horizontale und vertikale Bulbusdurchmesser). Man kann einem gut konservierten Bulbus zwar noch ansehen, ob er geschrumpft ist oder nicht, aber eine etwaige abnorme Prallfüllung des Bulbus wird man nicht so leicht erkennen können. So ist es sehr schwer, sich von der Form manches Bulbus eine genaue Vorstellung zu bilden, und um so schwerer, als bei Vögeln nicht wie bei Fischen der relative Netzhautabstand vom Linsenzentrum konstant ist, sondern vielmehr je nach der Brechkraft der Linse variiert. Es ist daher auch möglich, daß noch manches andere Vogelauge als die erwähnten bereits ein beginnendes Teleskopauge genannt werden kann.

Sicher wird man ein beginnendes Teleskopauge in dem Auge von *Haliaetus albicilla*, dem Seeadler, erblicken. In ihm kommt ja die Achsenlänge schon fast der Länge des Durchmessers gleich. Nun folgen die weiteren Stufen in deutlichen und großen Schritten. Die Tagraubvögel (Vögel, die ein absolut wie relativ großes Auge besitzen) bieten außer den schon genannten (*Gyps* und *Haliaetus*) noch zwei weitere einwandfreie Beispiele. Das Auge von *Spilornis melanotis* (Fig. L<sup>1</sup>, S. 116) zeigt im Querschnitt an der Temporalseite eine tiefe Einsenkung der Sclera hinter der Cornea; nasal wird das Verhalten allerdings verwischt durch die hochgradige Schiefstellung

der Cornea. Dann aber ist das Auge des Steinadlers, *Aquila chrysaetus* (Fig. B<sup>1</sup>, S. 106), ein sehr schönes Teleskopauge, dessen Trichterform übrigens nicht nur aus meiner, sondern auch bereits aus SOEMMERRING'S Abbildung mit untrüglicher Klarheit zu ersehen ist.

Dann kommen wir zu den Eulenaugen. Die Eulen sind Tiere, deren sehr große Augen schon lange berühmt und auch verständlich sind, denn es handelt sich um Nachttiere. Bei ihnen vollzieht sich die Umbildung von der Kegelform des Auges zur fast vollständigen Zylinderform. Die Stufen sind etwa folgende: *Otus* (Fig. U<sup>3</sup>), *Strix* (Fig. S<sup>3</sup>), *Athene* (Fig. K<sup>3</sup>), *Syrnium* (Fig. P<sup>3</sup>), *Bubo* (Fig. Y<sup>2</sup>—C<sup>3</sup>). Die Zylinderform ist selbstverständlich im Vertikalschnitt, wie ich ihn in Fig. Y<sup>2</sup> u. Z<sup>2</sup> von *Bubo* und in Fig. L<sup>3</sup> von *Syrnium* gebe, noch ein gut Teil schärfer ausgeprägt als in den Horizontalschnitten, die ich auch bei den genannten sowie bei den übrigen Arten zeichnete.

Und nun eine wunderschöne Konvergenzerscheinung. Die nächtlichen Eulenschwalme Australiens, Vertreter einer den Ziegenmelkern oder Nachtschwalben nahestehenden Familie, haben ein Auge (Fig. U<sup>2</sup> u. V<sup>2</sup>, S. 139 u. 140), das man auf den ersten Blick unbedingt für ein Eulenaug hält.

Es ist nun bezüglich der Teleskopaugen und der Ursachen ihrer Entstehung noch einem möglichen Einwande zu begegnen. Da ich meine frühern Ausführungen zur Theorie des Teleskopauges Punkt für Punkt aufrecht erhalten zu können glaube, so war ich selbst anfangs überrascht, zu sehen, daß innerhalb der Gruppe der Eulen gerade die größte Art (*Bubo*) das ausgeprägteste Teleskopauge besitzt und innerhalb der Tagraubvögel, wenn auch nicht die größte, so doch auch durchaus nicht die kleinste Art. Man hätte etwas anderes erwarten sollen: Wie unter den Fischen und Cephalopoden die großäugigen Tiefseetiere und unter ihnen speziell die kleinern Arten, unter den Vögeln aber die großäugigen Raubvögel mit Teleskopaugen ausgerüstet sind, so sollte man unter den beiden Raubvögelgruppen bei den kleinsten Arten die ausgesprochensten Teleskopaugen erwarten, denn, wie schon FÜRBRINGER (1888, Vol. 2, p. 1069) treffend bemerkt, pflegen kleinere Arten durchschnittlich relativ größere Augen zu besitzen als ihre größern Verwandten. Hier liegt also noch eine unerklärte Tatsache vor, die zwar viel zu spezieller Art ist, als daß sie meine frühern Ausführungen entkräften könnte, die aber immerhin verdient, daß man sie zu erklären sucht. Zunächst gilt auch für Raubvögel das von

FÜRBRINGER angegebene Prinzip, denn indem ich bei den mir zur Verfügung stehenden Tagraubvögeln den Netzhautabstand von der Linse durch die im Brit. Katalog angegebene Körperlänge dividierte, fand ich, daß auch bei ihnen die relative Größe des Auges mit der absoluten Körperlänge abnimmt. Das relativ kleinste Auge hat der Gänsegeier, das größte der Baumfalke. Darum ist es erklärlich, wenn der Gänsegeier ein weniger ausgesprochenes Teleskopauge hat als der Adler, nicht aber, daß das Adlerauge teleskopförmiger ist als das Auge des Baumfalken.

Ich glaube, daß sich diese Frage restlos lösen wird, wenn man nicht das Verhältnis des Auges zum ganzen Körper, sondern zum Kopfe untersucht und die bloß zahlenmäßige Betrachtung mit der anatomischen Untersuchung verbindet. Vielleicht würde man feststellen, daß aus Gründen, die entweder im Auge und mithin im Sehvermögen, oder aber im Bau des Kopfes liegen, die Raumfrage bei der Unterbringung des Auges im Kopfe beim Baumfalken weniger aktuell wurde als bei den Adlern. Da mir diese Prüfung bei dem mir vorliegenden, nur aus Raubvogeläugen bestehenden Material nicht möglich ist, so muß ich die Frage offen lassen.

Interessant ist es, in welchem hohem Grade die innere Organisation des Auges den Einflüssen seiner äußern Gestaltung unterliegt. Ist ein Teleskopauge erforderlich, so wird einfach vom Augen Grunde ein Stück weggeschnitten, die Sclera biegt dann weit vor der Stelle, wo sonst ihr Äquator liegt, kantenförmig zur Hornhaut hin um. Daß dabei die Retina um ein großes Stück verkleinert wird — denn sie reicht stets nur bis zur, richtiger knapp über die Bulbuskante in Teleskopäugen, während sie in normalen Augen stets über den Äquator hinausreicht — scheint hierbei gar nicht in Betracht zu kommen.

Bezüglich der Bulbusform ist schließlich noch zu bemerken, daß außer der Sclera auch die Cornea an der Umbildung zum Teleskopauge teilhat. Da, wie oben gesagt, ihre periphere Zone bei Vogeläugen stets ohne Biegung in die ihr zunächst benachbarte Sclerazone übergeht, so muß das Corneagewölbe steiler sein, wenn die Sclera trichter- oder gar zylinderförmig wird. Dies ist nun auch tatsächlich der Fall, wie man beim ersten Blick auf die betreffenden Figuren erkennt. Dazu kommt aber noch ein zweites. Die Cornea wird höher, die vordere Augenkammer also wird größer, wie man es am besten aus dem Vergleich der Tiefe der vordern Augenkammer mit der Linsendicke ersieht. Vielleicht erfolgt diese

Umgestaltung „rein mechanisch“ unter dem Einflusse des intraokularen Druckes, dem ja erst eine möglichst gleichmäßig gewölbte, kugelflächenähnliche Cornea auch überall gleichgroßen Widerstand bietet. Sicher wird jedenfalls durch diese Umgestaltung die Cornea gleichmäßiger gewölbt, was dem Vogel wohl auch für die Hornhautakkommodation von Nutzen sein mag. Ich muß jedoch noch bemerken, daß ich niemals eine wirklich halbkuglige oder im Querschnitte halbkreisförmige Cornea gefunden habe, wie es für die Eulenaugen öfter angegeben wird.

### Cornea.

Über die Form- und Wölbungsverhältnisse der Cornea sprach ich soeben. Über die relative Größe der Cornea habe ich nur wenig zu bemerken. Sie ist im allgemeinen nur geringen Variationen unterworfen. Eine ungewöhnlich große Hornhaut fand ich beim Flamingo (Fig. J, S. 90), eine Tatsache, die ebenso auffällig wie für mich schwer zu erklären ist. Ungewöhnlich klein ist dagegen die Hornhaut der Lumme (Fig. Q<sup>1</sup>, S. 120). Leicht zu verstehen ist es, daß die Hornhaut bei den mit Teleskopaugen ausgerüsteten Nachtvögeln (Eulen und *Podargus strigoides*) relativ groß ist: sie muß sich in ihrer Größe nach der Linse richten. Alle diese Angaben beruhen übrigens nur auf Schätzungen, es ist unmöglich, die Maße der relativen Hornhautgröße etwa in einer Tabelle genau anzugeben, denn im Verhältnis zu welcher andern Größe sollte man sie bestimmen? Die Länge der Bulbusachse ist ja in erster Linie von der verschiedenen Brechkraft der Linse abhängig, die Durchmesser des Auges (der horizontale und vertikale) aber sind bei Teleskopaugen modifiziert. So muß es also bei diesen ziemlich allgemeinen Angaben bleiben.

Bevor ich weiter die Cornea bespreche, scheint es mir gut, dieselbe genau zu umgrenzen. Dies ist nun bei Vögeln fast immer sehr leicht möglich. Mit Ausnahme des jungen Straußen und des Flamingos konnte ich nämlich konstatieren, daß die *Conjunctiva bulbi* mit scharfem, pigmentiertem Rande an ihre Fortsetzung, die pigmentfreie *Conjunctiva corneae* oder das Hornhautepithel, stößt. Diese Stelle ist in den Textfiguren überall durch punktierte Linien gekennzeichnet. (Beim Straußen und Flamingo ist die *Conjunctiva bulbi* gleichfalls unpigmentiert.) An dieser Stelle, die in den oben gegebenen Figuren stets durch eine punktierte Linie angedeutet ist, nehme ich den Hornhautrand an.

In einigen Fällen allerdings ist auch im Stratum proprium corneae hier eine ziemlich scharfe Abgrenzung vorhanden, sie besteht dann in einer Anhäufung Pigmentzellen. Taf. 6, Fig. 4 stellt Sclera, Cornea, Corpus ciliare, Iris etc. von *Rissa tridactyla* dar, bei *pi* sehen wir diese Pigmentzellen. Dieselben sieht man in Fig. 3 *pi* etwas stärker vergrößert (gleichfalls *Rissa tridactyla*). Siehe auch Textfig. T (*Pernis apivorus*), B<sup>1</sup> (*Aquila chrysaetus*), L<sup>1</sup> (*Spilornis melanotis*). Da diese Pigmentanhäufung stets genau dort liegt, wo die Conjunctiva bulbi mit scharfem Rande aufhört, so ist in allen Fällen die periphere Abgrenzung der Cornea völlig scharf.

Bei dieser Umgrenzung zeigt die Cornea in ihrer ganzen Fläche fast eine und dieselbe Beschaffenheit, einen und denselben Schichtenbau.

Das Hornhautepithel (Conjunctiva corneae, Taf. 6, Fig. 1 c. c) ist von demselben Bau wie bei Säugetieren. Die vordersten Zellschichten sind sehr flach, dann folgen solche von Zellen mit gleichmäßiger Höhe und Breite, schließlich eine basale Schicht cylindrischer Zellen. Die Zahl der Zellenlagen beträgt 5 (*Rissa tridactyla*), wovon auf die platten Zellen 2, auf die voluminösen 2 und auf die cylindrischen 1 entfallen.

Das Stratum proprium der Hornhaut besteht aus ebenso feinen Fasern mit dazwischen liegenden geschlängelten Kernen (Taf. 6, Fig. 1st. c und Fig. 2 [Kern *n*]) wie bei Säugetieren. Es kommt wohl vor, daß die Fasern sich voneinander trennen und dann im Mikrotomschnitt den Eindruck von miteinander kommunizierenden Lamellen machen, die durch Spalträume voneinander getrennt sind. Jedoch je besser die Hornhaut konserviert ist, um so weniger tritt diese Erscheinung ein. Einen wirklich lamellosen Bau, wie er wohl der Cornea der Selachier eigen ist, findet man in der Hornhaut des Vogelauges jedenfalls nicht, und den Besitz von Spalträumen möchte ich der Vogelhornhaut ebenso absprechen wie der Hornhaut der Selachier (FRANZ, 1905) oder der Säugetiere (1909b). Dagegen entdeckte ich bei sehr starker Vergrößerung winzige Mengen einer wahrscheinlich kittartigen Substanz (*k* in Fig. 2, Taf. 6).

Die Fasern liegen in der Nähe der distalen Fläche dichter als in der Nähe der proximalen, das ganze Gewebe erscheint daher dort nach Konservierung mehr weißlich als hier und im mikroskopischen Präparat stärker gefärbt, es ist auch wohl dort fester. Der Übergang von dichtem zu lockerem Gewebe ist ein ziemlich scharfer, und hierdurch kommt es zustande, daß die Cornea des Vogelauges aus 2 Lamellen zusammengesetzt erscheint. Tatsächlich kann man

in gewissem Sinne hier von 2 Lamellen sprechen, zumal die beiden Schichten gegeneinander peripher beweglich sind. Während nämlich die äußere oder distale Lamelle an ihrer Peripherie in die Sclera übergeht, setzt sich die innere in den CRAMPTON'schen Muskel fort, dessen Zug daher die innere Lamelle gegen die äußere verschiebt. Daß sich die Cornea als ganzes dann nach dem Prinzip des Metallthermometers biegen muß, ist klar. BEER hat den Mechanismus genauer erforscht: der Zug des CRAMPTON'schen Muskels erstreckt sich nur auf die periphere Hornhautzone; diese wird also durch ihn abgefacht, wodurch gleichzeitig eine Verstärkung der Krümmung am Hornhautscheitel hervorgerufen wird.

Mit dieser physiologischen Tatsache steht nun die anatomische im vollsten Einklange, daß, wenn überhaupt eine äußere und eine innere Lamelle sich gegeneinander scharf abgrenzen lassen, dies nur in einer gewissen peripheren Hornhautzone der Fall ist, nie im Hornhautzentrum.

Eine vordere Basalmembran der Cornea fehlt im Vogelauge. Eine Membrana Descemeti (*m. d* in Fig. 3 auf Taf. 6) von sehr geringer Dicke ist vorhanden. Nach innen von ihr liegt als innerste Schicht das Endothel der Cornea. Die Zellen dieses einzelligen Endothels haben, wie *e. c* in Fig. 3 auf Taf. 6 zeigt, eine sehr eigentümliche Form und Struktur. Jede Zelle ist von der benachbarten durch eine große Vacuole getrennt, ferner durch viele kleinere Vacuolen von der Membrana Descemeti. Zwischen den Vacuolen bleiben Verbindungsbrücken zwischen den Zellen untereinander bestehen, und zwar 1. an der freien (in Fig. 2 untersten) Fläche, wo vielleicht eine feine Cuticula das Endothel abschließt und die Zellen sich gegen diese Cuticula verbreitern, 2. an der basalen (in Fig. 2 obern) Fläche des Endothels; ein dünner Plasmabelag überzieht auch die Fläche der Membrana Descemeti. Es ist klar, daß ein so gebautes Endothel von der Fläche her gesehen das bekannte Bild von Zellen, die mittels Fortsätzen untereinander in Verbindung stehen, ersetzen muß. So sieht aber, wie ich für *Oryzeteropus* nachwies (1909), auch das Hornhautendothel der Säugetiere von der Fläche gesehen aus. Daher glaube ich, daß der hier geschilderte Bau (Fig. 3 auf Taf. 6) für das Hornhautendothel der Wirbeltiere überhaupt charakteristisch ist. Die Beobachtung reiht sich durchaus denjenigen STODNICKA's an über einige Modifikationen des Epithelgewebes. Was unsern speziellen Fall betrifft, so ist noch der eigentümlich unregelmäßige Kontur der Zellkerne beachtenswert.

Eine ähnliche Struktur fand ich (1909a) an den Zellen des Follikelepithels beim Ei von *Pleuronectes platessa*.

Die Dicke der Cornea ist bei Vögeln erheblichen Variationen unterworfen. Unschwer können wir zu einem Verständnis der funktionellen Bedeutung dieser Dickenvariationen kommen.

Im Vergleich mit dem ungefähren durchschnittlichen Verhalten bei Säugetieren und Reptilien (nach SOEMMERRING'S und BEER'S Abbildungen) hat wohl kein Vogel eine verdickte Cornea, viele aber eine verdünnte.

Die Tendenz zur Verdünnung der Hornhaut wird wohl mit dem Vermögen zusammenhängen, welches die Vogelhornhaut vor der Säugetierhornhaut voraus hat: der Hornhautakkommodation.

Es ist ja auch nur verständlich, daß eine Hornhaut, die als Ganzes biegsam sein soll, von relativ geringer Dicke sein muß.

Der einzige Vogel, dem der CRAMPTON'SCHE Muskel und daher auch die Hornhautakkommodation gänzlich fehlt, ist die Lumme (*Uria troile*). Bei ihr finden wir denn auch die relativ dickste Cornea (Fig. Q<sup>1</sup>, S. 120).

So können wir also schließen, daß, je dünner die Hornhaut, um so ausgiebiger die Hornhautakkommodation ist. Bei dieser morpho-physiologischen Betrachtung muß es allerdings unentschieden bleiben, ob im einzelnen Falle die Hornhautakkommodation mehr durch Schnelligkeit oder mehr durch Akkommodationsbreite ausgezeichnet ist, mehr oder weniger aber dürften diese beiden Qualitäten einander parallel gehen.

Eine besonders geringe Hornhautakkommodation haben nun, nach der ziemlich beträchtlichen Hornhautdicke zu schließen, die Tagraubvögel, *Urinator*, *Uria troile* (gar keine), *Pagophila eburnea*, *Tringa*, *Gallinula*, *Iynx*, *Corvus*.

Eine besonders starke Hornhautakkommodation haben dagegen die Nachraubvögel und *Podargus*, d. h. die Vögel mit den ausgesprochensten Teleskopaugen.

Leicht einzusehen ist schließlich, warum im Vogelauge, namentlich da, wo die Cornea im ganzen von geringer Dicke ist, stets eine erhebliche Abnahme der Dicke von der Peripherie her nach dem Zentrum vorhanden ist. So muß es ja sein, wenn der Zug des CRAMPTON'SCHEN Muskels, der ja unmittelbar nur auf die Hornhautperipherie wirkt, auch nahe am Hornhautscheitel noch einen Effekt haben soll. Dazu mögen vielleicht noch andere Momente kommen (bessere Befestigung der Cornea am Rande u. dgl.), da sich



ja Randverdickungen der Cornea auch bei andern Wirbeltieren finden. (Bei Wassersäugetieren herrschen wahrscheinlich besondere Verhältnisse, vgl. PÜTTER.)

### Sclera.

Nachdem über die Form der Sclera schon einiges im Kapitel „Form des Bulbus“ gesagt wurde, muß jetzt eine Besprechung ihres Baues erfolgen.

Am Aufbau der Sclera des Vogelauges beteiligen sich bekanntlich die Gewebsarten: Bindegewebe, Knorpel und Knochen.

Das faserige Bindegewebe hat an der definitiven Formgestaltung des Auges den geringsten Anteil. Es liegt dem Knorpel bzw. dem Knochen außen in dünner Schicht auf; noch dünner ist die Bindegewebslage an der Innenseite des Knorpels. An der Innenseite des Knochens ist dies etwas anders. Ich sagte ja schon, daß der Knochen eigentlich der an dieser Stelle bindegewebigen Sclera eingelagert ist. Proximal vom Knochen ist dann eine schmale Zone, die Übergangszone zwischen Sclera und Cornea, in welcher nur Bindegewebe vorliegt. Es gleicht hier schon hochgradig dem Corneagewebe, ist aber etwas gröber und mit einigen Pigmentzellen erfüllt.

Der Knorpel der Sclera dürfte eine ziemlich einfache Beschaffenheit haben. An seinem Rande gewinnt man den Eindruck, als ob der Knorpel, wenn er wächst, ständig Bindegewebsfasern in die von den Knorpelzellen abgeschiedene hyaline Substanz hineinschleuse (Fig. 7 auf Taf. 6). Ich entscheide nicht, ob dies wirklich so ist, phylogenetisch dürfte eher der umgekehrte Vorgang anzunehmen sein, wenn man Selachier mit Vögeln und Säugetieren vergleicht. Auch macht der Knorpel der Vogelsclera sehr oft den Eindruck des stark Reduzierten, so namentlich in dem bei kleinern Vögeln häufigen Falle, daß er nur aus einer einzigen Schicht von Knorpelzellen besteht (Fig. 8, Taf. 6).

Der Knochen des Sclerotalringes weist mit dem Knorpel bekanntlich keinen Zusammenhang auf, mit Recht betrachtet man ihn vielmehr als Hautknochen. Seine Entstehung durch unmittelbare Knochenbildung im Bindegewebe läßt sich noch daran erkennen, daß er eine faserige Grundstruktur hat. Er erscheint in Fig. 6 *knc* einfach parallelfasrig, in Fig. 4 *knc* zugleich etwas quergefasert, in Fig. 5 aber radiärfasrig. Alle 3 Schnitte entstammen derselben Serie. Im großen ganzen wird man von parallelfasrigem

Knochen sprechen können. Parallelfasrig erscheint er auch, bei stärkerer Vergrößerung, in Fig. 10; Fig. 9 zeigt den distalen Rand des Knochens im Querschnitt. Sein Verhalten zum Bindegewebe ähnelt dem, welches soeben für den Knorpel beschrieben wurde.

Ist der Knochen dicker, so ist er innen hohl und nur von einem knöchernen Balkenwerk durchsetzt, so bei den größern Tagraubvögeln und bei allen Nachtraubvögeln. Bei den kleinern Vögeln ist der Hohlraum entweder nicht deutlich oder gar nicht vorhanden. Das letztere Verhalten zeigen die Figg. 4, 6, 13 auf Taf. 6, 7 (*Rissa tridactyla*, *Motacilla*), und bei *Uria troile* (Fig. 19 auf Taf. 7) scheint mir der Hohlraum im Knochen erst durch Verbiegungen des Knochens, vielleicht beim Behandeln mit Paraffin durch die Wärme vergrößert zu sein. Offenbar ist die Ausbildung des Hohlknochens hier wie überall etwas Zweckmäßiges, eine Materialersparnis, denn nicht nur Stäbe, sondern auch Platten sind bei gleicher Materialmasse um so biegungsfester, je größer ihr Lumen. Es ist aber besonders interessant, daß diese so zweckmäßige Differenzierung nur dann zustande kommt, wenn das Organ — der Knochenring — eine hinreichend voluminöse Entwicklung erfährt. Dies führt uns auf ein Prinzip, dessen Gültigkeit aus dieser Arbeit noch mehrfach erhellen wird. Noch öfter wird es sich nämlich zeigen, daß größere Augen in gewissen Teilen feiner differenziert sind als die kleinern der nächst verwandten Arten. Diese Erscheinung beruht höchstwahrscheinlich darauf, daß zur Herstellung irgendeiner Differenzierung im größern Auge stets eine größere Zahl von Zellen zur Verfügung steht als in kleinern, jede einzelne Zelle also weniger in Anspruch genommen wird und der Differenzierungsvorgang also leichter vonstatten geht. Vermutlich hat dieses Prinzip noch viel allgemeinere Gültigkeit, so daß in gleicher Weise wie die Augen auch viele andern Körperteile bei größern Dimensionen plastischer, geschmeidiger und anpassungsfähiger werden (mag man die Anpassung als Folge funktioneller Reize oder als Folge der Selektion betrachten). Hiermit mag es auch zusammenhängen, daß die meisten Tierstämme im Laufe der stammesgeschichtlichen Entwicklung von kleinern zu größern Arten fortschreiten.

Das Vorhandensein des Knochenringes in der Sclera des Vogel- auges erklärt sich sehr leicht dadurch, daß die Sclerapartie, der er angehört, stets eingesenkt ist und daher am allerwenigsten die

Form hat, die unter dem Einflusse des intraokularen Druckes zustande kommt. Sie bedarf sehr einer besondern Festigung.

Wir wollen jetzt auch noch die oben (S. 175) offen gelassene Frage zu beantworten suchen, weshalb die Sclera hier stets so weit eingesenkt ist, daß Sclera und Cornea geradlinig ineinander übergehen. Diese Erscheinung, die zufolge BEEER's Abbildungen auch im Reptilienauge wiederkehrt, wird vielleicht keine weitere Bedeutung haben, als daß dadurch die Randpartie der Sclera, die ja das Corpus ciliare und mittelbar auch die Linse trägt, dem Innern des Auges, d. h. der Linse, genähert wird. Bei Vögeln darf dieser Abstand zwischen Sclera und Linse nämlich nicht so groß sein wie bei Säugern, weil die Linse bei jenen nicht nur an den zugfesten Fasern der Zonula Zinnii hängt, sondern außerdem an den Falten des Corpus ciliare befestigt ist, die bei der Akkommodation vermutlich stemmend wirken und mithin der Druckfestigkeit bedürfen. Sie würden leicht seitlich ausbiegen, wenn sie länger — höher — wären, was eben durch die besagte Formbildung der Sclera verhütet wird.

Diese Formbildung der Sclera und mithin auch die knöcherne Versteifung der Sclera steht also wohl unter dem Einflusse des Akkommodationsapparats, jedoch nicht in der von GEGENBAUR (Handbuch) angenommenen Weise, daß der Scleralring dem Ciliarmuskel eine Stütze gäbe. Übrigens ist das Lummenauge ein vorzüglicher Gegenbeweis gegen die Ansicht GEGENBAUR's. Bei ihm liegt die die Linse tragende Zone des Ciliarkörpers weit distal vom Knochenring.

In Kürze möchte ich noch auf die bekannte Tatsache hinweisen, daß der Sclerotalring in einzelne meridionale Knochenschuppen zerlegt ist. Sie decken einander meist dachzieglig, obschon Unregelmäßigkeiten vorkommen: häufig deckt nämlich eine Schuppe die beiden Nachbarinnen oder wird von ihnen gedeckt. Eine gegenseitige Verkeilung der Schuppen ist vielleicht nirgends so prachtvoll durchgeführt wie bei *Aquila chrysaetus* (Textfig. D<sup>1</sup>, S. 108). Dieses Beispiel zeigt, daß die Schuppen gegeneinander ganz unbeweglich sind, und ich möchte vermuten, daß die Zerlegung des Ringes in Schuppen überhaupt keinem andern Zwecke als der Festigung dient. Wäre nämlich ein einheitlicher, innen hohler Ring vorhanden, so würde er sich leichter z. B. zur Ellipsoidform zusammendrücken oder auseinanderstrecken lassen, als wenn er aus einzelnen hohlen Teilen besteht, die wirklich fest aneinandergesetzt sind. Denn offenbar treten in diesem Falle den deformierenden

Kräften genannter Art bedeutende Scherungswiderstände entgegen.

Verknöcherungen der Sclera des Vogelauges gibt es bekanntlich auch in der nächsten Umgebung des Sehnerven, und zwar wird der Sehnerv. nach LUCKART, bei einigen Vögeln (Spechten, Singvögeln, Turmfalke) von einem Knochenplättchen hufeisenförmig umfaßt, doch kommen erhebliche und zum Teil individuelle Variationen vor. Ich hatte sehr wenig Glück bei dem Bemühen, dieses Knöchelchen zu präparieren, vielleicht war die Formolkonservierung nicht die geeignete. Ich konnte nämlich das Knöchelchen mit Lupenvergrößerung überhaupt nie erkennen, und durch eine besondere physikalische Eigenschaft, wie Festigkeit oder Härte, konnte ich ihn auch nicht kenntlich machen. Der Knochen dient jedenfalls wohl zum Schutze des Sehnerven gegen Zerrungen bei den Augenbewegungen. Phylogenetisch ist der Knochen, weil nur bei Vögeln beobachtet, als junge Bildung aufzufassen. Diese Auffassung steht nicht im Widerspruche zu der erheblichen Variation des Knochens, sondern meiner Meinung nach im besten Einklange mit ihr; ich erlaube mir diesbezüglich hier auf die unten folgenden Bemerkungen über die Variation des Pectens hinzuweisen.

Auch steht diese Auffassung im besten Einklange zu dem histologischen Befunde, der von Interesse sein wird. In Fig. 11, Taf. 6 ist der hufeisenförmige Knochen 2mal (*lm* und *ln*) rechts und links vom Sehnerven getroffen. Es ist ein Querschnitt durch die Sclera, der Sehnerv zieht in dem *n. o* bezeichneten Raume unter dem Pecten hin und wird hierbei cranial durch das Bindegewebe bei der Sclera, seitlich, wie gesagt, von dem Knochen begrenzt. Derselbe umgibt zufolge der ganzen Schnittserie hufeisenförmig das am weitesten distal gelegene Ende des bandförmig in die Sclera eintretenden Sehnerven. Er liegt also vitral von der Sclera.

Der Knochen, in Fig. 12 noch etwas stärker vergrößert (aus einem andern Schnitte), zeigt im Mikrotomschnitte eine netzige Struktur: kleine Zellkörper sind durch feinste Ausläufer miteinander verbunden. Sodann dürfte sehr interessant sein, daß er Pigmentzellen (*pi*) in sich birgt. Dies macht nämlich wahrscheinlich, daß er durch einfache Verhärtung des pigmentzellenhaltigen, scleralen Bindegewebes entstanden ist. Der Sehnervenknochen ist also, gleich dem Knochen des Sclerotalringes, ein Hautknochen und hat mit dem Scleraknorpel nichts zu tun. Seine Grenze gegen das Bindegewebe (*bi*) ist übrigens auch

durchaus unscharf. Sehr scharf ist dagegen seine Grenze gegen den Sehnerven (*n. o.*).

### Linse.

Obwohl die Linse schon von RABL zum Gegenstande einer wahrhaft mustergültigen Untersuchung gemacht wurde, habe ich einige in funktioneller Hinsicht wohl nicht unwichtige Ergänzungen zu machen, und zwar sowohl im makroskopischen wie im mikroskopischen Baue.

In makroskopischer Hinsicht wissen wir schon lange an der Vogellinse zwischen dem Ringwulste und der übrigen Linse zu unterscheiden. Damit sind aber die makroskopisch erkennbaren Differenzierungen der Vogellinse meines Erachtens noch nicht erschöpft.

Die nach innen vom Ringwulste gelegene Linsensubstanz ist durchaus nicht nur in Hauptfasern, Übergangsfasern und Zentralfasern differenziert, wie RABL angibt, sondern für sehr wichtig muß ich die Differenzierung einer äußern, aus nur wenigen Faserlagen bestehenden, zwiebelschalenähnlichen Schicht erachten. Ich nenne sie die Hüllschicht oder Hüllschale. Sie ist schon im makroskopischen Bilde teils an ihrer weißlichen Farbe, teils an ihrer räumlichen Sonderung besonders deutlich in folgenden Figuren zu erkennen: Fig. K, V, V<sup>1</sup>, Y<sup>1</sup>, D<sup>2</sup>, K<sup>2</sup>, O<sup>2</sup>, S<sup>2</sup>, F<sup>3</sup>, M<sup>3</sup>, N<sup>3</sup>, M<sup>4</sup>, und man erkennt meistens, daß sie die nach innen gelegenen Faser Massen seitlich (d. h. in der Nachbarschaft vom Äquator) und distal (um den vordern Linsenpol) umgibt.

Diese Hüllschicht ist oft vom Ringwulst sowie auch von der nach innen von ihr gelegenen Linsensubstanz, gelegentlich auch von der distalen Kalottenhülle der Linsenkapsel durch Spalträume getrennt, die in andern Fällen wieder fehlen. Ob sie im lebenden Zustande wirklich in der Ausdehnung bestehen wie in manchen Präparaten, ist die Frage.

Freilich war die Hüllschale nicht immer zu erkennen. Das dürfte aber nur daran liegen, daß sie oft dicht an die auf sie nach innen folgenden Faser Massen angepreßt war. Jedenfalls habe ich die Hüllschale in vielen Fällen so deutlich, so in sich gesondert gesehen, daß ich ihr Vorhandensein für tatsächlich und für das Typische erachte.

Trotzdem sie, wie gesagt, bei den meisten Arten deutlich zu erkennen und von der nach innen folgenden Linsenmasse deutlich abgegrenzt ist, muß dennoch zugegeben werden, daß hier und da

Faserzüge von ihr zu der innern Linsenmasse hinüberziehen. In den makroskopisch gezeichneten Bildern sind solche allerdings nicht angegeben. Betrachten wir nun aber mikroskopische Präparate.

Die in Fig. 13, Taf. 7 zum großen Teile dargestellte Linse von *Motacilla alba* zeigt auf den ersten Blick, daß ich in vielen Punkten die RABL'sche Darstellung bestätige. Im Ringwulst (*rw*) finde ich dieselbe Gruppierung der Ringwulstfasern, dieselben keulenförmigen Anschwellungen derselben, wie sie RABL genauer beschrieb. Auch das hat schon RABL sehr richtig beobachtet, daß manchen Linsenfasern, die bis zur Innenfläche des Ringwulstes heranreichen, an dieser Stelle ein kleines Secrettröpfchen aufsitzt. Solche sind denn auch in meiner Figur angedeutet. Da ich nun den nach innen auf den Ringwulst folgenden Spaltraum mit Secret (*scr*) erfüllt sehe, so nehme ich an, dieses Secret wird auf dem Wege jener Tröpfchenbildung von den Ringwulstfasern gebildet. Es muß eine an organischen Verbindungen reiche Flüssigkeit sein, da im mikroskopischen Präparat ein ziemlich reichliches Coagulum zurückbleibt. Wir werden jetzt bestimmt annehmen müssen, daß dieser Spaltraum auch in vivo als echter, secreterfüllter Hohlraum existiert.

Auf ihn folgt nun nach innen die erwähnte Hüllschale (*hü*), von der Hauptfasermasse der Linse (*hl*) durch einen abermaligen Spalt getrennt, mit ihr aber durch einige übertretende Fasern (*ü*) verbunden. Ob auch er in vivo besteht, ist mehr als fraglich, da er nicht mit Secret erfüllt ist.

Die Fasern der Hüllschale wurzeln gleich den übrigen Linsenfasern an der proximalen Fläche der Linse, daher kann hier eine Hüllschale natürlich nicht zustande kommen, sondern nur seitlich und distal.

Die Fasern der Hüllschale sind wesentlich feiner als die der übrigen Linsenmasse. Man erkennt dies schon aus der in Rede stehenden Fig. 13, doch wohl noch besser aus der in noch stärkerer Vergrößerung wiedergegebenen Fig. 14, Taf. 8, einem Äquatorialschnitt durch die Linse. Wir sehen auch hier wieder den Ringwulst (*rw*), das Secret (*scr*) in dem Spaltraume, dann die Hüllschale im Äquatorialschnitt (*hs*), und hier sehen wir nun auch noch deutlicher als in der vorigen Figur, daß die Fasern der Hüllschale feiner und deshalb dichter sind als die Hauptfasermassen der Linse (*hl*). Dies ist höchst wahrscheinlich ein generelles Verhalten. Ich kann nämlich dasselbe außer von *Motacilla* auch von *Strix flammea* vermelden, ferner zeichnet RABL in seiner fig. 1 auf tab. 16 (Sector aus der Linse

des Huhns) gleichfalls die äußersten Linsenfasern von feinerem Kaliber als die übrigen, wenschon er sie nicht als gesonderte Hüllschicht darstellt. Sodann finde ich auch eine äußere Schicht feinerer Linsenfasern in Fig. 15, Taf. 8 (Linse von *Cereopsis*), und ebenso ist es bei der Lumme — bei diesen beiden Vögeln herrschen allerdings besondere Verhältnisse, auf die ich noch zurückkommen muß. Daß ich nicht durch alle mir zur Verfügung stehenden Linsen Schnitte herstellte, ist bei den großen Schwierigkeiten, die die erwachsene Linse dem Mikrotommesser bietet, wohl erklärlich.

In Fig. 14, Taf. 8 sehen wir nun noch eine weitere Eigenschaft, die RABL augenscheinlich ganz entgangen ist: der Hüllschale sitzen außen eigentümliche Zapfen, Querschnittsbilder von Leisten (*l*) auf. Ihre Anordnung ist sehr regelmäßig, wie Dachzinnen. Wie sie entstehen mögen, ist mir ziemlich rätselhaft. Sie bestehen aus einer ganz homogenen Masse, die doch höchst wahrscheinlich als Secretionsprodukt von irgendwelchen Zellen aufgefaßt werden muß. Die ihnen zunächst gelegenen Zellen (Linsenfasern) der Hüllschale aber kann man hierfür wohl kaum verantwortlich machen, denn in ihrer Lage zeigen diese keine regelmäßigen Beziehungen zu den Leisten. Bald steht eine Leiste gerade auf einer Linsenfaser, bald auf zweien. Die Zellen des Ringwulstes aber können wenigstens in der Zeit des fertig ausgebildeten Auges auch nur schwerlich zur Bildung der Leisten beitragen, denn sie sezernieren ziemlich sicher vor allem die Secretmassen (*scr*). Wie dem aber auch sei, die Leisten sind sicher vorhanden. Ihre negativen Abdrücke zeigen sich mit vollendeter Deutlichkeit in dem ihnen zugekehrten Rande der erstarrten Secretmasse. Der Zwischenraum zwischen ihr und der Hüllschale kann also erst nach der Fixierung des Auges entstanden sein. Undeutlich zeigt auch die Ringwulstmasse in dieser Figur einen innern gewellten Kontur, ich bin aber nicht ganz sicher, daß wir auch hier Abdrücke der Leisten vor uns haben. Auch kann ich nicht wissen, in welcher Verbreitung diese Leisten in der Klasse der Vögel vorkommen. Bei Eulen (*Strix flammea*) beobachtete ich sie nicht, leider aber sind hier meine Präparate sehr wenig vollständig. Sicher sind die Leisten sehr wichtig für die funktionelle Betrachtung des Ringwulstes und der Hüllschale, in die ich nunmehr eintrete.

Schon RABL sprach die Vermutung aus, die Ciliarfortsätze mögen bei der Akkommodation einen Druck auf den Ringwulst ausüben. Er stützt sich dabei auf die Beobachtung, daß

die Kernzone des Ringwulstes in Äquatorialschnitten charakteristische Einbiegungen aufweist, die genau den Ciliarfortsätzen entsprechen. Ich habe beiläufig ganz dasselbe beobachtet, wie Fig. 17, Taf. 7 zeigt. Die Figur hätte noch etwas klarer ausfallen können, wenn der Schnitt näher dem Äquator der Linse geführt wäre; dann wäre nämlich nur eine Kernreihe getroffen worden, nicht eine Schicht von 4—5 Kernen. Ferner beobachtete RABL eigenartige Umbiegungen der kolbenförmigen Enden der Ringwulstfasern, die Kolben weichen nämlich aus den Radien, in welche die Ciliarfortsätze fallen, nach den dazwischen liegenden auseinander, bzw. zusammen. Ich beobachtete dasselbe bei *Motacilla* und zwar etwa in der Weise wie es RABL bei der Taube zeichnet; wenn auch nicht zu dem in Fig. 4 dargestellten Schnitte, sondern in weiter distal geführten (jener liegt nämlich proximal von der Zone der Processus ciliares). Ich kann in diesen Erscheinungen keine direkten Wirkungen des Druckes von den Ringfasern her erkennen, wohl aber Anpassungen an diesen Druck. Der Ringwulst erhält dadurch denjenigen Bau, der geeignet ist, den Druck von den Ciliarfortsätzen her möglichst weit ins Innere des Ringwulstes fortzusetzen. Fasse ich also die Beobachtungen etwas anders auf als RABL, so bin ich doch darin seiner Meinung, daß die anatomischen Tatsachen für Druckwirkungen von den Ciliarfortsätzen her sprechen.

Diese Vermutung wird weiterhin durch folgende sehr einfache Überlegung nahe gelegt: die Bedeutung des Ringwulstes, einer quer zur Hauptfasermasse der Linse gefaserten äußern Schicht, kann wohl überhaupt nur darin liegen, daß diese Fasermasse hauptsächlich quer zur Linsenachse in sich verschiebbar ist. Wir dürfen also wohl schon aus diesem Grunde annehmen, daß Kräfte vorhanden sind, die ein gewisses, wenn auch schwaches Gleiten der Ringwulstfasern aneinander veranlassen.

Die Formveränderungen des Ringwulstes üben nun ihrerseits Einflüsse auf die Hüllschicht aus. Das flüssige Secret weicht offenbar sehr leicht aus. Die Leisten *l* werden nun keinen andern Zweck haben als den, ein seitliches Abgleiten der Ringwulstfasern zu verhindern.

Nummehr erhebt sich die Frage nach der Bedeutung der Hüllschale. Ich möchte annehmen, daß die innerhalb von ihr gelegene Linsenmasse unter dem Einflusse der erwähnten Druckwirkungen sich vorwärts und rückwärts bewegen kann. Und in diesem Falle wäre die Hüll-



schale selbst, speziell ihre äquatoriale Partie, als Gleitbahn für die von ihr umhüllte Linsenmasse zu betrachten.

Der erforderliche Raum für derartige Bewegungen dürfte stets vorhanden sein, ich sah ja in sehr vielen Fällen einen Spaltraum zwischen dem Hauptteil der Linse und dem distalen kalottenförmigen Teil der Hüllschale. Ich möchte es jedoch nicht wagen, aus diesen Tatsachen noch speziellere Schlüsse auf die Art und die Richtung der hypothetischen Bewegungen zu ziehen.

Ein Spaltraum zwischen Hauptlinse und proximaler Linsenkapselpartie dürfte im Lebenden kaum je eintreten, obwohl ich post mortem ihn in einigen Fällen beobachtete (Fig. Q, P<sup>1</sup>, V<sup>1</sup>, Y<sup>1</sup>, K<sup>2</sup>, S<sup>2</sup>, F<sup>3</sup>, Z<sup>3</sup>, E<sup>4</sup>).

Nach meiner Vermutung ist jedenfalls der Akkommodationsvorgang im Vogelauge sehr viel komplizierter, als man ihn sich bisher vorstellte, und zu dieser Vermutung zwingt mich der entsprechend komplizierte Bau der Vogellinse. Der experimentelle Nachweis meiner Vermutung dürfte allerdings auch dem am geschicktesten experimentierenden Physiologen oder Ophthalmologen nur sehr schwer gelingen. Überhaupt scheinen mir die bisher vorliegenden, in ihren Ergebnissen einander sehr widersprechenden experimentellen Untersuchungen über die Akkommodation des Vogelauges trotz aller ingenüösen Versuchsanordnungen doch nicht dazu angetan, um allen vorhandenen, bisher ja zum Teil unbekanntem Feinheiten der Konstruktion des Organismus Rechnung tragen zu können.

Andrerseits denke ich nicht daran, eine akkommodative Wölbungszunahme der ganzen Vogellinse leugnen zu wollen, ich halte es vielmehr für sehr wahrscheinlich, daß auch sie erfolgen wird, wie dies ja bisher auch stets angenommen wurde. Aber es ist bei dem ganzen Bau der Vogellinse sehr wahrscheinlich, daß dabei gleichzeitig Verschiebungen der Hauptmasse der Linse gegen die Hüllschale eintreten.

Die Komplikationen im Aufbau der Linse sind nunmehr noch immer nicht erschöpft.

Wie schon RABL gegenüber MATTHIESSEN mit guter Begründung die Überzeugung aussprach, der Ringwulst sei für die Dioptrik des Vogelauges ohne direkte Bedeutung, so werden wir dies auch für die Hüllschale annehmen dürfen. Diese Teile sind eben nur die Hilfsapparate der in ihnen gelegenen Hauptmasse der Linse.

Da also die Hauptmasse der Linse dioptrisch allein von Bedeutung ist, so bezeichne ich sie als die Hauptlinse.

Die Hauptlinse zeigt nun in ihrem Innern noch eine weitere Differenzierung, die schon RABL erkannt hat. RABL unterscheidet in ihr Hauptfasern, Zentralfasern und Übergangsfasern. Wenn ich der besondern Abgrenzung von Übergangsfasern keine erhebliche Bedeutung beimesse, so wird wohl auch RABL hiergegen nicht viel einwenden. Die Zentralfasern unterscheiden sich von den Hauptfasern durch ihre viel weniger regelmäßige Anordnung. Auch mit bloßem Auge ist die Zentralfasermasse der Vogellinse fast stets erkennbar. Sie wird nach der Konservierung undurchsichtig weiß, im Gegensatz zu den Hauptfasern. Wie schon RABL andeutete, hat sie bei jeder Art eine charakteristische Form, die freilich nach meinen Beobachtungen auch innerhalb der Species gewissen Variationen unterworfen ist. Variationen, die zum Teil unabhängig vom Akkommodationszustande sein dürften.

Das Gewöhnliche ist eine gestreckt-ellipsoidische oder eiförmige Form der Zentralfasermasse, wobei die längste Achse derselben in die Richtung der Augenachse bzw. Hornhautachse fällt. Aber bei einigen Vögeln fand ich sehr merkwürdige Formen der Zentralfasermasse mit konkaver Einziehung am proximalen und am distalen Pol, so bei den Möven. Eine Einziehung an nur einem Pol fand ich bei Tagraubvögeln.

Ohne irgend etwas über die physiologische Bedeutung der Zentralfasermasse zu präjudizieren, kann man dieselbe als Zentrallinse bezeichnen. Die Zentrallinse ist also gewöhnlich bikonvex, in speziellen Fällen aber auch mit planen oder konkaven Flächen; so ist sie z. B. im extremen Falle (*Rissa*, *Larus*, *Pagophila*) bikonkav.

Erinnern wir uns ans Fischauge, in welchem doch das Brechungsvermögen der Linse nach dem Linsenzentrum hin ständig zunimmt, die Zentralfasern also die am stärksten brechenden sind, so werden wir ähnliches vielleicht auch beim Vogelauge annehmen dürfen, nur sind die Verhältnisse im Vogelauge etwas komplizierter. Ich möchte die nunmehr naheliegende Vermutung nicht unausgesprochen lassen, die Zentrallinse möge wirklich optisch als Linse in der Linse funktionieren, indem sie stärkeres Lichtbrechungsvermögen hat als die an sie grenzenden Hauptfasermassen. Auf diese Weise würde es bedeutungsvoll erscheinen, daß die Zentralfasermasse meist so charakteristisch geformt ist.

Ein bestimmtes Prinzip hierin zu eruieren, gelang mir in-

dessen nicht. Ob die Tatsache, daß gerade *Rissa*, *Larus* und *Fagophila* Schwimmvögel sind, zu verwerthen ist, erscheint mir fraglich.

Von generellen Eigenschaften der Vogellinse habe ich hier noch etwas vom cellulären Baue zu erwähnen, worauf ich bei *Cereopsis* aufmerksam wurde.

Die Fasern sind hier von ziemlich großem Kaliber und ermöglichen leicht eine Feststellung betreffs des feinem Baues, die ich hernach auch bei einer andern Art (*Motacilla*) machte. Die Fasern sind, wenn man sie im Querschnitt betrachtet (Fig. 16, Taf. 7), durch Querbrücken miteinander verbunden. Dasselbe dürfte für das Säugetierauge zutreffen, denn ich glaube nunmehr meine Beobachtung bei *Orycteropus*, daß die Linsenfasern, der Länge nach isoliert, einen fein gezähnelten Kontur zeigen, nicht anders als so verstehen zu sollen. Die Tatsache ist meines Wissens neu, aber eigentlich nicht allzu erstaunlich. Wir wissen, daß sehr vielfach Verbindungsbrücken zwischen benachbarten Epithelzellen bestehen, und davon ist das Vorliegende ein spezieller Fall.

Auch bezüglich der Lage der Linse sei hier bemerkt, was im speziellen Teile schon verschiedentlich erwähnt wurde. Ich halte für sicher, daß die Linse in den meisten, wenn nicht allen Vogel-  
augen, nicht coaxial mit der Retina liegt, sondern vielmehr nach der fast stets etwas schief aufsitzenden Cornea orientiert ist. Läßt man die Augenachse durch die Retina, Chorioidea und Sclera bestimmt sein, so ist nicht nur die Cornea, sondern auch die Linse etwas nasad geneigt.

Nunmehr ist es an der Zeit, noch kurz zu der Betrachtung der Verschiedenheiten der Linse bei den einzelnen Arten überzugehen.

Das Wichtigste hiervon ist außer den Unterschieden der Größe (eine sehr große Linse hat *Podargus* mit den Nachtraubvögeln gemein) die verschiedene Ausbildung des Ringwulstes.

Der Ringwulst ist bei einigen Vögeln sehr schwach entwickelt, so zunächst bei *Struthio* (Fig. A), dann bei *Uria* (Fig. Q), *Urinator* (Fig. G), *Cereopsis* (Fig. E), *Ardea* (Fig. N). Die genannten Gattungen stehen auf dem ersten (*Struthio*) und zweiten Horizont des FÜRBRINGER-  
schen Stammbaumes.

Die höchst eigenartige Linse von *Cereopsis* habe ich in Mikrotom-  
schnitte zerlegt. Da zeigte sich, daß auch sie einen winzigen Ring-  
wulst besitzt. Wie klein er ist, geht aus dem Vergleiche der ihn  
darstellenden Fig. 15 mit der bei gleicher Vergrößerung gezeichneten

Fig. 13 (*Motacilla*) hervor. Ich hob im speziellen Teile (S. 88) hervor, daß bei *Cercopsis* eine äußerste Schicht der Linse makroskopisch heller erscheint als das Innere. Dieses Verhalten beruht, wie man aus Fig. 15 erkennen kann, nicht auf dem Ringwulste — dieser fällt makroskopisch gar nicht in Betracht —, sondern auf einer Lage feinerer Linsenfasern, die man als die (vielleicht rudimentäre) Hüllschale aufzufassen hat.

Der mit *Ardea* nahe verwandte *Phoenicopterus* hat einen zwar schon stärker entwickelten, aber doch noch schwachen und im Querschnitt merkwürdig dreieckigen Ringwulst (Fig. K). Ihm ähnlich ist noch *Gallinula* (Fig. H<sup>2</sup>). Dagegen haben andere Vögel des zweiten Horizonts (*Procellaria*, *Larus*, *Rissa*, *Pagophila*, *Vanellus*, *Tringa*, *Pavo*) mit denen des dritten eine erhebliche Breite des Ringwulstes gemein. Man könnte glauben, daß die Massenentwicklung des Ringwulstes der allgemeinen Organisationshöhe parallel gehe. Doch habe ich Bedenken, ein derartiges rein morphologisches Prinzip überhaupt gelten zu lassen.

Bei *Podargus* sowie bei den Eulen ist der Ringwulst im Verhältnis zur erheblichen Größe der Linse entschieden als schwach zu bezeichnen. Besonders stark ist er bei *Delichon* (*Hirundo*), *Lynx*, *Motacilla*, *Sturnus*, *Lanius*, *Alauda*, d. h. bei vielen kleinern Vögeln.

RABL betont auf Grund genauer Messungen der Ringwulststärke einen Parallelismus zwischen ihr und der Fluggeschwindigkeit. Im allgemeinen dürfte aus meinen Angaben dasselbe erhellen, und daher darf ich wohl von genauen Messungen absehen.<sup>1)</sup> Aber es gibt doch sicher Ausnahmen: Bei *Urinator* (Taucher) und bei *Uria* (Lumme) ist die Fluggeschwindigkeit gewiß nicht so klein, wie man nach dem schwachen Ringwulste erwarten sollte, aber der Flug ist wenig geschickt, steif. Andererseits sind die Fälle des Straußen (*Struthio*) und der Hühnergans (*Cereopsis*) sehr interessante Bestätigungen für das von RABL aufgefundene Prinzip.

Auf die Asymmetrie des Ringwulstes hat gleichfalls schon RABL hingewiesen (bei *Hirundo* und *Cypselus*). Ich fand sie, wie aus dem speziellen Teile hervorgeht, auch bei vielen andern Vögeln, und sie wird wohl eine ebenso weite Verbreitung haben wie die schiefe Lage der Linse im Vogelauge und das schiefe Aufsitzen der Cornea. Schwer ist es, etwas über die physiologische Bedeutung

1) Daß sie wegen der in vielen Linsen aufgetretenen Spalträume auch zu Täuschungen führen könnten, sage ich nur nebenbei.

dieser Erscheinung zu sagen. Da sie sich u. a. bei *Podargus* findet, kann sie nicht etwa mit dem Vorhandensein zweier Netzhautfoveae zusammenhängen. — In keinem Falle konnte ich feststellen, daß auch Hüllschale und Hauptlinse asymmetrisch gebaut wären. Im allgemeinen läßt sich eine Asymmetrie des Ringwulstes um so deutlicher erkennen, je dicker der Ringwulst ist.

### Corpus ciliare.

Haben wir im vorigen Kapitel gesehen, daß die Linse des Vogelauges noch sehr viel komplizierter gebaut ist, als man sie bisher darzustellen pflegte, so werden wir im Folgenden sehen, daß der muskulöse Teil des Akkommodationsapparats ein Stück einfacher ist, als man bisher annimmt.

Wir müssen aber, um dies zu erkennen, den Ciliarkörper in seiner Gesamtheit betrachten. Ich verstehe darunter alle die Teile, die zwischen Retina und Cornea einerseits, zwischen Sclera und Linse andererseits liegen.

Um uns im allgemeinen über dieselben zu orientieren, werfen wir einen Blick auf Fig. 4, Taf. 6. Wir sehen hier nach innen von der Sclera und ihren Knochenplättchen (*knc*) den CRAMPTON'schen Muskel (*m. cr*), den MÜLLER'schen Muskel (*m. m*), das sogenannte Ligamentum pectinatum iridis (*l. p*), endlich das Corpus ciliare im engern Sinne, den Faltenkörper, von welchem der Schnitt außer der Grundplatte (*gr. p*) auch 3 Falten schief getroffen hat: *f*, *f'* und *f''*. Die Falte *f* fällt in jenen Bereich, wo die Falten (bei allen Vögeln) bis an die Linse heranreichen. Ihr distales, der Iris zunächst gelegenes Ende trägt Fasern (*z. z*), die an die distale Fläche der Linse inserieren. Auch proximal von der Berührungszone von Ciliarfalten und Linse hängt die Linse noch vermittelt Fasern an den Ciliarfalten fest, wobei die Fasern hier von besondern kleinen Fortsätzen der Ciliarfalten entspringen. In der Fig. 6 ist allerdings kein solcher Fortsatz getroffen worden. Man hat die Fasern natürlich mit der Zonula Zinnii des Säugetierauges zu identifizieren.

Alle diese Teile des Vogelauges sind 1886 von CANFIELD in einer guten Arbeit vergleichend behandelt worden; ich werde auf seine Darstellung wiederholt zurückkommen.

Um von außen nach innen fortzuschreiten, so kommen wir zunächst zum CRAMPTON'schen Muskel.

Die beiden Hornhautlamellen lassen sich leicht voneinander

spalten; alsdann erkennt man aufs deutlichste (was auch schon aus der Betrachtung der Querschnitte hervorgeht und übrigens schon lange bekannt ist), daß die innere Lamelle sich in den CRAMPTON'schen Muskel, die äußere in die Sclera fortsetzt.

Die Spaltung der Hornhaut in die 2 Lamellen ist schon im Querschnitt des Auges unmittelbar hinter dem oben besprochenen pigmentierten Hornhautrande (vgl. die Textfiguren) oft so deutlich, die beiden Lamellen gehen hier oft so winklig auseinander, daß die innere wie ein Sporn am Hahnenfuße abzustehen erscheint (s. z. B. Textfig. A, Y). Allerdings ist dies längst nicht immer makroskopisch so deutlich zu erkennen, aber im Mikrotomschnitt kann man leicht erkennen, worin das generelle Verhalten besteht. Sehr schön sehen wir in Fig. 6 auf Taf. 6, wie der CRAMPTON'sche Muskel (*m. cr*) in eine dünne Sehne übergeht (*s*), die durch lockeres Bindegewebe (*l. b*) von dem die Verbindung zwischen Sclera und Cornea herstellenden Gewebe abgegrenzt ist. Erst jenseits (distal) von der Pigmentzellenansammlung (*pi*) fällt dieses lockere, anscheinend hauptsächlich meridional gefaserte Gewebe fort. Hieraus erhellt, daß der Hornhautsporn die Sehne des CRAMPTON'schen Muskels ist.

In dem in Fig. 4 gezeichneten Querschnitt ist der Übergang des Muskels in die Sehne nicht zu verfolgen. Ich glaubte daher anfangs (mit HEINE), der CRAMPTON'sche Muskel würde an seiner distalen Partie in meridional angeordnete Bündel zerfallen, jedoch ist dies keineswegs der Fall. Man kann ihn, wenn man die beiden Hornhautlamellen voneinander spaltet, als breites, meridionalfasriges Muskelband präparieren, wird jedoch nirgends eine Aufteilung in einzelne Bündel wahrnehmen. An der in Fig. 4 dargestellten Partie werden vielmehr, wie ich mit stärkerer Vergrößerung erkannte, die Muskelbündel durch die Wandung eines hier zufällig vorbeiziehenden Gefäßes abgeschnitten.

Eine ziemlich richtige Beschreibung des CRAMPTON'schen Muskels, freilich nur auf Grund von makroskopischen Präparaten, gab auch schon BRÜCKE (1846), und mit seinen Angaben stimmen meine Befunde im allgemeinen recht gut überein. Es ist jedoch nicht ganz richtig, wenn BRÜCKE sagt, der Muskel habe seine proximale Befestigung, seinen Ursprung, am vordern Rande des Knochenringes der Sclera. Wie man vielmehr aus Fig. 4 und 6 ersieht, ist der CRAMPTON'sche Muskel (*m. cr*) vom Knochen (*knc*) fast überall um ein Stück entfernt, er entspringt am Bindegewebe der

Sclera. Mithin kann der Knochen nicht seine Bedeutung darin haben, daß er dem CRAMPTON'schen Muskel ein punctum fixum bietet, und wir haben in der Tat seinen eigentlichen Zweck in etwas anderm erraten (S. 187).

Wir kommen nunmehr zum sogenannten Ligamentum pectinatum iridis und dem FONTANA'schen Raume. Dieser letztere ist ja eben jener Raum, der vom Lig. pect. eingenommen wird. Das Gewebe des Ligamentum pect. hat man auch als Irisfortsätze bezeichnet.

Schon bevor ich die mikroskopische Untersuchung dieser Teile begonnen hatte, war mir klar geworden, und ich habe es 1907 schon ausgesprochen, daß dieser Raum in Wahrheit nicht existiert. Er ist schon viel zu groß, als daß man glauben könnte, daß hier nicht ein Kunstprodukt vorliegt. Sodann sah ich, daß die Iris mit dem Cornearande nur sehr locker zusammenhängt. Von regelmäßigen „Irisfortsätzen“ kann gar keine Rede sein. Das ganze aufgefaserete Gewebe ist vielmehr ein Zerreißungsprodukt. Es entstand durch Losreißen der Iris und des Faltenkörpers von den außerhalb gelegenen Partien: Akkommodationsmuskeln, Hornhautrand, Sclera. Die Ursache des Losreißen liegt — das ist so gut wie zweifellos — in einer postmortalen Kontraktion der Linse.<sup>1)</sup> So stellte ich es 1907 bei *Athene noctua* fest. Ich habe dieselben Verhältnisse: FONTANA'schen Raum und Ligamentum pect. irid., dann bei allen von mir untersuchten Vögeln gefunden, bei allen aber gewann ich den Eindruck, daß er nur durch postmortales Losreißen zustande kommt.

Bei Untersuchung im Mikrotomschnitt zeigte sich dann weiter, daß weder die Sclera noch die Grundplatte des Faltenkörpers noch der Irisrand an der dem FONTANA'schen Raume zugewandten Seite ein Endothel zeigen. Wenn der Spaltraum (*sp*) hier wirklich vorhanden wäre, müßte ein Endothel zu erwarten sein! Die Fasern des Ligamentum pectinatum müßten dann auch wohl zellig umscheidet sein, freilich ist es bei ihnen nicht ganz leicht, sicher zuweisen, daß sie es nicht sind.

Ferner ist der Spaltraum doch auch viel zu groß, um natürlich

---

1) Ich nahm an, daß dieselbe identisch sei mit der bei der Akkommodation erfolgenden. v. PFLUGK weist nach, daß die Linse postmortal eine andere Form annimmt als bei Akkommodation auf die Nähe. In beiden Fällen aber kommt es für die augenblickliche Frage auf dasselbe hinaus.

zu erscheinen, zumal nie Reste seröser Flüssigkeit in ihm nachweisbar sind. Ganz besonders groß erscheint er in Fig. 19 *sp*, bei *Uria troile*. Aber auch hier weisen zerrissene Gewebsreste (*l. p*) noch auf den ehemaligen Zusammenhang von Iris und Cornealrand hin.

Aber gibt es denn gar keine Möglichkeit, das Vogelauge so zu fixieren, daß die Kunstprodukte nicht entstehen? Durch Zufall gelang es mir. Bei größern Augen freilich gelang es mir nie, wohl deshalb, weil hier die Linse zu viel Kraft und der Sclerotalring zu viel Widerstand entfaltet, so daß jene postmortale Zerreißung immer zustande kommt. Anders war es jedoch bei dem kleinen Auge von *Motacilla alba*, wenn ich es mit der sehr schnell eindringenden GILSON'schen Lösung konservierte. Wie Fig. 13 zeigt, gibt es hier weder ein Ligamentum pectinatum iridis noch ein Cavum Fontanae, und dieses Verhalten entspricht der Wirklichkeit.

Vergleicht man das Bild des Iriswinkels in dieser Figur mit dem in den zuvor besprochenen, so wird man das Aussehen des Ganzen in Fig. 13 viel natürlicher finden als in Fig. 4 u. 19.

Betrachte ich nunmehr CANFIELD's Figuren, so ist es für mich nicht zweifelhaft, daß diese sämtlich etwas rekonstruiert sind. Fast in allen ist nämlich ein geschlossener Kontur gezeichnet, der, vom innern Cornealrande zur Iris ziehend, den FONTANA'schen Raum abgrenzt. Er soll wohl die vorderste Faser des den FONTANA'schen Raum erfüllenden Balkenwerks vorstellen. Aber es wäre schon ein großer Zufall, wenn eine solche Faser wirklich in einem Mikrotomschnitt der ganzen Länge nach getroffen würde. Ebenso sind alle andern Fasern im FONTANA'schen Raume der ganzen Länge nach gezeichnet. Meine Figg. 4 u. 19 geben das Aussehen der Schnittbilder sicher richtiger wieder. Es lag bei CANFIELD wohl eine gewisse Tendenz zugrunde, das Bild möglichst vollständig zu zeichnen. Aber die Unvollständigkeit ist in Wahrheit hier etwas Charakteristisches, denn das Gewebe ist auseinandergezerrt. Im Auge des Uhus fallen diese postmortalen Zerreißungen wohl stets besonders kräftig aus, denn die Linse ist groß und entwickelt kräftige Spannkraft, die Sclera aber gibt wegen ihres kräftigen Knochens durchaus nicht nach. Daher sind auch in CANFIELD's fig. 13 und 14 die Zerreißungen beim Uhu so deutlich gezeichnet, daß man sich nur wundern kann, daß CANFIELD sie nicht als solche erkannt hat. Und in BEEB's Zeichnungen von Mikrotomschnitten durchs Uhuauge kehren sie abermals wieder! Weder bei CANFIELD noch bei BEEB hat die Iris überhaupt ihre periphere Verbindung mit der Sclera-



Cornea. Auch in den von v. PFLUGK photographisch reproduzierten Gefrierschnitten durch das Taubenaugē scheint mir die Losreißung des Faltenkörpers samt der Iris von der Sclera überall eingetreten zu sein, wie denn ja auch dieser Autor fest an die Wirklichkeit des Ligamentum pectinatum glaubt. Ich glaube gern, daß v. PFLUGK die Linse in den verschiedenen Akkommodationszuständen besser fixiert hat als jemand vor ihm, aber vielleicht ist bei ihm die Zerreißung bei der Führung der Messerschnitte erfolgt.

Hinweisen möchte ich auf SOEMMERRING, nach welchem Ligamentum und Cavum beim Straußenaugē fehlen. Ich habe schon oben (S. 83) bemerkt, daß ich diese Darstellung für richtig halte.

Im Säugetieraugē liegt die Sache nach meinen Untersuchungen an *Orycteropus afer* nur entfernt ähnlich. Hier liegt das Corpus ciliare der Sclera dicht an, die Iris mit ihrem Rande ebenfalls (ihre periphere Hälfte ist bei *Orycteropus* übrigens zugleich noch Grundplatte des Corpus ciliare), und im Iriswinkel findet sich ein Faser- oder besser Balkenwerk, das zwar als Balkenwerk, als Stützgebilde, den Namen „Ligamentum“ nicht verdient, das aber sicher auch im natürlichen Zustande vorhanden ist. Man sieht das Endothel der Membrana Descemeti auf jene Balken übertreten. So sicher wie das „Ligamentum“ und der zwischen seinen Balken vorhandene FONTANA'sche Raum dort vorhanden ist, so sicher fehlen beide im lebenden Vogelaugē.

Wir kommen auf die Ciliarmuskulatur. Man spricht außer vom CRAMPTON'schen Muskel noch von 2 Muskeln: dem MÜLLER'schen und dem BRÜCKE'schen Muskel. Man stützt sich dabei außer auf BBÜCKE selbst wohl hauptsächlich auf H. MÜLLER's Autorität.<sup>1)</sup> Diese Auffassung ist, nach CANFIELD's Meinung, etwas schematisch, CANFIELD spricht vielmehr von einer Muskelgruppe, an der man mit mehr oder weniger Deutlichkeit — dies wechselt bei den verschiedenen Arten — die 3 Teile unterscheiden kann. Ich pflichte ihm zum Teil bei, namentlich meine ich, daß die Muskeln genetisch durchaus zusammengehörig sind, es liegen nur funktionelle Differenzierungen vor, wenn Ursprung und Ansatz ihre Stelle etwas ändern. Jedoch ist der CRAMPTON'sche Muskel m. E. doch wesentlich schärfer abzugrenzen, als CANFIELD es darstellt.

Das typische Verhalten des MÜLLER'schen Muskels zeigt sehr

1) Bei H. MÜLLER finden sich auch Angaben über die frühern, den Gegenstand behandelnden Arbeiten.

schön Fig. 4 *m. m.* Er ist langgestreckt und durchaus parallelfasrig. Er entspringt an einer dünnen Bindegewebsschicht an der vitralen Fläche des CRAMPTON'schen Muskels und inseriert proximal in den Faltenkörper. Kurz vor seiner Insertion zeigt er eine Biegung, es ist aber nach dem oben Gesagten kein Zweifel, daß sie nur davon herrührt, daß Faltenkörper und Sclera sich postmortal voneinander getrennt haben.

Man wird doch nicht etwa den proximalen, umgebogenen Teil früher als BRÜCKE'schen Muskel beschrieben haben? Ich habe dies anfangs geglaubt, will es aber durchaus nicht behaupten, sondern glaube, daß Querschnitte auch in anderer Weise sehr leicht trügerisch wirken können. Einmal sind Querschnitte sehr schwer mit dem Mikrotom auszuführen (wegen der Verknöcherung der Sclera), sodann aber braucht nur ein Nervenast gerade im Querschnitt getroffen zu sein, der dann scheinbar den MÜLLER'schen Muskel in 2 Teile zerlegt.

Viel besser konnte ich den MÜLLER'schen Muskel mit bloßem Auge erkennen, wenn ich ihn mit Lanzettadel und Pinzette als meridionalfasriges, muskulöses Ringband präparierte. Hierbei kam ich zu der Überzeugung, daß der MÜLLER'sche Muskel immer vorhanden ist, der BRÜCKE'sche aber nicht existiert.

Hat BRÜCKE etwas Falsches beobachtet? O nein. Der alleinige Muskel hat in der Literatur eigentümliche Schicksale erfahren. BRÜCKE beschrieb ihn 1846 ganz richtig. H. MÜLLER wollte 1857 eine zweite, weiter proximal entspringende Portion entdeckt haben, die nach ihm MÜLLER'sche Portion oder MÜLLER'scher Muskel genannt wurde. Tatsächlich aber existiert nur dieser, und er ist eben der von BRÜCKE entdeckte. Er wäre BRÜCKE'scher Muskel zu nennen, wenn nicht unter diesem Namen bisher ein nicht existierendes Gebilde bekannt wäre. Zur Vermeidung von Verwirrungen heiße er darum nach wie vor MÜLLER'scher Muskel.

Man kann, wenn man die prääquatoriale Hälfte des Auges vor sich hat, sehr leicht das Corpus ciliare, nachdem man es ganz proximal ringförmig durchschritten hat, von der Sclera abziehen; dann wird man wahrnehmen, daß der MÜLLER'sche Muskel, natürlich als Band, von einer ziemlich proximal gelegenen Linie auf der Außenseite des Faltenkörpers nach der Innenseite des CRAMPTON'schen Muskels zieht. Auch wird man erkennen, daß er sich von letzterer Stelle abziehen läßt, ohne jemals den CRAMPTON'schen

Muskel in Mitleidenschaft zu ziehen. Von ihm ist er also völlig getrennt, vielmehr entspringt er an wenigem Bindegewebe, das den CRAMPTON'schen Muskel an seiner Innenfläche bekleidet.

Diese Präparation gelang mir bei den allermeisten Vogelaugen. Der spezielle Teil gibt darüber Rechenschaft, dort finden sich auch Angaben über die relative Stärke des CRAMPTON'schen wie des MÜLLER'schen Muskels. Nur einige sehr kleine Augen habe ich in dieser Hinsicht nicht untersucht (*Gallinula*, *Delichon*, kleinere Singvögel), weil bei ihnen die Beobachtung sehr schwierig ist und an Gewißheit verlieren würde und kein Grund vorliegt, bei ihnen andere Verhältnisse anzunehmen als bei ihren größern nächsten Verwandten.

Merkwürdige Verhältnisse beschreibt CANFIELD bei Eulenaugen. Der Ciliarmuskel soll hier aus 2 Teilen bestehen, dem CRAMPTON'schen und dem BRÜCKE'schen, der CRAMPTON'sche Muskel endige proximal in eine Sehne, deren proximales Ende seinerseits in den BRÜCKE'schen Muskel übergeht. Ich kann diese Sehne nicht finden, sondern habe stets gesehen, daß der CRAMPTON'sche Muskel durchaus an der Sclera entspringt; die Sehne muß ein Präparationsprodukt sein. Der BRÜCKE'sche Muskel CANFIELD's wird wohl mit dem MÜLLER'schen Muskel bei andern Vögeln identisch sein. Ich habe ihn nur schwer sehen können, glaube aber (S. 147), daß er auch bei Eulenaugen vorhanden ist.

BEEER's abweichende Darstellungen können meine Ansichten nicht erschüttern; ich äußerte mich darüber S. 138 und 147.

Ein besonderes, von der Norm abweichendes Verhalten fand ich unter allen von mir untersuchten Vogelarten nur bei *Uria troile*, der Lumme (Fig. 19). Hier fehlt nämlich der CRAMPTON'schen Muskel ganz — eine Erscheinung, die wohl damit zusammenhängt, daß ein beträchtlicher Teil der Cornea in den Conjunctivalsack hineinbezogen ist. Der MÜLLER'sche Muskel ist dagegen sehr kräftig (*m. m.*). Er entspringt von Sclerafasern, die im Präparat und auf der Figur fast wie eine Sehne von der übrigen Sclera losgelöst erscheinen. Man könnte daher vielleicht denken, er könne auch auf die innere Hornhautlamelle wirken. Doch halte ich diese Auffassung für unmöglich, da die Cornea selbst in diesem Auge nicht in 2 Lamellen geteilt ist. Vielmehr kann diese Sonderung einer scheinbaren Sehne erst postmortal entstanden sein, ganz in derselben Art wie die Lostrennung des Ciliarkörpers von der Sclera. — Proximal inseriert der MÜLLER'sche Muskel in die Chorioidea, und zwar in Höhe des Knorpelendes. Es ist dies ganz das normale Verhalten.

Nachdem die Losreibung des Ciliarkörpers von der Sclera bereits eingehend behandelt ist, möchte ich noch den Gedanken aussprechen, daß auch die Sehne des CRAMPTON'schen Muskels in manchen Fällen stärker als natürlich von der äußern Hornhautlamelle getrennt erscheint, und ich möchte daher überall, wo ich einen ausgesprochenen Hornhautsporn fand, auch diesen für ein Kunstprodukt halten.

Wir kommen zum Faltenkörper. Dieser zwischen Chorioidea und Iris eingeschaltete Teil der mittlern Augenhaut besteht bei Vögeln wie bei Säugetieren aus Grundplatte und Falten. Erstere (*grp* in Fig. 4, 6, 13, 19) ist stets chromatophorenführend. Die Falten sind proximal am zahlreichsten, distad werden ihrer unter Verschmelzungen und Verstreichungen immer weniger, aber zugleich nehmen sie an Stärke zu. Zahlenverhältnisse sind im speziellen Teil überall angegeben. Eine unbedeutende Variation der Formverhältnisse fand ich bei *Lynx*. Wie die Fig. 17 zeigt, führt jede Falte ein ziemlich weithlumiges Gefäß mit rein endothelialer Wandung. Das Außenblatt der Retina ist pigmentiert, das Innenblatt pigmentfrei.

An der Gesamtheit der Falten unterscheide ich immer eine vitrale und eine lentale Zone. Die vitrale liegt proximal und berührt innen den Glaskörper. In der lentalen Zone springen die Falten stets weiter ins Augeninnere vor, so daß sie an die Linse reichen und an ihr befestigt sind. Zur Befestigung dient die apicale<sup>1)</sup> Seite des äußern Blattes der Pars ciliaris retinae, während das innere Blatt vor der Linse zurückweicht (Fig. 13 u. 17).

Sind die Falten in der vitralen Zone einfach ganzrandig oder höchstens auf ihrer distalen Partie mit Höckern besetzt, von denen dann Zonulafasern ausgehen, so zeigen sie in der lentalen Zone interessante Differenzierungen, freilich längst nicht bei allen Arten, sondern nur bei denen mit absolut größern Augen. Am besten kann man davon eine Vorstellung gewinnen, wenn man die Falten von der Linse abreißt. Dann bleiben auf der Linse meist Restchen von den Falten zurück, die in tiefem Schwarz das von mir so genannte Ciliarmuster auf der Linse bilden. In den weitaus meisten Fällen ist es rein meridionalstreifig, bei größern Augen aber sehen wir Schritt für Schritt die Auflösung der Streifen in Flecken.

Bei *Gyps* ist der Kontur der Streifen nicht mehr ganzrandig, sondern sehr unregelmäßig (Fig. R), bei *Pernis* beginnt proximal die Auflösung in Flecken (Fig. U), weiter vorgeschritten ist sie bei *Spilornis*

1) Die „freie“ Seite des Epithels kann man hier unter keinen Umständen sagen.

(Fig. M<sup>1</sup>), bei *Aquila* erstreckt sie sich über den ganzen lentalen Faltenrand (Fig. B<sup>1</sup>); *Syrnium* würde wohl auch einen in Flecken aufgelösten Faltenrand zeigen, wenn nicht hier eine neue Tendenz, die Tendenz zur Bildung amöboider Fleckenkonturen, Platz griffe (Fig. Q<sup>3</sup>), vermöge deren die einzelnen Flecken noch ineinander greifen. Bei *Bubo*, dem größten Auge, sehen wir schließlich isolierte Flecken mit stärkst amöboiden Konturen (Fig. E<sup>3</sup>).

Etwas abseits steht *Podargus* mit einer sehr hübschen Differenzierung. Die Auflösung in Flecken ist auch hier weitgehend erfolgt; ferner vereinigen sich die Fleckenreihen distal paarweise zu zierlichen Spitzbogen (Fig. W<sup>2</sup>).

Es wird dem Leser ein leichtes sein, sich die flächenhaften Bilder, die das Ciliarmuster gibt, ins Plastische zu übertragen. Wo z. B. die Auflösung in Flecken beobachtet wird, heißt das, die Grundplatte des Ciliarkörpers ist in der lentalen Zone wie mit Fortsätzen benagelt.

Es ist kein Zweifel, daß die soeben beschriebenen Differenzierungen erst durch eine erheblichere Größe des Auges ermöglicht werden, denn in allen kleinern Augen fehlen sie ja. Es ist dies ein neuer Fall des oben (S. 186) bereits aufgestellten Prinzips, dessen weitertragende Bedeutung auch schon erörtert wurde.

Betrachtet man die im speziellen Teil genannten Zahlen der Ciliarfalten pro mm, so findet man, daß ihrer in kleinern Augen nicht mehr auf den mm entfallen als in größern Augen. Augenscheinlich ist in den meisten Fällen schon die Grenze des Möglichen in der Feinheit der Falten erreicht. Aus diesem Grunde können größere Augen eine absolut größere Zahl von Ciliarfalten enthalten, und auch hierin gelangt das größere Auge zu einer stärkern Differenzierung als das kleinere.

Nicht viel zu bemerken habe ich über die Zonulafasern. Sie entspringen sowohl von den distalen Partien der vitralen Zone als auch in der lentalen Zone als auch an der distalen Kante der lentalen Falteile. Sie inserieren natürlich an die Linse, und zwar in bedeutend breiterm Bereiche als die Ciliarfalten selbst. Ansichtig werden konnte ich ihrer nur im Mikrotomschnitt, außer bei einigen größern Augen.

Wenn ich nun zur Besprechung der Funktion der einzelnen Teile übergehe, so wird es mir hoffentlich nicht von physiologischer

Seite zum Vorwurf gemacht werden, daß ich keine Experimente an- gestellt habe. Die Ausrüstung des Physiologen ist so verschieden von der des Morphologen, daß in schwierigeren Fällen nur selten ein Mann das Problem nach beiden Seiten hin gleich gut behandeln kann. BEER hat außer physiologischen Experimenten auch Mikrotom- schnitte ausgeführt, aber aus seinem nicht allzu umfangreichen Material hat er im Uhu- und im Kakaduauge durchaus nicht die günstigsten Objekte herausgegriffen, und ich muß seine morpho- logischen Darlegungen wesentlich korrigieren. v. PFLUGK hat die Anordnung der Muskeln überhaupt nur nach der Literatur studiert.

Aus dem Bau des Corpus ciliare, wie ich ihn auf den vorigen Seiten dargestellt habe, läßt sich die Art des Akkommodationsvorganges zwar nicht restlos, aber doch bis zu einer bestimmten Grenze mit großer Sicherheit erschließen.

Hinsichtlich der Akkommodationsleistung zerfällt das Corpus ciliare in zwei Teile: den einen bildet nur der CRAMPTON'sche Muskel, er steht im Dienste der Hornhautakkommodation; den zweiten bilden alle übrigen Bestandteile, sie stehen im Dienste der Linsenakkommodation. Also ist der CRAMPTON'sche Muskel der Muskel der Hornhautakkommodation, der MÜLLER'sche aber der Muskel der Linsenakkommodation.

Daß der CRAMPTON'sche Muskel auf die innere Hornhautlamelle wirkt, ist nach seiner Lage ganz klar. Den Effekt seiner Kon- traktion auf die Hornhaut dürfte BEER richtig beschrieben haben. Nicht glaube ich, was BEER annimmt, daß er auch auf die als Liga- mentum pectinatum bezeichneten Fasern wirke, denn dann müßte jede Kontraktion des CRAMPTON'schen Muskels ein Proximadschnellen der Iris bewirken, um so mehr als ich das Cavum Fontanae für ein Kunstprodukt halte, die Iris also dem CRAMPTON'schen Muskel noch näher liegt als gewöhnlich angenommen. Vielmehr glaube ich, daß die dünne Bindegewebsschicht, die den CRAMPTON'schen Muskel innen bekleidet und von welcher auch der MÜLLER'sche Muskel entspringt, bei der Kontraktion des CRAMPTON'schen Muskels in keinerlei Mitleiden- schaft gezogen wird; man kann sie ja auch, wie gesagt, von dem CRAMPTON'schen Muskel glatt abpräparieren, darf also nicht annehmen, daß Fasern dieses Muskels hierhinein inserierten.

Der MÜLLER'sche Muskel hat sein Punctum fixum an seinem proximalen Ende, d. h. nach innen vom CRAMPTON'schen Muskel. Sein Punctum mobile muß (wie auch v. PFLUGK annimmt) an der Insertion in dem Faltenkörper liegen. Nur so nämlich kann er in-

direkt auf die Linse wirken, was man von ihm bestimmt annehmen muß, während kein Grund mehr vorliegt, ihm eine Wirkung auf die Hornhaut zuzumuten.

Faser- und Zugrichtung des MÜLLER'schen Muskels liegen, weil das Cavum Fontanae in Wahrheit nicht besteht, genau in der Richtung der Sclera und der Grundplatte des Faltenkörpers. Was wird also seine Wirkung sein? Er schiebt den Faltenkörper halb distad halb nach der Achse des Auges. Die Verschiebung erstreckt sich sicher nur auf den Faltenkörper selbst. Proximal von der Insertion des Muskels, in der äußersten Zone des Faltenkörpers, wird bei kontrahiertem Muskel eine gewisse Dehnung des Gewebes eintreten und zwischen Faltenkörper und Iris eine gewisse Stauung, denn weder ist ein Proximalschnellen der Iris je beobachtet worden, noch kann ein Vorschnellen der Retinaperipherie angenommen werden.

Bei der bezeichneten Bewegung wird der Ciliarkörper natürlich als Ganzes der Linse genähert. Nun ist die Linse 1. an Ciliarfortsätzen, 2. an gespannten Zonulafasern befestigt. Daher müssen bei der Akkommodationsbewegung 1. die Ciliarfortsätze gestemmt und 2. die Zonulafasern entspannt werden.

Die Wirkung des Faltenkörpers auf die Linse wird also eine zwifache sein, erstens eine drückende, zweitens eine entspannende Wirkung.

Die Druckwirkung der Ciliarfortsätze auf den Ringwulst wurde schon von RABL aus dem feinern Bau der Linse postuliert. Dieser Druck wird die Verschiebung der Hauptlinse in proximo-distaler (bzw. umgekehrter) Richtung bewirken, wobei sie auf der Hüllschale als ihrer Gleitbahn rutscht (S. 192).

Die entspannende Wirkung hat zur Folge, daß die Linse mehr als zuvor ihrer Gleichgewichtsform zustrebt.

Demnach erfolgt die Akkommodation der Vogellinse zum Teil nach dem Prinzip, welches man seit HELMHOLTZ auch für den Menschen annimmt (Entspannung), dazu kommt aber ein zweites, die Druckwirkung, vermittelt durch die bei Vögeln an die Linse heranreichenden Ciliarfortsätze.

Es ist aber keineswegs gesagt, daß die Gleichgewichtsform der Linse die Kugelform wäre oder auch nur eine der Kugelform sich nähernde. Nach v. PFLUGK ist vielmehr die akkommodierte Linse ausgezeichnet durch einen Lenticonus posterior, zwischen ihm und der Linsenperipherie liegt eine konkave Zone. Ähnliche Formen

der Linse fand ich bei *Podargus* (Fig. V<sup>2</sup>), *Rissa* (Fig. V<sup>1</sup>), *Vanellus* (Fig. D<sup>2</sup>), *Haliaeetus* (Fig. Y), *Pernis* (Fig. V), *Phoenicopterus* (Fig. K), *Athene* (Fig. X<sup>2</sup>). Ich halte es für möglich, daß die Vogellinse derartige Formen im Gleichgewichtszustande (auch ohne die Druckwirkung der Ciliarfortsätze) annehmen kann, denn weniger als bei andern Tieren verdient bei den Vögeln die Linse die Bezeichnung „ein mit Flüssigkeit prall angefüllter elastischer Sack“ (v. PFLUGK<sup>1</sup>)), vielmehr ist sie durchaus inhomogen zusammengesetzt. Betrachten wir die soeben genannten Figuren, so sehen wir in allen, daß die ringförmige Konkavität auf der proximalen (im Bilde untern) Linsenfläche mehr oder weniger durch den etwas vorstehenden Ringwulst bedingt wird.

Auf Grund meiner morphologischen Untersuchungen kann ich nicht sagen, inwieweit die Entspannung und inwieweit die Zusammendrückung der Linse für die jeweilige Linsenform maßgebend ist; ich kann auch nicht sagen, ob die Hauptlinse in der Hüllschale bei der Kontraktion des Musc. MÜLLERI proximal oder distal rutscht, auch weiß ich nicht, ob eine etwaige Bewegung der Linse nach vorn<sup>2</sup>) (distal) mehr durch Schub- oder durch entspannende Wirkung eintritt. Hier liegen also noch Grenzen in dem Erkennen des Akkommodationsmechanismus.

Immerhin sind das speziellere Fragen. Von allgemeinem Interesse dürfte die Erkenntnis sein, daß das Vogelaugene nicht nur die Hornhautakkommodation vor dem Säugerauge voraus hat, sondern daß auch die Linsenakkommodation des Vogelauges prinzipiell gleich der Linsenakkommodation des Säugerauges plus einer Zutat ist.

Es ist jetzt noch die Bedeutung jener als Ligamentum pectinatum beschriebenen Fasern zu erwägen.

Ist das Ligamentum pectinatum des Vogelauges nur ein postmortal eintretendes Kunstprodukt, so sind doch die Fasern, wenn auch in etwas anderer Lage, wirklich vorhanden und müssen eine bestimmte Bedeutung haben.

Die Fasern müssen normalerweise genau dieselbe Richtung haben wie die Muskelfasern des MÜLLER'schen Muskels, und jede einzelne zieht von der Innenfläche der Sclera nach einem weiter proximal gelegenen Punkt an der Außenfläche des Faltenkörpers.

1) Verf. kennt natürlich die Histologie der Vogellinse, nur würdigt er nicht genügend deren Bedeutung für die physikalische Beschaffenheit.

2) BEER spricht von einer solchen, er konnte sie direkt beobachten.



Sobald die Kontraktion des MÜLLER'schen Muskels nachläßt, schnellt der ganze Faltenkörper zurück, und die Fasern des sogenannten Ligaments können dann wohl eine hemmende Wirkung ausüben.

BEER stellt sich die Akkommodation des Vogelauges bekanntlich wesentlich nach dem HELMHOLTZ'schen Prinzip vor. Aber er nimmt das Punctum mobile des Linsenakkommodationsmuskels (den er übrigens nicht ganz richtig erkannt hat) an dessen distalem Ende an, ich dagegen am proximalen. Es ist sehr begreiflich, daß BEER nach Durchschneidung des Lig. pect. — sagen wir richtiger des Zusammenhanges zwischen Sclera und Ciliarkörper — keine Linsenakkommodation mehr sah, weil dann die Linse die entspannte Form annimmt und vielleicht der MÜLLER'sche Muskel zerstört wurde.

v. PFLUGK entwickelt sehr komplizierte Darlegungen über das Zustandekommen der Akkommodation. Ich muß dieselben für haltlos erachten, da ich ihm in seinen morphologischen Auffassungen (Muskeln, Ligamentum) und in seiner physikalischen Auffassung der Linse nicht beistimmen kann. Daß ich deshalb seine Untersuchung nicht für wertlos erachte, geht wohl aus dieser meiner Arbeit hervor.

Die Stärke des MÜLLER'schen und des CRAMPTON'schen Muskels variiert natürlich bei den einzelnen Arten, und sehr oft scheint es mir, daß der eine um so stärker ist, je schwächer der andere. Ein sehr gutes Beispiel hierfür liefern wohl die Eulenaugen: bei ihnen ist der CRAMPTON'sche Muskel kräftig, und nach der geringen Dicke der Hornhaut zu urteilen, ist die Hornhautakkommodation wohl ausgebildet. Dagegen ist der MÜLLER'sche Muskel so schwach, daß er schwer zu erkennen ist. Allerdings wird hierbei der Umstand mitspielen, daß er infolge der Tubusform des Auges sich mehr in proximodistaler Richtung als in Dicke entwickeln kann. Aber dies trifft auch für *Aquila* zu, wo trotzdem der MÜLLER'sche Muskel viel kräftiger und daher besser erkennbar ist.

Die Asymmetrie des Corpus ciliare ist für mich ihrer Bedeutung nach dann ziemlich klar, wenn ich die Asymmetrie des Linsenringwulstes als gegeben erachte (wie ich oben hervorhob, ist mir ihre Bedeutung nicht klar). Je dicker der Ringwulst, um so stärker muß der MÜLLER'sche Muskel entwickelt sein, daher ist das Corpus ciliare temporal (wo auch der Ringwulst dicker ist) meist breiter als nasal.

Die Bedeutung der Gefäße des Corpus ciliare kann mutmaßlich sowohl in der Transsudation von ernährender Flüssigkeit als auch

im Dämpfen intraokularer Druckschwankungen dienen; für ersteres spricht namentlich die dünne, rein epitheliale Wandung, doch ist auch letzteres keineswegs ausgeschlossen.

Nicht unerwähnt lassen möchte ich die Möglichkeit, daß die Gefäße in den lentalen Teilen der Falten durch Prallfüllung eine Versteifung (Erektion) der Falten selbst bewirken können. Die Prallfüllung könnte vielleicht im Moment der Kontraktion des Musc. MÜLLERI irgendwie intraokular bedingt werden. Weitere naheliegende, aber zu hypothetische Erörterungen können unterbleiben.

### Iris.

Die Iris der Vögel dürfte in physiologischer Hinsicht die größte Leistungsfähigkeit oder Beweglichkeit unter den Irides der übrigen Wirbeltiere haben, und man darf auch sagen, daß in entwicklungsgeschichtlicher Hinsicht der Organismus hier mehr geleistet hat als bei allen Wirbeltier-Irides. Denn die Entwicklung der Iris-muskulatur aus den ectodermalen Zellen der Pars iridiaca retinae, die ja vor einigen Jahren so sehr viel Aufsehen erregte, ist im Vogelaug am weitesten vorgeschritten nicht nur quantitativ, an Massenfaltung, sondern auch qualitativ: die Irismuskulatur ist pigmentfrei im Gegensatz zu der der Selachier und Amphibien, und sie ist quergestreift gegenüber der glatten Irismuskulatur aller sonstigen Vertebraten.

Das alles hängt natürlich aufs innigste miteinander zusammen.

Doch, merkwürdig! eben weil die Muskulatur hier ihrer physiologischen Aufgabe gemäß auch eine so erhebliche Entfaltung gewonnen hat, darum ist der Bau der Iris ein recht einfacher.

Fassen wir's daher kurz zusammen, was die Vogeliris als solche von den Irides anderer Wirbeltiere unterscheidet, so ist es Folgendes.

Auf das die distale Fläche bekleidende Endothel, welches sicher vorhanden, obgleich (wie bei allen Tieren) schwer erkennbar ist, folgt eine dünne Pigmentschicht, die meist auch in dünnen Schnitten ganz schwarz erscheint. Auf sie folgt eine dünne Bindegewebsschicht. Sie ist am dünnsten nahe dem Pupillarrande, wo sie oft gar nicht zu erkennen ist oder nur einzelne Fäserchen im Mikrotomschnitt sehen läßt. Sclerad wird sie etwas dicker, hier birgt sie auch einige Gefäße. Solche drängen sich auch in die Pigmentschicht hinein, und andererseits finden sich noch Pigmentzellen in der Bindegewebsschicht; besonders zahlreich fand ich sie bei *Motacilla*. Die

gegenseitige Abgrenzung dieser beiden Schichten ist daher nicht ganz scharf.

Nunmehr folgt der schon lange bekannte, mächtig entwickelte Sphincter. Zwischen seinen quergestreiften Fasern, die, wie Flächen-schnitte (*Strix*) lehren, rein circulär verlaufen, sind ganz geringe Bindegewebmassen eingelagert. Er ist, im Querschnitt gesehen, am Außenrande von proximal-scleral her abgescrängt, weil er sich ja in den Iriswinkel hineinfügen muß. Niemals berührt er mit seinen äußern Fasern die Sclera, was ja auch gar keine Bedeutung haben könnte, andererseits aber ist die den Außenrand bildende, von Binde-gewebe erfüllte Partie der Iris stets sehr schmal. Sie ist ja nur der äußerste Teil der erwähnten Bindegewebsschicht, die sich hier in den Iriswinkel zwischen Cornea und Sphincter hineindrängt. Von H. MÜLLER wird Wert gelegt auf die Feststellung, daß der Sphincter nur bei den Eulen die äußere Iriszone freilasse, bei den übrigen Vögeln aber nicht. Ich gestehe, bei *Strix* keine wesentlichen Unterschiede gegenüber *Motacilla*, *Rissa*, *Uria* und *Cereopsis* gefunden zu haben, und ich halte es für sehr wahrscheinlich, daß die von andern beobachteten Unterschiede größtenteils auf Verschiedenheiten in der Art der oben erwähnten postmortalen Zerreißen beruhen. Denn wir dürfen ja nicht vergessen, daß die Iris mit ihrem äußern Rande im konservierten Auge gewöhnlich nicht der Sclera anliegt, wie dies auch meine Figg. 4 u. 19 zeigen. Das dem Lebenden entsprechende Verhalten zeigt eben auch diesmal nur Fig. 13 von *Motacilla*.

Der proximalen Fläche des Sphincters liegt wohl bei allen Vögeln ein dünner Dilatator an. Über die Verschiedenheiten desselben bei den verschiedenen Arten macht H. MÜLLER eine Reihe interessanter Angaben, die viel Vertrauen erwecken. Doch erstrecken sich meine Untersuchungen auf diesen Gegenstand nicht. Neuerdings vermeldet GRYNFELTT, daß bei Nachtraubvögeln und bei der Taube der Dilatator besonders schwach entwickelt sei. Für die Taube gab dies schon H. MÜLLER an, bei dem sich noch mehrere spezielle Angaben finden.

Zwischen den einzelnen Muskelfasern finden sich Bindegewebsspuren, auch vereinzelt größere und kleinere Nerven und Gefäße. Mir scheint bei *Rissa tridactyla*, daß namentlich an der Grenzlinie von Sphincter und Dilatator Gefäßquerschnitte in größerer Anzahl getroffen werden. Doch mag dies auch verschieden sein, je nachdem, an welcher Stelle man den Schnitt führte. Im allgemeinen dürfte der Bau der Iris bei den verschiedenen Vogelarten mehr Übereinstimmungen als Abweichungen zeigen.

Über das Irisepithel, das tiefschwarz pigmentierte innere Blatt der Pars iridiaca retinae, ist kaum etwas zu sagen.

Ein Ectopium iridis — ein distad gewendeter Pupillarrand des der Iris — besteht im Vogelauge nach meinen Erfahrungen sicher nicht.

Als Funktionen der Iris kann ich nur die sehr ausgiebigen und schnellen sphincterischen und dilatatorischen Bewegungen annehmen. H. MÜLLER meint, der scleral gelegene Teil des Sphincters wirke auch auf die Linse, ja der Autor rechnet sogar hauptsächlich mit diesem Muskel zur Erklärung der Akkommodation. In diesem Falle stützt er sich jedoch auf keine anatomische Beobachtung (p. 27, i. d. ges. Schriften p. 181 „ . . . so wie ich auch anatomisch eine scharfe Grenze der beiden Muskelregionen nicht bemerkt habe . . .“), sondern nur auf die Art der am Lebenden erkennbaren Undulationen der Iris. v. PFLUGK nimmt die Ansicht MÜLLER's an, er spricht (p. 19) von „zwei Arten von Ringmuskelfasern, die sich zwar nicht auffallend anatomisch, aber durch ihre physiologische Funktion wesentlich von einander unterscheiden“. Daß ein auffallender anatomischer Unterschied nicht existiert, kann ich nicht nur bestätigen, sondern muß es bekräftigen: ich sehe nur einen einheitlichen Sphincter. Darum schreibe ich ihm auch nur eine einheitliche Funktion zu. Seine Einwirkung auf die Linse, die ja noch von niemand exakt bewiesen, von BEER aber strikte gelegnet wurde, nehme ich nicht an, 1. weil der Sphincter schon im Dienste der Irisbewegung steht, 2. weil die Linsenakkommodation durch einen ganz andern Muskeln bewirkt wird, 3. weil von der Iris bzw. dem Sphincter durchaus keine Zonula Zinnii-Fasern ausgehen. Das letztere können meine Figg. 4, 13 u. 19 beweisen, und selbst nach der ganz schematischen Textfig. 19 in v. PFLUGK's Arbeit ist es kaum der Fall.

So unabhängig die Linsenakkommodation vom CRAMPTON'schen Muskel ist, so unabhängig ist sie auch von den Muskeln der Iris.

### Chorioidea.

Über die Chorioidea kann ich mich wohl noch kürzer fassen als über die Iris; auch sie ist meiner Meinung nach im Vogelauge von sehr einfachem Bau. Mich wundert sehr, daß PAGENSTECHER vom Vorkommen von Muskelfasern in der Chorioidea spricht und sogar genaue Darstellungen vom Verlaufe derselben gibt. Übrigens ist

PAGENSTECHER, wie aus seiner Arbeit ersichtlich, nicht einmal der erste, der Muskelfasern in der Chorioidea gefunden haben wollte. Allerdings liegen diese Angaben schon weit zurück. Ich habe nie etwas von Muskeln in der Chorioidea gesehen; für mich ist die Chorioidea nur ein Konvolut größerer und kleinerer Gefäße, mit sehr wenig Bindegewebe und Chromatophoren dazwischen. Die größtenteils sehr weitlumigen Venen haben immer eine sehr dünne Wandung: außer dem Endothel nur eine Adventitia mit einigen eingelagerten Pigmentzellen. Charakteristisch ist also das Fehlen jeder Muskulatur. Dieser Gefäßbau, der beim Menschen schon bekannt ist, von mir aber auch sonst bei Säugetieren (*Orycteropus*), wie auch bei Selachiern gefunden wurde, und den ich in dieser Arbeit bereits für das Corpus ciliare beschrieb, ist jedenfalls in der Wirbeltierreihe weitest verbreitet. Ich habe mich früher auch schon über seine physiologische Bedeutung vermutungsweise ausgesprochen (1905, p. 777), möchte aber jetzt mehr Zurückhaltung hierin wahren, solange man nicht weiß, in welcher Verbreitung und in welcher Beschaffenheit Gefäßklappen an den Augengefäßen der Wirbeltiere vorkommen (vgl. GRYNFELT).

Die innerste Gefäßschicht der Chorioidea ist als Choriocapillaris ausgebildet. Sie ist pigmentfrei. Die Capillaren sind oft schwer zu erkennen, wenn nämlich die Gefäße kollabiert und ganz platt gedrückt sind; doch dürfte sie niemals fehlen. Untereinander sind sie durch eine gallertartige Zwischenmasse verbunden. Dadurch gewinnt die Choriocapillaris eine gewisse Selbständigkeit gegenüber der übrigen Chorioidea, der Vasculosa.

### Retina.

Die Form der Retinaschale schmiegt sich bei Vögeln immer derjenigen der Sclerotica sehr eng an. Die geringe Dickenabnahme der Sclera und der Chorioidea nach dem Äquator hin ist wegen der geringen Dicke beider „Membranen“ im Verhältnis zur Größe des ganzen Auges so unbedeutend, daß wir einfach die äußere Form des Bulbus, soweit er die Retina faßt, mit der der Retina identifizieren können.

Die Retina hat daher überall die Form einer Ellipsoidfläche mit nasotemporalem größtem Durchmesser, in seltenen Spezialfällen die einer Kugelfläche.

Wo sie eine Ellipsoidfläche ist, kann sie schon aus diesem Grunde

nicht mit allen ihren Teilen in deutlicher Sehweite von der Linse liegen, denn das kann bei dem Bau der Linse nur eine Kugelfläche. Es ist nun aber wohl kaum anzunehmen, daß im Vogelauge ebenso wie im Selachierauge der horizontale Meridian mit der „theoretischen Retina“ zusammenfällt, sondern die Verhältnisse liegen im Vogelauge sicher bedeutend komplizierter. Schon beim menschlichen Auge, das ja mit seiner proximalen Fläche etwa einer Kugelfläche gleichkommt, liegen bekanntlich die peripheren Teile der Netzhaut durchaus nicht in Bildweite von der Linse.

Beim Vogelauge, in welchem ja fast stets die Linse schief zur Scleraachse liegt, wird der am schärfsten eingestellte Netzhautbezirk dort zu suchen sein, wo die Linsenachse hinzeigt, d. h. allgemein vom Zentrum aus etwas temporad verschoben.

Diese Tatsache, die übrigens auch aus der Lage der Cornea erhellt, ist wichtig zum Verständnis der Faktoren, von welchen die Umgrenzung der Retina abhängt.

Die Retina reicht immer etwa bis zum Äquator oder, genauer gesagt, ein wenig darüber hinaus, jedoch mit einer bemerkenswerten Asymmetrie, die natürlich zu der des Corpus ciliare supplementär ist. Man könnte a priori denken, die Retina müsse temporad weiter ausgedehnt sein als nasad, weil jener Teil der stärker funktionell beanspruchte ist, doch ist es gerade umgekehrt. Daraus darf man folgern, daß die Umgrenzung der Retina von dem Umfange des Corpus ciliare abhängt. Dieses ist die Causa efficiens. Zwar ist zurzeit nicht restlos zu entscheiden (vgl. S. 209), welche Gründe die Asymmetrie des Corpus ciliare bedingen, doch müssen dies wichtige und mit der Akkommodation zusammenhängende Gründe sein, weil ja die Asymmetrie des Corpus ciliare mit der des Linsenringwulstes kongruiert.

Es mag befremden, daß die Retina, das eigentliche und ursprüngliche Sehorgan, so dem Akkommodationsapparate unterliegt, zumal die Kehrseite dieser Schlußfolgerung ist, daß die nasale Netzhautpartie in gewisser Ausdehnung nur als Lückenbüßer fungiert.

Doch gibt es eine weitere Tatsache, die diesen Gedanken bestätigt: In den Teleskopaugen erfährt die Retina eine ganz erhebliche Beschränkung ihres Umfanges, unbeschadet der Leistungsfähigkeit des ganzen Auges. —

Zur makroskopischen Anatomie der Retina des Vogelauges gehören auch die Foveae.

Über die Foveae haben wir eine interessante Zusammenstellung von CHEVITZ. Die Prinzipien über ihr Vorkommen bei Vögeln sind jedoch von CHEVITZ nur sehr kurz und nicht mit der Vollständigkeit hervorgehoben, welche möglich ist.

Das konstanteste Element ist eine etwa zentral oder ein wenig temporal gelegene Fovea, die CHEVITZ als Fovea nasalis bezeichnet (weil nasal vom Opticuseintritt gelegen). Sie fehlt nur bei den Eulen. Nach ihrer Lage ist es offenbar die Fovea des monokulären Sehens, welches bei den Eulen vermöge deren Augenstellung (so gut wie) fortfällt. Ihre Tiefe ist am geringsten bei den Hühnervögeln; erheblich ist sie bei einigen Sumpfvögeln, vor allem aber bei den Singvögeln. Als bloße Area, also ohne Vertiefung, kommt sie bei Vögeln kaum vor, im bedeutenden Gegensatz zu dem Verhalten in andern Tierklassen. Im allgemeinen wird es zulässig sein, die Tiefe der Fovea der Formen-Sehtüchtigkeit des Auges parallel zu setzen.

Außer der zentralen oder nasalen Fovea findet sich vielfach eine streifenförmige, auf welcher dann immer die nasale Fovea sitzt. Sie liegt im horizontalen Meridian. Sie findet sich ganz augenscheinlich besonders bei solchen Vögeln, die ihre Nahrung am Erdboden suchen: *Motacilla*, *Saxicola*, *Numenius*, *Recurvirostra*, *Totanus*, *Tringa*, *Haematopus*, *Limosa*, *Squatarola*, *Streptopelia*, *Charadrius*, *Vanellus* — und bei Schwimmvögeln: *Anser*, *Anas*, *Fuligula*, *Fratercula*, *Alca*, *Uria*, *Larus*.<sup>1)</sup> Namentlich bei den Bodenvögeln ist das Auftreten einer horizontalen, streifenförmigen Fovea wohl verständlich. Bei einigen fehlt ihr die Vertiefung, so daß sie nur als Area betrachtet werden kann.

Eine runde temporale Fovea, eine Fovea des binokulären Sehens findet sich relativ selten: außer bei den Eulen, wo sie die nasale ersetzt, nur bei einigen sehr schnellen und geschickten Fliegern, *Cypselus*, *Hirundo*, *Buteo*, *Sterna*. Immer ist sie von geringerer Tiefe als die nasale. Mithin scheint zum Fixieren von Gegenständen, wenn auch nicht ausschließlich, doch auch bei diesen Vögeln in erster Linie die Fovea des monokulären Sehens gebraucht zu werden.

Bei *Cypselus apus*, *Hirundo rustica*, *Sterna minuta*, *macrura* und *cantiaca* finden sich übrigens alle 3 Foveae vereinigt. So entfaltet

1) Von manchen Gattungen wurden mehrere Arten untersucht

also die Retina die größte Differenzierung in Foveae gerade bei den schnellsten Fliegern.

Ich bedauere sehr, daß ich CHIEVITZ' Beobachtungen nicht nicht in demselben Maße ergänzen kann wie seine Folgerungen. Die Fixierung des ganzen Auges in Formol mag wohl nicht geeignet sein, um die Fovea nach Aufschneiden des Bulbus noch regelmäßig erkennen zu lassen. In einigen Fällen fand ich eine Fovea, so bei *Corvus corone* eine zentrale, tiefe, bei *Syrnium aluco* eine temporale, tiefe. Ich glaube demnach, daß CHIEVITZ' Beobachtungen sehr genau sind, denn bei diesen Arten stimmt mein Befund genau überein mit dem des Autors bei den nächstverwandten Arten. Nirgends konnte ich mich von der Existenz einer streifenförmigen Fovea oder auch nur Area sicher überzeugen. Leider waren meine Ergebnisse auch negativ bei den großen Tagraubvögeln, dieser interessanten Gruppe, von der CHIEVITZ nur einen Vertreter untersuchen konnte (*Buteo vulgaris*), für welchen auch schon M. SCHULTZE (1866) 2 Foveae angab.

Doch bin ich so glücklich, bei *Podargus strigioides*, dem australischen Eulenschwalm, das Vorkommen einer temporalen Fovea vermelden zu können. Sie hat dieselbe extrem-laterale Lage wie bei den Eulen. Eine zentrale Fovea wird dieser Vogel sicher nicht besitzen, da ich sie sonst hätte finden müssen, bei der Deutlichkeit, mit der nicht nur die temporale Fovea, sondern deren ganzer Bezirk hervortrat. Neben den Eulen ist dann *Podargus* der einzige Vogel, der nur eine temporale Fovea besitzt, und hierin offenbart sich aufs neue die wunderbare Konvergenz seines Auges mit Eulenaugen.

Was meine Untersuchungen über die mikroskopische Anatomie der Retina betrifft, so mußten dieselben sehr lückenhaft bleiben, nicht nur aus dem selbstverständlichen und hauptsächlichsten Grunde, weil kein Mensch imstande ist, die Histologie der Retina in einer Arbeit erschöpfend zu behandeln, sondern auch, weil der größte Teil meines Materials, nämlich die Formolaugen, in keiner Weise zu mikroskopischen Studien verlocken konnte.

Um nun einige Vorstellungen über die Zahlenverhältnisse der gangliösen Elemente zu gewinnen, wird die folgende kleine Tabelle (s. S. 217) genügen können.



Species	Teil der Retina	Schmittdicke in $\mu$	Zahl der Gangl. opt.- Zellen pro $\frac{1}{10}$ mm Schmittlänge	Zahl der innern Körner pro $\frac{1}{10}$ mm Schmittlänge	Zahl der äußern Körner
<i>Motacilla alba</i>	zentral	5	50	266	60
"	peripher	5	4	40	20
<i>Sturnus</i>	zentral	5	30	240	60
"	peripher	5	7	26	8
<i>Uria troile</i>	zwischen Pecten und Peripherie	5	6	56	36
"	peripher	5	4	32	24
<i>Rissa tridactylus</i>	"	10	4	28	18
<i>Aquila chrysaetus</i>	dicht am Pecten	10	12	120	32
<i>Bubo maximus central</i>	zentral	5	6	66	28
<i>Syrnium aluco</i>	Fovea	5	12	40	36
"	dicht neben der Fovea	5	40	158	72
<i>Podargus strigioides</i>	Fovea	5	4	72	24 (Stäbchen) + 12 (Zapfen)
"	dicht neben der Fovea	5	32	120	16 (Stäbchen) + 4 (Zapfen)

Aus ihr ersieht man zunächst, daß die gangliösen Elemente<sup>1)</sup> vom Zentrum nach der Peripherie hin an Zahl abnehmen — wie wohl bei allen Tieren —, sodann erkennt man, daß die Tagvögel im Netzhautzentrum reicher an Ganglion opticum-Zellen und an lichtpercipierenden Elementen sind als die Nachtvögel. In den Ganglion opticum-Zellen verhalten sich damit die Vögel ebenso wie die Säugtiere (PÜTTER, 1903; FRANZ, 1909) und Selachier (FRANZ, 1903) — die Innervationsbezirke der Retina sind bei Tagtieren allgemein kleiner, ihr Distinktionsvermögen daher größer als bei Nachttieren bzw. Dunkeltieren, wie dies zuerst PÜTTER bezüglich der Wasser-säugetiere ausführte —, in den lichtpercipierenden Elementen bzw. deren Kernen, den äußern Körnern, verhalten sich die Vögel dagegen umgekehrt wie die übrigen Tiere. Sonst sehen wir nämlich immer bei Nachttieren eine erheblichere Zahl äußerer Körner oder — worauf es in den bisher vorliegenden Fällen immer hinauskommt — eine erheblichere Stäbchendichte. Nun ist das Verhalten der Vögel sehr leicht zu erklären, denn eine erheblichere Stäbchendichte sehen wir ja auch bei den Nachtvögeln, und sie kann gegenüber den Tagvögeln erreicht werden unter einer Reduktion der Zahl

1) Auch die innern Körner dürften zum weitaus überwiegenden Teile gangliöser Natur sein.

der Stäbchen plus Zapfen, weil ja die Stäbchen bei den Tagvögeln in so auffallender Minderzahl vorhanden sind. Die Vermehrung der Stäbchen bei Nachttieren dient, wie PÜTTER wohl sehr richtig erkannt hat, einer Erhöhung der Lichtempfindlichkeit.

Viele interessante Angaben über die Retina der Vögel finden sich in M. SCHULTZE'S (1866) und vor allem in W. KRAUSE'S Arbeit (1894), auf die ich hier verweise.<sup>1)</sup>

Ich habe Schnitte durch die Fovea von *Syrnium aluco* angefertigt, leider ermöglicht aber der Erhaltungszustand des formolkonservierten Gewebes nicht die Feststellung, ob in ihr Zapfen in größerer Zahl vorhanden sind als sonst in der Retina. Nach KRAUSE ist es der Fall. Die äußern Körner liegen hier etwa fünfschichtig, sind sämtlich kugelrund und ließen nicht entscheiden, inwieweit es Stäbchen- und Zapfenkörner sein mögen. Noch weniger ließ sich ein Unterschied an den percipierenden Elementen selbst erkennen. Im übrigen fand ich die Fovea bei *Syrnium* ähnlich jener, die KRAUSE von *Strix flammea* beschreibt, doch etwas tiefer.

Auch machte ich Schnitte durch die Fovea von *Podargus strigioides*, die mich wegen der hochgradigen Konvergenz dieses Auges mit Eulenaugen lebhaft interessieren müßten, und bei ihnen hatte ich etwas mehr Glück.

Zunächst weicht die Fovea dieses Vogels von der des Kauzes in bemerkenswerter Weise ab. Die Stäbchenkerne sind nämlich auch in der übrigen Retina selbst stäbchenförmig, so daß ein Kern immer die ganze Dicke der Schicht durchsetzt — ähnliches fand ich auch bei *Bubo*, sowie in manchen Teilen der Retina von *Haliaetus*. Während nun bei *Syrnium* die Schicht der äußern Körner in der Fovea an Dicke verliert, nimmt sie bei *Podargus* an Dicke zu, und zwar deshalb, weil die Stäbchenkerne hier noch länger werden. Dadurch sind sie hier länger als die Innenglieder der Stäbchen, und die Schicht bekommt eine Vorwölbung ihrer innern Begrenzungsfläche. Die Vorwölbung wird auch von der innern Körnerschicht mitgemacht, und diese verliert kaum an Dicke. Bei *Syrnium* verliert sie an Dicke, indem ihre innere Begrenzung sich einsenkt. Die Ganglion opticum-Schicht verliert bei *Podargus* mehr an Dicke als bei *Syrnium*; da jedoch bei *Syrnium* die innern Körner eine Grube bilden, bei *Podargus* aber eine Papille, so kann sich die Ganglion

1) Daß H. MÜLLER'S Angaben gut sind, brauche ich nicht zu sagen. Bezüglich der Vögel dürften sie aber meist überholt sein.

opticum-Schicht und mithin auch die die Oberfläche der Retina bei *Syrnium* tiefer einsenken als bei *Podargus*. Die Nervenfaserschicht reduziert sich ja fast auf Null, da alle Fasern, außer denen, die direkt die fovealen Elemente innervieren, die Fovea umgehen. Die Retina verdünnt sich in der Fovea bei *Syrnium* von 40 auf 25  $\mu$ , bei *Podargus* von 25 auf 15  $\mu$ . Der Durchmesser der Fovea beträgt bei *Syrnium* etwa 60  $\mu$ , bei *Podargus* etwa 40  $\mu$ . Ich konstatiere also bei dieser Gelegenheit zunächst, daß die Konvergenz zwischen Eulen- und *Podargus*-Auge sich nicht auf die Details im Bau der Fovea erstreckt. Weitere Unterschiede s. S. 140ff.

Was nun die Zapfenkerne bei *Podargus* betrifft, so sind dieselben ziemlich gut erkennbar, da sie der Membrana limitans externa (Membrana fenestrata) anhaften und im Gegensatz zu den Stäbchenkernen kurzelliptisch sind. Die Zapfenkerne nehmen bei *Podargus* in der Fovea retinae an Zahl zu. Die Stäbchenkerne tun das gleiche, jedoch nicht in demselben Verhältnis (No. 12 und 13 in vorstehender Tabelle).

Wie bei den Tagvögeln (nach M. SCHULTZE), so ist also auch bei den Nachtvögeln die Fovea in erster Linie eine zapfenreichere Stelle der Netzhaut.

Um die Zahlen der Kerne pro 1 qmm zu gewinnen, wird es genügen, die in obiger Tabelle genannten Werte mit 10 zu multiplizieren und dann den erhaltenen Wert zu quadrieren.

So erhalten wir für die zentralen Partien der Netzhaut von *Motacilla* 250 000 Ganglion opticum-Zellen pro qmm, und das ist eine enorme Menge. Stäbchen nebst wenigen Zapfen finden sich dort 360 000, gleichfalls eine ganz enorme Zahl. Bei keinem Tiere sind bisher auch nur annähernd ähnliche Zahlen festgestellt worden. Ähnliche Zahlen aber würde man sicher für die meisten Tagvögel erhalten. Bei *Bubo* erhält man 36 000 Ganglienzellen — das stimmt etwa mit einem Taghai (*Centrina*) überein — und 78 400 Stäbchen und Zapfen — das entspricht etwa einem Nachthai (*Galeus*). In der Fovea hat *Syrnium* 165 600 Perceptoren, *Podargus* 57 600 Stäbchen + 14 400 Zapfen = 72 000 Perceptoren pro qmm. Die Zahl der Ganglienzellen in der Fovea zu berechnen hat wohl wenig Wert, da die zu den fovealen Perceptoren gehörigen Ganglienzellen größtenteils außerhalb der Fovea selbst liegen dürften.

Das von mir selbst in GILSON'scher Flüssigkeit konservierte Augenmaterial habe ich wenigstens in einer Hinsicht zu Be-

obachtungen über den feinern, richtiger gesagt feinsten Bau der Retina verwertet. Als Zoologen mußte mich namentlich die feinste Struktur der lichtpercipierenden Elemente interessieren, zumal R. HESSE theoretische Anschauungen entwickelt hat, wonach gewisse Prinzipien im Bau dieser Elemente im ganzen Tierreiche herrschen.

In fast allen Sehzellen findet HESSE ein Element wieder: Neurofibrillen. Bei den Wirbeltieren findet er sie als spiralförmige Fasern, die sowohl in den Stäbchen wie in den Zapfen, in den Innengliedern wie in den Außengliedern nachweisbar sind. Gesehen wurden dieselben auch schon von RITTER und von KRAUSE, die jedoch nur sehr unvollkommene Darstellungen davon gaben. Ohne diesen Autoren das Prioritätsrecht streitig zu machen, wird man HESSE zugestehen müssen, daß er durch viel ausgedehntere Untersuchungen, bessere Methoden und theoretischen Ausbau der Beobachtungen das allgemeinere Interesse auf diese gewiß sehr bemerkenswerten Bildungen gelenkt hat.

HESSE trägt seine Entdeckungen mit großer Vorsicht und viel Selbstkritik vor und hat trotz der sorgfältigsten Arbeit, die ihm ein berechtigtes Selbstvertrauen einflößen durfte, bei seinen Lesern kaum etwas anderes als Mißtrauen erwartet.

Und wie steht es heute mit der Wahrscheinlichkeit der HESSE'schen Beobachtungen für den der Sache ferner Stehenden? Mit Ausnahme der Arbeit von SCHNEIDER sind m. W. keine Bestätigungen derselben ergangen, dagegen hat man mit elektiven Färbemethoden in den Netzhautelementen der Wirbeltiere wiederholt ganz andere Gebilde gefunden: den FÜRST'schen Apparat. Und HESSE's Darlegungen über die Wirbellosen haben manchen heftigen, bis jetzt unerwidert gebliebenen Angriff erfahren, indem von einigen Schülern BÜTSCHLI's in mehreren in der Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie veröffentlichten Arbeiten behauptet wurde, es gäbe bei den Articulaten keine Stiftchensäume, sondern das Rhabdom habe wabigen Bau. (Die Einzelheiten interessieren hier nicht.)

Ich war daher anfangs nicht überrascht, als ich auch in den Stäbchen und Zapfen der Vogelretina wabige Strukturen zu erkennen glaubte, bis ich meine Ansicht zugunsten HESSE's ändern mußte.

Daß zufällig gerade bei den Vögeln HESSE's Beobachtungen am lückenhaftesten blieben, erwähne ich nur nebenbei.

Es handelt sich, wie auch HESSE sehr richtig bemerkt, um Gebilde, die wegen ihrer Kleinheit hart an der Grenze des Erkenn-

baren liegen. Ich erlaube mir daher, in diesem Falle Kombinationsbilder zu geben; ihre Größe ist doppelt so groß, wie sie bei ZEISS Compens. Ok. 8, homog. Immers. Apocr. 1,30, Objektabstand 2 mm. Tubuslänge 160 mm, erscheinen, wenn man das Bild mittels Zeichenprismas auf den Arbeitstisch fallen läßt.

Die besten Resultate gewann ich bei *Uria troile*, der auch die folgenden Bilder entnommen sind. Gefärbt wurde mit Eisenhämatoxylin (HEIDENHAIN).

Fig. 20 auf Taf. 8 stellt ein auf diese Weise rekonstruiertes Stäbchen dar. Die sicherste Beobachtung ist die der einen Spirale im Außengliede (*agl*). Ich glaube sicher, daß es viele Stäbchen gibt, deren Außenglied nur eine Spirale birgt. In dieser Hinsicht kann ich denn auch RITTER'S Beobachtung am Rebhuhn bestätigen. Die Spirale wird sicher an dem zylindrischen Mantel des Außengliedes verlaufen, obwohl ich dafür keine ganz exakte Beobachtung vermelden kann.

Schon viel weniger sicher ist der Übergang der Spirale vom Außengliede ins Innenglied (*igl*). Die Trennung beider dürfte vielleicht nur auf einer postmortalen Zerreißung beruhen. Eine solche dürfte übrigens auch oft zwischen dem verdickten distalen und dem dünnern proximalen [dem Kern (*n*) genäherten] Teile des Innengliedes eintreten.

Sehr selten beobachtete ich eine Spirale im Innengliede, wie sie Fig. 20 zeigt. Viel häufiger hatte das Innenglied einen scheinbar wabigen Bau, auf den ich alsbald zu sprechen komme.

In manchen Fällen hatte ich den Eindruck, daß mindestens zwei Spiralen im Außengliede der Stäbchen vorkommen.

Es gibt auch Fälle, wo sich die Zahl der Spiralen im Außengliede nicht sicher erkennen läßt. In einem solchen Falle war das Stäbchen durchgerissen, und an dem Zerreißungsende traten mehrere Fäden hervor (Fig. 22). Es sind ihrer hier 4; daraus folgt aber nicht, daß 4 Spiralen vorhanden sind, es können auch weniger sein, so daß dann zwei Enden zu einem Faden zusammengehören.

Dann kommen Stäbchen vor, in welchen die Stäbchenwandung von einem enger- oder feinermaschigen Gitter eingenommen wird (Fig. 23 u. 24). Daß dasselbe der Wand anliegt, konnte ich sicher erkennen bei einem Stäbchen, dessen Außenglied im Präparat nach oben (dem Beschauer zu) gebogen und vom Mikrotommesser durchschnitten war. Ob ein Wabenwerk vorliegt oder ein Fadennetz,

läßt sich m. E. hieraus gar nicht entscheiden, denn das Gebilde ist zu klein. Ein dicht mit runden Löchern versehenes, gegen Licht gehaltenes Blech erscheint aus einiger Entfernung nicht wie von runden, sondern wie von sechseckigen Löchern durchbohrt. Doch nehme ich ein Fadennetz an, und zwar aus folgendem Grunde:

Auch das Innenglied der Stäbchen zeigt oft denselben Bau, und da beobachtete ich einige Fälle, wo aus durchgerissenen Innengliedern deutlich einzelne Fäden aus dem Gitterwerk heraustraten (Fig. 25 u. 26). Man darf wohl annehmen, daß das ganze Gitterwerk von solchen Fäden gebildet wird, die in irgendeiner Weise eng miteinander verschlungen sind. Ich möchte auf die in diesen Fällen beobachtete Dreizahl der Fäden hinweisen, die HESSE als allgemein vorhanden annimmt.

Ich komme zu den Zapfen (Fig. 21). Das Außenglied enthält bei Vögeln in sich wohl immer einen Faden, der in ein kleines, schwach färbbares Knöpfchen endigt. Nach RITTER und KRAUSE soll er weit spiralgewunden sein. Ich möchte annehmen, daß derartige Biegungen dieses Fadens, die auch ich sehr oft sah, immer postmortal sind und daß der Faden in Wirklichkeit gerade gestreckt ist.

Proximal vom Ellipsoid (*ell*) beobachtete ich in dem Zapfen immer mit mehr oder weniger Deutlichkeit das Gitterwerk, wie in Fig. 21 (*igl*) gezeichnet. Es liegt nun wohl die Annahme nahe, daß auch dieses Gitterwerk von Fäden gebildet wird.

Durch ein sehr zartes und sehr unregelmäßig auftretendes Wabenwerk (*w*) dürfte der Leib des Zapfens immer an der elastischen Hülle befestigt sein (wenigstens nach Fixierung).

Ein zweiter ellipsoidähnlicher Körper (*ell'*) dürfte in manchen, wenn nicht vielen Zapfen dicht am Kerne vorhanden sein.

Die Struktur der Kerne schien mir oft so, wie sie in Fig. 20 u. 21 *n* dargestellt ist. Charakteristisch ist die Anhäufung des Chromatins auf zwei Zentren, die vielleicht mit der ausgesprochen bipolaren Differenzierung dieser Zellen zusammenhängt. Nicht ganz Unähnliches beschreibe ich in meiner im Drucke befindlichen Arbeit <sup>1)</sup> bei *Orycteropus* unter den Säugetieren. Auch sah ich Kerne mit querfädigen Strukturen, namentlich wie sie von STÖHR in fig. 5 u. 6 seiner Arbeit vom Menschen dargestellt wurden: Chromatinringe, die den Kerninhalt an der Innenseite der Kernmembran umgürten.

1) In: Denkschr. Ges. Naturw. Med. Jena.

Da dies jedoch stets nur bei überfärbten Kernen der Fall war, die genaueres Detail nicht erkennen ließen, so gebe ich davon keine Abbildung.

Die Liniensysteme auf der Hülle (Scheide) der Stäbchen konnte ich oft, aber immer nur sehr schwach erkennen. Das liegt vielleicht daran, daß ich meist sehr lange tingierte und dann entsprechend scharf differenzieren mußte.

HESSE's Beobachtungen kann ich, wie aus Vorstehendem ersichtlich, in vielem, wenn auch nicht in allem bestätigen. HESSE legt besondern Wert auf die Konstanz der Dreizahl der Fäden — der Neurofibrillen, wie er meint — zugunsten der HELMHOLTZ'schen Dreifarbentheorie. Ich habe mich über diesen theoretischen Ausbau der Beobachtungen von seiten HESSE's schon früher (1905) in Kürze zurückhaltend geäußert. Die Zurückhaltung möchte ich auch jetzt wahren, da meine Beobachtungen unter sich wenig übereinstimmen und da ja von anderer Seite ganz andere Beobachtungen vermeldet wurden (FÜRST'scher Apparat). Vielleicht herrscht bezüglich der Spiralfäden doch mehr Variabilität als Konstanz, wie ja eine erhebliche Variabilität auch bei der Struktur der Stäbchenkerne von SCHAPER und in etwas anderer Weise von STÖHR angenommen wird. Vielleicht verdient auch die färberische und bis zu gewissem Grade cytomorphologische Übereinstimmung zwischen den Spiralen im Plasma und den Ringen im Kern eine Beachtung etwa im Sinne der GOLDSCHMIDT'schen Chromidienlehre.

Im Folgenden aber kann ich nach Gesagtem HESSE beipflichten:

1. Die Stäbchen und Zapfen enthalten fädige Gebilde.

2. Die Fäden zeigen vielfach Spiralwindungen.

3. Die Dreizahl der Fäden ist in manchen Fällen wahrscheinlich.

Dagegen muß ich auch daran festhalten, daß

4. in vielen Stäbchen nur eine Spirale vorhanden.

SCHNEIDER's Untersuchungen betrafen nur *Rana*. Er hat viel mehr gesehen, als ich ermitteln konnte, z. B. spiralige Fibrillen neben und proximal von den Kernen.

Eine Spirale in manchen Stäbchenaußengliedern sah ich auch bei *Motacilla*, wo jedoch die Beobachtung schwieriger war.

Ich habe auch die Retina von *Haliaetus* untersucht, aus einem Auge, das in MÜLLER'scher Flüssigkeit fixiert war. Hier schien das

Innenglied immer so rein wabig, daß man an ein Fädennetz nimmermehr glauben würde, und die Außenglieder der Stäbchen zeigten stets sehr ausgesprochen die oft beschriebene Plättchenstruktur, ja sogar deutlichen Zerfall in einzelne Plättchen. Sie sind hier offenbar sehr bröcklig. Wer nur dieses Präparat sähe, würde unbedingt die Spiralstrukturen leugnen. Aber im ganzen erscheinen die Feinheiten der Retina in diesem Auge doch viel weniger gut konserviert als in den oben erwähnten, mit GILSON'scher Flüssigkeit behandelten Augen, die ganze Retina ist in ihm auch aufs stärkste gefaltet; überhaupt sind die ganzen Augäpfel, so weit sie in MÜLLER'scher Flüssigkeit fixiert sind, sämtlich arg deformiert, und auch das Pecten ist in ihnen für makroskopische wie für mikroskopische Beobachtungen immer fast ganz untauglich. Ich kann die MÜLLER'sche Flüssigkeit für die Fixierung des ganzen Auges daher in keiner Weise empfehlen.

Formol ist für die Retina auch nicht gut. Die Stäbchen färben sich nach meinen Erfahrungen ziemlich homogen dunkel und lassen kaum Differenzierungen erkennen. Dennoch habe ich bei Betrachtung der fovealen Stäbchen des formolkonservierten *Podargus*-Auges den ziemlich bestimmten Eindruck gewonnen, daß hier in den Innengliedern Spiralwindungen fädiger Gebilde vorhanden seien. Wenn besser konserviertes Material von dieser Species vorläge, so könnte man daran wohl interessante genaue Beobachtungen machen.

Nur wenig habe ich über das Pigmentepithel der Retina zu sagen. Ob eine genaue Untersuchung desselben vom Vogelauge vorliegt, ist mir nicht bekannt. Ich finde die Zellen (*Uria troile*) mit deutlichen Zellgrenzen und mit großem Kern, dessen Zentrum eine Chromatinhäufung einnimmt. An der vitralen Seite trägt die Zelle eine große Zahl feiner Fortsätze, sie erinnert dadurch an einen mächtigen Besen.

Das Plasma des Zellkörpers hat eine sehr dünne basale Schicht und färbt sich im übrigen dunkler und läßt in dem dunklen Teile eine allerdings immens feine Streifung erkennen. Sie stellt gewissermaßen eine Verlängerung der Zellfortsätze in den Zellkörper hinein vor. Die Zellfortsätze konnte ich übrigens nur insoweit erkennen, wie sie mit Pigment erfüllt waren.

Nachdem ich 1908 eine kleine Studie über die im Bindegewebe gelegene, mesodermale (oder doch ectodermale?) Pigmentzelle veröffentlicht habe, möchte ich jetzt die Zelle des Pigmentepithels



mit jener Pigmentzelle vergleichen. Allerdings hatte ich dort lebensfrisches, hier fixiertes Material vor mir. Den Hauptunterschied kann ich wohl dennoch feststellen: er besteht darin, daß das Pigment selbst im Bindegewebe aus kleinen Körnchen besteht, im Pigmentepithel aber als zusammenhängende Masse den Zellfortsatz einnimmt. Während ich nun in den Bindegewebszellen die „Pigmentballung“ durch intracelluläre Pigmentkörnchen-Strömung erklärte, kann ich nach Gesagtem beim Pigmentepithel kaum etwas anderes als eine Verschiebung flüssiger oder halbflüssiger Pigmentmassen annehmen. Die Fortsätze sind vielleicht Röhren, wobei allerdings zweifelhaft bleibt, wo ihr Inhalt hingelangt, sobald sie sich mit Pigment erfüllen. Ob nun die Streifung des Zellkörpers auf einer Basalverlängerung der Röhren oder, wie bei den Bindegewebschromatophoren, auf dem Vorhandensein eines Stäbeskelets beruht, läßt sich aus meinen Präparaten nicht entscheiden, doch ist eigentlich das erstere wahrscheinlich. Denn wenn das Pigment nicht körnig, sondern flüssig oder halbflüssig ist, so können die Röhren nicht nur der Leitung des Pigments dienen, sondern sie bewahren zugleich die übrige Zelle vor Derangierungen durch die Pigmentbewegung, so daß ein Stäbeskelet sich erübrigt.

Merkwürdig ist, daß im *Corpus ciliare* und in der Iris das retinale Pigment allem Anschein nach aus ebensolchen Körnchen besteht wie sonst im Bindegewebe.

Noch eine Bemerkung an dieser Stelle: Daß wir im Vogelauge nie, auch bei Nachtvögeln nicht, ein *Tapetum lucidum* finden<sup>1)</sup>, dürfen wir damit erklären, daß die Retina bei den letztern eine erhöhte Empfindlichkeit für geringe Lichtstärken besitzt, obschon nach den jüngst von HESS ausgeführten Versuchen der Unterschied gegenüber Tagtieren und dem Menschen längst nicht so bedeutend scheint, wie man erwartet hätte.



---

1) SOEMMERRING bemerkt p. 51 seines Augenwerkes, Anm. 5: „*Tapetum cinereum in ulula descripsit ZIYX Comment. Soc. scient. Gotting. 1754, T. III, p. 191, quod avibus abnegat HALLER op. minor, Tab. III, p. 249.*“ Meines Wissens weiß kein Vogelkenner etwas von einem *Tapetum lucidum* bei Eulen, und ich kann hinzufügen, daß im Eulenie auch im *Podargus*-Auge die Chorioidea sich im Mikrotomschnitt als durchaus von der normalen Beschaffenheit erwies, also ein *Tapetum* den Nachtvögeln ganz bestimmt fehlt.

## Pecten.

In keinem Kapitel muß ich so sehr mit bisherigen Anschauungen brechen wie beim Pecten, dem berühmten Fächer im Auge der Vögel.

### Prinzipien des makroskopischen Baues.

Vor allem ist mit dem auf sehr oberflächlicher Vergleichung beruhenden Irrtum zu brechen, daß das Pecten „structura coronae ciliari simillimum“ (SOEEMMERRING) sei. Man weiß schon lange, daß der Fächer wellblechähnlich gefaltet ist. Eine Ausnahme macht, was ich bestätigen kann, nur der Fächer des Straußen. Er besteht (Fig. B—D, S. 85) aus einer ziemlich ebenen Platte, von welcher aus nach beiden Seiten Querplatten abgehen. Bezüglich der genaueren Beschreibung des Straußenfächers verweise ich auf den speziellen Teil (S. 84). Betreffs der wellblechähnlichen Faltung bemerke ich noch, daß der Fächer fast nie in sich rein parallel gefaltet ist — das trifft annähernd nur für einige Eulen und allenfalls für den Gänsegeier zu —, sondern das Gewöhnliche ist, daß die Falten distad oder lentad (linsenwärts) etwas konvergieren. Ferner pflegen sich die Falten, von der Seite her betrachtet, proximad wie distad hörschenförmig zu verzüngen; das liegt daran, daß ein Querschnitt durch die Mitte des Fächers dieses , durch den am weitesten distal sowie den am weitesten proximal gelegenen Teil aber mehr dieses  Aussehen hat.

Wichtiger als diese Differenzierungen sind diejenigen der distalen Kante oder des Firstes des Pectens. Meist sind die Falten am distalen Rande miteinander verwachsen, so daß man die gefaltete Lamelle, die den Hauptteil des Fächers bildet, erst nach Wegschneiden des distalen Randes in eine ebene Fläche ausziehen, glätten kann, oder, wie ich mich ausdrücke: das Pecten ist überbrückt. Die Brücke kommt, wie einige Arten zeigen, dadurch zustande, daß das gefaltete Blatt an seinem distalen Rande eine Randverdickung aufweist. Infolge derselben müssen ja die Falten hier mehr oder minder zusammengeschweißt werden. Die Brücke fehlt bei Eulen und *Podargus*, denn bei ihnen ist nicht nur das ganze Pecten, sondern im Verhältnis zu dessen schon geringer Größe auch die Randverdickung nur schwach entwickelt. Dann fehlt die Brücke wiederum bei *Haliaetus albicilla*, aber aus einem andern Grunde. Hier ist das Pecten so groß, daß die Falten auch bei verdicktem Rande noch nebeneinander Raum haben und eine Ver-

schmelzung nicht eintritt. Bei *Aquila chrysaetus* ist die Verschmelzung eben noch eine unvollkommene. Das Fehlen der Brücke bei Nachtraubvögeln ist also als geringe Differenzierung aufzufassen. Bei Tagraubvögeln ist es dagegen eine hochgradige Differenzierung, und dieser Fall reiht sich jenen andern, oben besprochenen an, wo die bedeutendere Größe des Auges eine stärkere Differenzierung gestattet.

Die Brücke war ja auch schon frühern Autoren bekannt. Noch niemand aber hat die feinen Differenzierungen derselben gesehen, welche sich in Form von lentad gerichteten Spitzchen und schneideartigen Aufsätzen auf der Brücke finden.

Die erste Andeutung davon ist schon darin zu erkennen, wenn die Brücke an ihrer distalen Seite lentad gerundet oder stumpf gekielt ist. Wird der Kiel schärfer, so ist der schneideartige Aufsatz da. In dieser Weise ist das Pecten bei so vielen Vögeln gekielt, daß ich bezüglich der Einzelheiten auf den speziellen Teil verweisen muß.

Erstreckt sich diese Differenzierung nicht auf die ganze Länge des Pectens, so gewinnt sie die Form eines Spitzchens. Dieses ist, wenn überhaupt, gewöhnlich in der Einzahl vorhanden und steht dann auf der längsten Falte, das ist entweder die erste (ventralste) oder eine der mittlern, nie aber (mit Ausnahme von *Podargus*) die letzte, wenn man vom ventralen oder richtiger ventral-lateralen (cilialem) Ende nach dem dorsalen (dorsal-nasalen oder neuralen) Ende<sup>1)</sup> zählt. Mitunter erscheint das Spitzchen als eine Ausziehung des Kiels, häufiger hat es mehr Selbständigkeit.

Auch die Spitzchen zeigen, daß die bedeutendere Größe des Auges eine stärkere Differenzierung gestattet. Man findet sie bei den Tagraubvögeln, Nachtraubvögeln, Singvögeln immer vorwiegend bei den größern Arten.

Zwei Spitzchen fand ich bei *Aquila chrysaetus* und *Haliaeetus albicilla*. Von letzterer Art konnte ich mehrere Exemplare untersuchen, und es zeigten sich dann allerdings (wie bei fast allen Arten) Variationen: andere Exemplare hatten nur ein Spitzchen auf dem Pecten.

Bei *Corvus corax* wurde ein nicht sehr großes Spitzchen beobachtet, aber im Mikrotomschnitt war zu erkennen, daß zu dem

---

1) Ciliale = dem Ciliarkörper zunächst gelegen. Neural = dem Sehnervenstiel zunächst gelegen.

einen noch viele kleinere, erst mikroskopisch sichtbare Spitzchen hinzukommen, die alle in einer Reihe stehen (Fig. 32 auf Taf. 9). Ähnliches habe ich auch bei *Corvus corone* schon makroskopisch gezeichnet (Fig. F<sup>4</sup>). Man sieht also in weiter Verbreitung eine Neigung zur Spitzchenbildung vorhanden.

Die merkwürdigste Bildung fand ich bei *Bubo maximus*. Das Spitzchen ist hier (Fig. G<sup>3</sup>, S. 150) in einen langen fingerförmigen Fortsatz ausgezogen, der an seinem Ende sogar in ein Knöpfchen übergeht. Hier ist also die größte formbildende Potenz entfaltet, andererseits besteht aber auch bei dieser Art die größte Variation: bei einem zweiten Exemplare des *Bubo maximus* fehlte der Fortsatz ganz (Fig. H<sup>3</sup>).

Trotz der Variationen sind die gegen die Linse gerichteten Spitzchen eine so auffällige Erscheinung, daß sie nicht ohne funktionelle Bedeutung sein können. Schon sie legen den Gedanken nahe, daß das Pecten als Sinnesorgan fungiert gegenüber Reizen, die von der Linse her kommen. Das wären die bei der Akkommodation entstehenden, hydrodynamischen Druckschwankungen im Glaskörperraume, Druckschwankungen, die mit Schwankungen des hydrostatischen Druckes nicht zu verwechseln sind und übrigens viel zu fein sein mögen, als daß man sie auf mechanischem Wege nachweisen könnte.

Den Beweis dieser Vermutung kann aber erst die mikroskopische Untersuchung erbringen.

#### Mikroskopischer Bau des Pectens.

Ich habe über diese Untersuchungen bereits an zwei Stellen vorläufige Mitteilungen gegeben, auch habe ich meine ersten Präparate in Stuttgart 1908 der Deutschen Zoologischen Gesellschaft demonstriert. Dabei habe ich erfahren, daß sie nicht leicht zu demonstrieren sind. Erst nach längerem Zusehen konnte mancher die Kölbchen und die Härchen, die ich zeigen wollte, erkennen. Nun, das wundert mich nicht, denn die ganz winzige Kleinheit der nervösen Endorgane macht die Beobachtung sehr schwierig, und auch ich brauche meist eine halbe Stunde, bis ich sie bei starken Vergrößerungen erkenne, auch genügt eigentlich nicht die Betrachtung einer einzigen Stelle des Präparats, sondern nur das wiederholte Durchsehen ganzer Schnittserien führt zu der absoluten Gewißheit. Jeder, der etwa die Stäbchen und Zapfen der Retina einmal genau untersucht hat, wird wissen, wie viel dabei auf genaueste Orientierung des Paraffinblockes und dünne Schnitte an-

kommt. Bei den sehr viel kleinern Oberflächengebilden des Pectens gilt das in vervielfachtem Grade, und dabei ist man hinsichtlich der Schnittrichtung fast ganz auf den Zufall angewiesen, wegen der gekrümmten Oberflächen. Nachdem ich nun die Zahl der Präparate noch erheblich vergrößert habe, kann ich mit Bestimmtheit sagen: Alle jene Gebilde, die ich s. Z. schon beschrieb, sind wirklich vorhanden, die Härchen, die Kölbchen und der Zusammenhang mit der Faser. Ich hatte damals überhaupt nicht zu viel gesehen, sondern noch zu wenig.

Ich habe dann auf eine von sehr geschätzter Seite gekommene, briefliche Anregung hin lange geprüft, ob jene Gebilde wirklich gangliöser Natur sind oder vielleicht gliöser Natur, und ich habe auch das letztere eine Zeit lang geglaubt, bis ich doch zu meiner ersten Auffassung zurückkehren mußte. Der Vergleich mit den gleichwertigen Gebilden der Retina in meinen Präparaten, sodann der Bau der Endorgane selbst und ihre Gruppierung, alles dies läßt kaum eine andere Deutung zu, als daß wirklich sensible Endorgane vorliegen. Allerdings habe ich davon Abstand genommen, das Pecten mit den elektiven Methoden, die in der Neurobiologie üblich sind, zu behandeln. Ich gestehe, daß ich hierin einen mir selbst peinlichen Mangel erblicke, doch glaube ich, mein Vorgehen ist in diesem Falle berechtigt. Einmal kann man bekanntlich schon mit dem Eisenhämatoxylin in der Nervenhistologie mancherlei erreichen, sodann bin ich in die elektiven Färbmethoden bis jetzt sehr wenig eingearbeitet, ich würde also mit noch größern Schwierigkeiten zu kämpfen haben als der geübte Neurohistologe, der ja selber noch nicht wissen kann, auf welchem Wege dem Pecten am besten beizukommen ist. Endlich ist vielleicht die restlose Beschreibung des Pectens eine ebenso umfangreiche Aufgabe wie die der Retina, ich müßte also, wenn ich mich mit ihr befassen wollte, die Arbeit auf Jahre hinaus verzögern. Das schien mir aber diesmal nicht angebracht, weil die Untersuchung des Pectens hier doch nur ein Teil eines größern Ganzen ist. Sollten mir außer Unvollkommenheiten der Bearbeitung, deren ich mir bewußt bin, auch Irrtümer untergelaufen sein, so darf ich doch hoffen, einige nicht unwichtige und zu weitem Forschungen anregende Mitteilungen über das Pecten zu machen. Auch der feinere Bau der Retina und die Bedeutung ihrer Teile wurde nicht auf einmal erkannt.

Soviel wollte ich vorausschicken für den, der meine Untersuchung nicht nachprüfen kann.

Als Quer- oder Transversalschnitte durch das Pecten bezeichne ich solche, die alle Falten quer treffen (Fig. 27 u. 28), als Flachschnitte oder Sagittalschnitte — Fig. 28 ist ein solcher, durch die Wurzel des Pectens gelegter — diejenigen, welche durch die Hauptebene des Pectens gelegt sind. Schnitte, deren Richtung senkrecht zu den beiden vorigen ist, mögen dann Frontalschnitte heißen. (Es liegt bei der Wahl dieser Ausdrücke die Vorstellung zugrunde, daß man das Pecten mit einem ganzen bilateral-symmetrischen Organismus vergleichen kann. Das distale Ende wäre dann das rostrale, das proximale das caudale. Dorsal und ventral sind schon ungefähr durch die natürliche Lage des Pectens gegeben.)

Ein reiner Frontalschnitt ist ein solcher, welcher nur eine Falte ihrer Länge nach trifft. Reine Frontalschnitte erhält man nicht oft, weil die Falten einander nicht ganz parallel laufen, sondern konvergieren. Eine Serie von Frontalschnitten kann daher, streng genommen, nur einen reinen Frontalschnitt enthalten, alle übrigen Schnitte der Serie sind dann Schiefschnitte, die zwischen der Frontal- und Transversalrichtung liegen. Einen solchen Schnitt stellt Fig. 30 von *Uria troile* bei schwacher Vergrößerung und (wie auch die beiden letztgenannten Figuren) etwas schematisiert dar. Aber auch Fig. 31 ist kein ganz reiner Frontalschnitt, er schneidet die Falten bereits in einer einmal umgebogenen Wellenlinie. Einen nicht ganz reinen Sagittalschnitt stellt Fig. 32 dar.

### Nervöse Bestandteile des Pectens.

#### a) In der Wurzel des Pectens.

Wir sehen in Fig. 30, Taf. 9 (*Uria*) den quer durchschnittenen Sehnerven (*no*) (derselbe zieht sich bekanntlich unter der ganzen Länge des Pectens hin). Er steht unmittelbar mit der Netzhaut (*r*) in Verbindung. Der Fächer (*p*) steht genau auf ihm.

Zur Ergänzung betrachte man genauer den bei noch schwächerer Vergrößerung gezeichneten Sagittalschnitt durch die Wurzel des Pectens von *Aquila chrysaetus*. In ihm ist der Sehnerv (*no*) in der ganzen Breite, die er erreicht, getroffen (jedoch nicht seine als „Augenblasenstiel“ bezeichnete Verlängerung craniad, weil er ja schief an die Sclera herantritt), und wir sehen ihn auch hier in Zusammenhang mit der Retina (*r*). Die Falten des Pectens (*p*) stehen direkt auf ihm (*ch* die Faserschicht der Chorioidea, die, wenn über-

haupt, höchstens in ganz außerordentlich reduzierter Stärke den Sehnerven netzartig durchsetzt; *knp* der Scleraknorpel). Ein Stück vom linken Ende der Figur gibt die beistehende Textfigur wieder. (*g* Gefäße, *n. f* Nervenfaserschicht, *g. o* Ganglion opticum, *i. r* innere reticuläre Schicht, *st, z* Stäbchen und Zapfen, *p* Pigmentepithel der

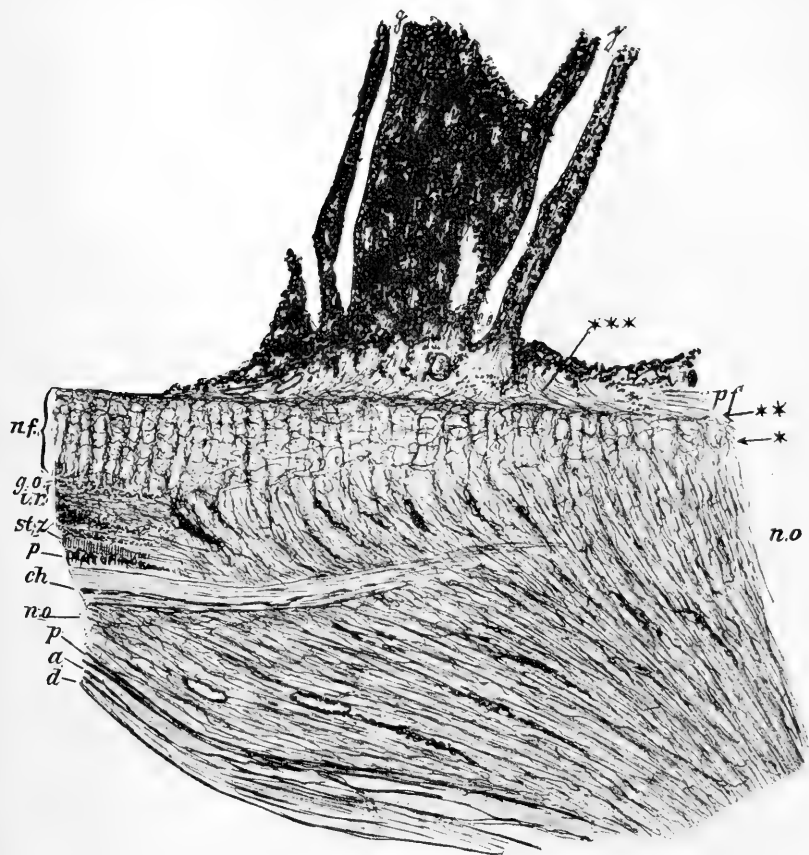


Fig. V<sup>4</sup>.

Sagittalschnitt durch die Wurzel des Pectens von *Aquila chrysaetus*.

Retina, *ch* Chorioidea, *n. o* Nervus opticus, *p* Pia, *a* Arachnoidea, *d* Dura mater des Sehnerven, letztere setzt sich in die Sclera fort.)

Nun könnte es zwar scheinen, als sei überall eine Abgrenzung des Pectens gegen den Nervus opticus vorhanden, die Falten wurzeln überall in einer „Pectenfaserschicht“ (*pf*), und sie ist tatsächlich gegen den Sehnerven für den ersten Anblick abgegrenzt.

Daß dennoch das Pecten zum Sehnerven gehört und nicht zur Chorioidea, beweisen mir schon Schnitte mit VAN GIESON'scher Färbung. Alles Bindegewebe der Sclera und Chorioidea färbt sich rot, auch die in den Sehnerven eindringenden Septen von seiner bindegewebigen Scheide. Gelb aber färbt sich die Grundmasse des Sehnerven, die Retina und die Pectenfaserschicht samt den Wurzeln der Pectenfallen. Erst weiter distad nimmt wieder Rot zu, weil die Gefäßwandungen sich rot färben (gleich der Membr. limitans interna retinae). Wer solch ein Präparat gesehen hat, wird gar nicht mehr leugnen können, daß Pecten und Sehnerv ganz eng zusammengehörige Gebilde sind. Der nervöse Charakter des Pectens ist also leicht zu erkennen. Schwerer zu verstehen ist der feinere Bau.

Mit der Abgrenzung beider Teile — Sehnerv und Pectenfaserschicht — hat es folgende Bewandnis. Das Gewebe des Sehnerven unter der Pectenfaserschicht ist gröber als das der Pectenfaserschicht selbst. Es ist ungefähr dem der Nervenfaserschicht der Netzhaut zu vergleichen, dasjenige der Pectenfaserschicht aber eher dem der innern plexiformen Schicht. Zu diesem Unterschiede zwischen Sehnerv und Pectenfaserschicht kommt ein zweiter: Wie aus der Textfigur (*Aquila chrysaetus*) ersichtlich, überwiegt im Sehnerv proximal von den Falten des Pectens vor allem eine Struktur, die vertikal zur Pectenfaserschicht orientiert ist (\*), also eine Radiärstruktur, in der Grenze der Pectenfaserschicht aber (\*\*\*) verlaufen fast ausschließlich zirkuläre Fasern, und aus dieser Grenzlinie begeben sich dann feinste Fäserchen (\*\*\*) in die Falten des Pectens hinein. Sie selbst sind übrigens sehr oft gar nicht zu erkennen, dann aber errät man doch ihren Verlauf aus den feinen Strukturrichtungen der Grundsubstanz. Alle diese Verhältnisse werden noch dadurch verdeutlicht, daß in der Grenzlinie besonders viele Zellkerne liegen (eine Kernzone); daß überall in der Pectenfaserschicht die Zellkerne, die ja meist länglich gestreckt sind, in der Mehrzahl sich mit ihrer Längsrichtung der Richtung des Faserverlaufes anschmiegen; daß größere und kleinere Gefäße nur der Pectenfaserschicht eigen sind und daß auch sie, so oft sie im Schnitt der Länge nach getroffen sind, ein Sichanschmiegen an den Faserlauf verraten.

Wie aus Textfig. V<sup>4</sup> ersichtlich, gibt es jene radiären Strukturen des Nervus opticus auch noch in der Nervenfaserschicht des Sehnerven (links in der Figur), wenn auch, wie ich hier bemerken will, nur in nächster Nähe des Pectens. Sie machen hier einen den



MÜLLER'schen Stützfasern ähnlichen Eindruck, doch sind sie stärker. Der Unterschied ist wohl nur ein relativer, dennoch bemerkenswerter.

Fig. 33 auf Taf. 9 ist einem Schnitt entnommen, welcher einer Sagittalschnittserie des Uhupectens entstammt, jedoch bereits soweit am Ende der Serie liegt, daß er das Pecten selbst nur noch zum kleinsten Teile traf, wohl aber noch die Pectenfaserschicht (*pf*), ferner (natürlich) die Sehnervenfaserschicht (*n.f*) und die Retina mit ihrer innern reticulären Schicht (zu unterst). Die Konservierung war in Formol, die Färbung mit Eisenhämatoxylin. Es ist nicht gesagt, daß die Struktur bis ins kleinste der Wirklichkeit entsprechend konserviert war<sup>1)</sup>, aber mehr als die Textfig. V<sup>4</sup> läßt diese Figur schon erkennen. Wir sehen vor allem eine hochgradige Ähnlichkeit zwischen der Pectenfaserschicht und der innern reticulären. Beide erscheinen hier homogen gefärbt, die Kerne in beiden sind von gleichem Aussehen.

Jene vertikal zur Pectenfaserschicht gerichteten Strukturen scheinen hier (*fas*) nur diese Schicht (*pf*) mit der innern reticulären (*i.r*) Schicht zu verbinden, indem sie die Nervenfaserschicht (*n.f*) durchsetzen.

Ferner sehe ich jedoch, wie sie an der obern und untern Aufpinselung feine Fäserchen in die beiden Schichten entsenden. Diese werden nur dann erkennbar, wenn mit Eisenhämatoxylin scharf gefärbt wird.

Daß in der Grenze der Pectenfaserschicht ein zirkulärer Verlauf herrscht, und sich dann erst wieder die Fasern in die Pectenfallen hinein erheben, wurde schon gesagt. Eigentlich ist das nichts Merkwürdiges, denn es muß so sein. Der Sehnerv bildet dicht an der Außenseite der Sclera ein Band, das wie ein Segel auf dem Bulbus steht. Würde man es in das Augeninnere hinein verlängern, so müßte es das Pecten der Fläche nach halbieren. Wo also der Sehnerv ins Pecten übergeht, da müssen die einzelnen Fasern fast alle ihre bisherige Verlaufsrichtung ändern und ein Stück weit zirkulär, parallel zur Netzhaut laufen, sonst könnten sie nicht zu den Falten des Pectens gelangen.

1) Die Sache liegt jedenfalls so, daß der nackte Achsencylinder sowie auch die Glia substanz gefärbt sind, beide aber wegen mangelhafter Konservierung sich nicht mehr gut voneinander trennen lassen. Das Eisenhämatoxylin hat in meinen Präparaten fast immer die Achsencylinder gefärbt. Verklebungen aber waren bei Formolkonservierung oft eingetreten.

Wir sehen das Umbiegen der Fasern schon in Textfig. V<sup>4</sup>, ferner in Fig. 33, wenngleich es hier nicht allzu deutlich war. Vor allem möchte ich jetzt auf Fig. 34 hinweisen. Sie stammt vom Auge von *Uria troile*, fixiert in GILSON-Lösung, gefärbt nach HEIDENHAIN. Die Figur ist derselben Schnittserie wie Fig. 30 entnommen, wenn auch nicht demselben Schnitt, und entspricht der mit \* in Fig. 30 bezeichneten Stelle. Wie aus dem Vergleich beider Figuren ersichtlich, gehört in Fig. 34 die Partie zwischen den beiden Gefäßen (*g, g*) zur Pectenfaserschicht (*pf*), während darunter der Nervus opticus liegt (*n. o*). Die Abgrenzung beider gegeneinander ist hier nicht so scharf wie vorher bei Formolkonservierung. Immerhin erscheint das Gewebe im Sehnerven (*n. o*) gröber als in der Pectenfaserschicht (*p. f*). Die einzelnen Nervenfasern in ihm kann ich nicht sicher von der Glia substanz unterscheiden, weil sie nicht der Länge nach getroffen sind, sicher aber sind beide gefärbt, da auch in der Nervenfaserschicht der Retina alle Achsencylinder erkennbar sind. In der Pectenfaserschicht sind nun, weil die Grundsubstanz feiner ist, die schon erwähnten feinen Fasern gleichfalls gut und in großer Zahl zu erkennen. Ihr Verlauf entspricht genau dem schon vorher im Formolpräparat erkannten, doch sind sie hier vollständiger erkennbar: wir sehen speziell in Fig. 34 zwischen den beiden großen Blutgefäßen drei Verlaufsrichtungen: so  $\Rightarrow$ , so  $\nearrow$  und so  $\searrow$ . In der Grenze von Pectenfaserschicht gegen Retina verlaufen sie eben circular, weiter nach dem Pecten hin erheben sie sich aus dieser Ebene und streben in die Pectenfallen hinein.

Es ist sicher wichtig, daß ich diese stark vergrößerte Abbildung gebe. Den Verlauf der Fasern in die Pectenfallen hinein aber erkennt man, wie ich nochmals hervorheben möchte, am vollständigsten aus solchen Präparaten und bei solchen Vergrößerungen, wo nicht jede kleinste Struktureinheit erkennbar ist. Denn die ganze Gewebstruktur unterliegt dem Verlaufe der Nervenfasern.

Die Verhältnisse liegen tatsächlich so klar, daß man die Wahrheit fast schon aus frühern, unrichtigen Darstellungen ablesen könnte.

Nicht allzuviel folgt aus der Arbeit von MIHALKOVICS. Der Kamm sitzt nach diesem Autor dem Sehnerven auf und hängt direkt nirgends mit der Chorioidea zusammen. Doch sollen die Nervenfasern des Opticus, bevor sie zur Retina gelangen, ein Netz von Bindegewebsfasern durchziehen, welches Chorioidea und Pecten ver-

bindet. Die Fasern habe auch ich soeben beschrieben. Um andere kann es sich nicht handeln. Bindegewebig sind sie aber nicht.<sup>1)</sup>

DENISSENKO sah dieselben Bindegewebsfasern und durchaus mit Recht erweitert er die Angabe von MIHALKOVICS dahin, daß dieselben sich nicht auf die von M. angegebene Stelle beschränken, sondern auch in die Substanz des Opticus dringen und ferner auch seitwärts von diesem nach der Netzhaut gehen und in ihr bis zur Ganglienzellenschicht (und, was ich nur für den unmittelbaren Rand des Foramen opticum bestätige, zu den Körnerschichten) vordringen. Verf. hält sie — für Lymphröhren! Ich kann keinen Beweis für seine Ansicht darin erblicken, daß bei einer „gewaltsamen Injektion“, bei der die Blutgefäße platzten, das Extravasat dem Verlauf dieser Fasern folgte. Die Abbildung, fig. 4 des Verf., muß ich für sehr ungenau erklären, womit nicht gesagt sein soll; daß DENISSENKO nicht sehr sorgfältig gearbeitet hätte.

Besonders interessant ist eine Angabe von BEAUREGARD (1876), der auch diese Fasern gesehen hat, ja er sagt geradezu, daß diese Fasern die Substanz des Pectens liefern. Es wird gebildet „von den Bindegewebestrabekeln, die die Masse des Sehnerven durchsetzen“. Es ist mir aber nicht zweifelhaft, daß er die ectodermale Natur dieser Fasern verkannt hat.

#### b) In den Falten des Pectens.

Will man die Fasern weiter in den Falten des Pectens verfolgen, so stößt man zwar auf große Schwierigkeiten, die in der überwiegenden Menge von Gefäßen und in dem Vorhandensein von vielem Pigment liegen. Dennoch kann man an geeigneten Bildern alles Wichtige erkennen, und man darf einfach sagen, die „farblose Gallertmasse“ (MIHALKOVICS), welche alle die sparsamen Zwischenräume zwischen den Blutgefäßen erfüllt, besteht nur aus nervösem Gewebe.

Fig. 35 ist einem Sagittalschnitt vom Pecten des Uhu entnommen und stellt eine Partie zwischen zwei Gefäßlumina (*g* und *g*) dar. Von den Gefäßen sieht man Blutzellen (*bz*), das Endothel (*e*) und die eigentümliche Wandung, auf die ich noch zu sprechen komme. Dazwischen liegen die Fasern (*fas*), ein Stück weit zwischen Pigmentkörnern (*p*) und Zellkernen (*n*, *n*) erkennbar. Von den letztern

1) MIHALKOVICS verweist auf Abbildungen, die in den Abhandlungen der ungarischen Akademie zu Pest erscheinen sollen. Ich konnte sie nicht erlangen.

sehe ich übrigens hier 2 Arten, längliche und viel größere, runde; beide sind in der Figur dargestellt. Die letztern sind wohl identisch mit denen „ in Fig. 36, von *Uria troile*, nach Fixierung in GILSON'scher Lösung. Auch in diesem Präparat sehe ich außer Kernen von dieser Art noch sehr viele von der länglich gestreckten Art, und es macht wohl nichts aus, daß gerade in dieser Fig. 36 kein solcher gezeichnet ist. *fas* sind hier wieder die Fasern.

Im allgemeinen halte ich die Fig. 36, weil nach sublimatfixiertem Material gezeichnet, für wichtiger als Fig. 35 (Formol). Denn sahen wir schon oben, daß das GILSON'sche Gemisch andere Bilder des feinern Aufbaues gibt als das Formol, so werden wir dies alsbald aufs neue erfahren und dabei zuverlässig erkennen, daß das Formol in der Fixierung der Faserverhältnisse hinter dem Sublimatgemisch zurücksteht.

Betreffs der Falten des Pectens habe ich hier nur noch auf eins hinzuweisen: So dicht wie die Gefäße hier liegen, ist es selbstverständlich, daß viele bis unmittelbar an die Oberfläche treten, und dann findet man auch Stellen, wo sie vom Glaskörperaume nur durch eine sehr dünne Schicht nervöser Gewebsmasse getrennt sind. Dann springen wohl die Kerne, weil sie dicker sind als diese Schicht, etwas in den Glaskörperaum vor, und nur darum kann es manchmal scheinen, als seien die Falten des Pecten von einem Plattenepithel überzogen. In Wahrheit kann davon keine Rede sein.

### c) Im First des Pectens.

Der erste Blick auf eine der schematischen Figg. 30, 31, Taf. 9 genügt, um darüber aufzuklären, wie die Fasern in der Brücke des Pectens verlaufen. Sie streben überall aus den Falten lentad und suchen an die Oberfläche zu dringen. Sie sind hier so deutlich zu sehen, weil die Gefäße ihnen gegenüber hier an Masse bedeutend zurücktreten. In Fig. 30 ist auch angedeutet, daß manche Faserbündel durch diesen Schnitt der Quere nach oder schief getroffen wurden. Es ist dies ganz natürlich, Umbiegungen der Fasern müssen ja auch hier vorkommen, aus ähnlichen Gründen wie in der Wurzel des Pectens. Bei GILSON'scher Fixierung kann man jede einzelne Faser ganz genau erkennen, mag sie sich der Länge nach oder im Querschnitt präsentieren.

## d) An der Oberfläche des Pectens.

Höchst interessant sind nun die Bildungen, welche sich an der Oberfläche des Pectens finden. Ich habe sie früher (1908a) als Kölbchen und als Härchen beschrieben. Wir werden sie beide wiederfinden, dabei aber eine enge Beziehung zwischen beiden konstatieren.

An den beiden Figg. 38 und 39 auf Taf. 10, an welchen wir nochmals den lentad strebenden Verlauf der Fasern und der Zellkerne erkennen, sehen wir die Fasern an der Oberfläche der Pectenbrücke in Kölbchen (*ko*) übergehen (GILSON-Lösung, HEIDENHAIN).<sup>1)</sup> Die Figuren sind stark vergrößert, und es handelt sich bei den Kölbchen um winzig kleine Gebilde. Doch habe ich mich mit absoluter Gewißheit davon überzeugt, daß sie nicht nur vorhanden sind, sondern auch mit je einer Faser in Verbindung stehen.

Solche Kölbchen finden sich übrigens nicht nur auf der Brücke des Pectens von *Uria troile*, sondern auch, wenngleich spärlicher, an den Falten desselben (Fig. 40 *ko*), ferner kann man aus Fig. 34 *ko* erkennen, daß sie selbst ganz nahe der Wurzel des Pectens nicht fehlen.

Die Kölbchen und den Zusammenhang mit der Nervenfasern habe ich ja schon früher nach formolfixiertem Material beschrieben, und zwar beim Uhu (*Bubo maximus*), bei welchem sie von verschiedener, aber im allgemeinen ziemlich bedeutender Größe sind (*ko* in Fig. 43). Ferner kann ich jetzt auch ihr Vorkommen bei *Haliaeetus* vermelden, Fig. 41 und 42 *ko* (nach Formolmaterial), die Kölbchen sind bei ihm etwas mehr länglich gestreckt. Allerdings so scharf wie nach Fixierung mit GILSON'scher Lösung sind die Kölbchen und vor allem ihr Zusammenhang mit der Nervenfasern in den Formolpräparaten nicht zu erkennen, und zwar aus folgendem Grunde nicht: Das Fasergewebe in der Brücke des Pectens erleidet in Formol überhaupt wesentliche Änderungen. Es scheint, als wenn

---

1) Bei der ganzen Schnittserie machte ich anfangs die merkwürdige Erfahrung, daß das Gewebe überall gut zu erkennen war, nur am äußersten Rande nicht. Ausgenommen war ein Objektträger, auf dem die Präparate etwas zu wenig differenziert waren, und in diesen erkannte ich die Kölbchen. Das liegt nur daran, daß beim Differenzieren unter dem Mikroskop die Randpartien stets mit dem reinsten Eisenalaun in Berührung bleiben und daher am stärksten differenziert und entfärbt werden. Durch nachträgliche Wiederholung des Färbeprozesses konnte ich die Kölbchen überall sichtbar machen.

die Grundmasse, die sich in Präparaten wie Fig. 38 mit Eosin rosa färbt, bei Formolkonservierung mehr auf einzelne Punkte zurückzieht und dazwischen Vacuolen entstehen läßt. So hat sie sich in Fig. 37, Taf. 9 erstens (links) um ein Pigmentkorn, zweitens (rechts) um einen Zellkern plus zwei Pigmentkörner konzentriert. So entsteht beinahe der Eindruck von sternförmigen Bindegewebszellen. Die Fasern werden dabei vielfach verlagert und verbogen, zudem verlieren sie im Präparat an Schärfe. Man kann diese Kunstprodukte wohl als Verklebungen bezeichnen. Sie sind begreiflicherweise um so stärker, je größer das Auge ist, denn um so schwerer dringt das Formol ein.

(Ich habe auch Augen, die in MÜLLER'scher Lösung fixiert sind, aber der Erhaltungszustand des Pectens ist in ihnen kein besserer als in den Formolaußen. Bei *Haliaeetus* kommen beide Fixierungen einander gleich, bei *Corvus corax*-Augen, in MÜLLER'scher Lösung fixiert, fand ich aber das Fasergewebe der Brücke noch ärger deformiert. Die scheinbaren Zellen, die ich eben an der Hand der Abbildung (Fig. 37) beschrieb, sind hier noch ausgeprägter entstanden, so daß es auf den ersten Blick scheint, als sei das Pecten lentad mit einem großzelligen hohen Cylinderepithel bekleidet. Erst bei stärkern Vergrößerungen erkennt man, daß dies keine Zellen sind, sondern maximale Verklebungen.)

Ich möchte an dieser Stelle die bereits früher von mir publizierte Textfig. W<sup>4</sup> wiederholen, obwohl sie ja durch diese Arbeit überholt wird. Sie gibt doch eine gute Totalvorstellung von der Struktur des Spitzchens von *Aquila chrysaetus*. Die bei Formolfixierung entstandenen Verklebungen haben nicht hindern können, daß beim Anblick des Ganzen die Verlaufsrichtungen der Faserung erkennbar blieben.<sup>1)</sup> Besonders möchte ich nun auf die strukturlos gezeichnete, das Spitzchen umhüllende Membran (*m*) hinweisen.

Diese — scheinbare — Membran umkleidet namentlich die Brücke des Pectens (in welcher die Gefäße relativ spärlich sind), nur stellenweise fand ich sie an den gefäßreichen Falten selbst. Wahrscheinlich ist sie identisch mit der „homogenen pigmenthaltigen Haut“ DENISSENKO's, obwohl dieser Autor sie gerade in der Nachbar-

1) Zellkerne sind keine gezeichnet, ich hob in jener Arbeit hervor, daß sie nach Formol an Deutlichkeit abnehmen und ich sie nur im proximalen Teil des Pectens sehen konnte. Nachdem ich sie jedoch in GILSON-Präparaten überall im Pecten gefunden, fand ich sie auch in den Formolpräparaten überall.

Fig. W<sup>1</sup>.

Schnitt durch das erste Spitzchen des Pectens von *Aquila chrysaetus*.

schaft der Gefäße fand. Pigment haftet ihr ja meist an<sup>1)</sup>, homogen habe auch ich sie abgebildet, und daß sie schwer färbbar ist, wenn man nicht sehr scharf färbt, darin kann ich DENISSENKO beipflichten.

Aber die wahre Natur der „Membran“ wurde weder von DENISSENKO noch von mir in meinen frühern Mitteilungen erkannt: Sie besteht nur aus dicht nebeneinander stehenden Kölbchen.

1) Bei *Eudypetes chrysomela* liegt das Pigment der Falten nur an ihr. Vielleicht war es auch so bei DENISSENKO's Material.

Jetzt komme ich zu den Härchen, welche ja auch in Textfig. W<sup>4</sup> (h) abgebildet sind.

Schon die Figg. 41—43 zeigen, daß über jedem Kölbchen ein Hütchen sitzt, welches seinerseits ein Härchen trägt.

Die Hütchen und die Härchen sehen wir ferner in den folgenden Figg. 44—50. und zwar bei den verschiedensten Arten (*Aquila chrysaetus*, *Haliaeetus albicilla*, *Bubo maximus*, *Motacilla alba*, *Corvus frugilegus*) und den verschiedensten Fixierungen: MÜLLER'scher Lösung, GILSON'scher Lösung und Formol.

Es sind manche Hütchen mit, andere ohne daraufsitzendes Härchen gezeichnet. Höchstwahrscheinlich aber trägt jedes Hütchen in Wirklichkeit ein Härchen.

Viemals habe ich einzelne Hütchen mit Härchen gezeichnet, in einigen Fällen aber (Fig. 44a, b, 45, 46a, 47b, 48a, 50) eine ganze Oberflächenpartie des Pectens mit vielen solchen Organen dicht nebeneinander. Namentlich wenn der Schnitt ein wenig schief geführt war, sieht man in ihm mehrere Reihen hintereinander (so in Fig. 45, 46a, 48a), und die Härchen (Fig. 45) starren wie ein Stoppelfeld in den Glaskörperraum hinein (die dunkle Linie in Fig. 46a stellt die durch die Kölbchen vorgetäuschte Membran dar).

Überblickt man die Bilder, so wird man bei jeder Species zwei ziemlich scharf geschiedene Größengruppen von diesen Organen entdecken.

Zu den kleinern gehören: Fig. 44a, 45, 46a, c?, 47a, b?, c?, d?, e?, 48a, b, 49, 50; zu den größern Fig. 44b, 46b, d, 47f, g, h, 48c.

Nur die größern sind solche, wie sie auch in der Textfig. W<sup>4</sup>, S. 239 gezeichnet sind. Die kleinern habe ich beim Niederschreiben meiner frühern Arbeiten überhaupt noch nicht gekannt.

Bevor ich die Härchen weiter bespreche, muß ich mich klar darüber äußern, in welcher Weise und mit welcher Schärfe sie sichtbar werden.

Wie man wohl jedes Gebilde mit der Eisenhämatoxylinmethode nach HEIDENHAIN tiefschwarz tingieren kann, so ist dies auch bei den Härchen eine Kleinigkeit. Dann sieht man allerdings nur die größern, und auch bei diesen wird man dann nie die Hütchen gewahr werden, auf denen sie stehen, diese fließen vielmehr zu einer schwarzen Masse zusammen. Dennoch haben solche Präparate einen gewissen Vorteil. Sie unterstützen ganz wesentlich die Überzeugung, daß es sich bei den Härchen nicht um Gliafasern handeln kann, die



zum Glaskörper gehörten, obwohl diese vielleicht vielfach einen ähnlichen Verlauf haben, wenn keine Verbiegungen bei der Behandlung des Präparats eingetreten sind. Die Glaskörperfasern sind viel feiner als diese Härchen und letztere von jenen scharf abgegrenzt.

Differenziert man mit Eisenaun stärker, so verlieren die Härchen sehr schnell alle Farbe. Trotzdem bleiben sie infolge ihres Lichtbrechungsvermögens erkennbar, ja jetzt treten auch die Hütchen hervor, natürlich nur an geeigneten Stellen des Präparats, wobei namentlich viel auf die Schmittichtung ankommt (Schmittdicke  $5-2 \mu$ ). Die meisten der hier in Rede stehenden Zeichnungen sind nach Präparaten entworfen, worin die Gebilde ganz entfärbt waren. Dennoch konnte ich sie sogar durch das Zeichenprisma deutlich genug erkennen, um jene Figuren zu entwerfen.

Ich sagte mir, es muß zwischen der ganz tiefschwarzen Färbung und dem Verlieren aller Farbe ein Mittelding geben, das man herausbekommt, wenn man beim Differenzieren mit Eisenaun den richtigen Moment abpaßt. Tatsächlich gelang es mir dann auch, bei *Bubo* eine gräuliche Färbung der Härchen plus Hütchen zu erzielen, doch ergab sie eigentlich nicht mehr Resultate, als ich schon hatte.

Die meisten Resultate gewann ich an Formolmaterial, und vielleicht nicht nur deshalb, weil ich hiervon die meisten Vorräte hatte und ich mit ihnen diese Untersuchung anfang. Das mit MÜLLER'scher Lösung fixierte Auge von *Haliaetus* ergab zwar mit Leichtigkeit dieselben Resultate. Doch will ich nicht leugnen, daß ich an GILSON-fixiertem Material die Hütchen und Härchen anfangs vergeblich suchte. Sie behalten hier augenscheinlich nicht den hohen Grad von Lichtbrechung, und dazu kommt noch ein weiteres:

Das Pecten ist nämlich an seiner Brücke überall mit einer gewissen Deckschicht überzogen, welche bald homogen erscheint (Fig. 45 *d*), bald gefasert (Fig. 39 *d*). Ob sie zum Glaskörper gehört oder aber zum Pecten, ist wohl zunächst nicht zu entscheiden; im letztern Falle wäre sie vielleicht der entsprechenden, das Riechepithel der Säuger deckenden Schicht zu vergleichen. Die kleinern Härchen sind ganz in ihr enthalten, die größern ragen knapp aus ihr hervor. (In Textfig. W<sup>4</sup> ist sie nicht gezeichnet.)

Diese Schicht färbt sich in GILSON-fixiertem Material sehr stark und muß daher notwendig die Beobachtung der Härchen und Hütchen hindern. Es genügt mir aber, daß ich die Hütchen und Kölbchen stellenweise auch in einem solchen Präparat sah, nachdem ich dasselbe nochmals entfärbte, aufs neue färbte und dann beim

Differenzieren genau auf diese kleinen Organe achtete. Die Differenzierung wurde dann ziemlich früh sistiert, und in diesem Präparat, nach welchem Fig. 49 gezeichnet ist, stellen übrigens die Kölbchen eine einzige schwarze Linie dar, die — ein Beweis für die Feinheit der Konservierung — an der proximalen Seite gesägt erscheint und deren jedes Sägezähnen in ein Fäserchen übergeht.

Ich weiß nicht sicher anzugeben, ob alle Hütchen miteinander zusammenhängen, ob sie also insgesamt etwa eine feine Cuticula des Pectens darstellen, oder ob jedes für sich besteht.

Für sicher halte ich, daß je ein Hütchen, also auch je ein Härchen zu einem Kölbchen gehört und umgekehrt. Einige der bereits erwähnten Zeichnungen (Fig. 41—43) zeigen wenigstens für die kleinem der Hütchen und Härchen, daß sie mit den Kölbchen von einem Kaliber sind und wegen ihrer Lage zu ihnen als direkte Fortsetzungen der Kölbchen gelten müssen. Für die größern Härchen konnte ich diesen Nachweis nicht erbringen, doch wird es sich auch bei ihnen kaum anders verhalten.

(Gegen früher ändert sich also meine Ansicht dahin, daß die verschiedenen Arten von Endorganen nicht Härchen und Kölbchen sind, sondern größere und kleinere, daß aber jedes aus Härchen und Kölbchen besteht. Bei den größern hatte ich früher nur die Härchen, bei den kleinem nur die Kölbchen gesehen.)

Kölbchen finden sich schließlich noch an einer Stelle, nämlich in der Nachbarschaft der Gefäßwände. Namentlich in der Brücke, seltner in den Falten, gelegentlich aber wieder in der Wurzel des Pectens stehen Fäserchen senkrecht auf der Gefäßwand und endigen dann auch hier in Kölbchen. Man sieht solche in GILSON-fixiertem Material (*Uria troile*) in Fig. 51 bei *ko*, sehr deutlich aber wegen ihrer erheblichen Größe in Fig. 52 von *Bubo maximus* (Formol). Etwas den Hütchen oder Härchen Ähnliches konnte ich an ihnen nicht finden.

#### Pigment des Pectens.

Das Pigment (*pi* in den Figuren) besteht aus kugelrunden Körnchen oder wohl richtiger Tröpfchen von verschiedener, aber im allgemeinen ziemlich erheblicher Größe. Ihre Farbe ist ein tief dunkles Braun. Mit den viel kleinem Körnchen in den Chromatophoren der Chorioidea haben sie keine Ähnlichkeit. Färbte ich die Grundmasse des Pectens mit Eosin, so blieben die das Pigment enthaltenden Stellen immer farblos. Vielfach liegen nämlich die Pigment-

körnchen in kleinen Häufchen nebeneinander (ein solcher ist z. B. in Fig. 38 am obern Rande gelegen). Obwohl man erwarten könnte, daß es in Zellen situiert sei, habe ich mich nicht sicher davon überzeugen können, daß zu jedem Pigmentkörnchenhaufen ein Zellkern gehört. KESSLER und DENISSENKO nehmen dies an, jedoch nur auf Grund sehr spärlicher und wohl nicht allzu sicherer Befunde. BEAUREGARD'S Angaben widersprechen einander. PARREIDT äußert sich ähnlich wie ich. Der wahre Sachverhalt ist wohl schwer zu ermitteln.

Ich habe (1908a) gesagt, das Pigment des Fächers ähnele bis auf die bedeutende Größe der Körnchen dem des Außenblattes der Retina. Wie ich nach genauer Untersuchung dieses Gewebes (vgl. S. 225) erkenne, trifft das Gesagte nur für die Pars iridica und ciliaris retinae zu, die mir auch damals vorschwebte. In Form und Größe stimmen die Pigmentkörner des Pectens aber mit solchen überein, wie sie nach KRÜCKMANN (1905b) in pathologischen Netzhautwucherungen vorkommen, in Gliazellen lokalisiert. Jedenfalls darf ich als bestimmt annehmen, daß das Fächerpigment nicht mesodermaler Herkunft ist, sondern gleich den übrigen bisher besprochenen Bestandteilen ectodermal; es gehört also mit zum ectodermalen, nervösen Gewebe.

#### Gefäße.

Die Gefäße des Fächers bestehen von innen nach außen a) aus einem Endothel, b) einer ziemlich dicken gelatinösen, strukturlosen Membran. Wenn ich früher in formolkonserviertem Material außerhalb der gelatinösen Hülle noch ein oder zwei feinste Häutchen gesehen habe, so möchte ich jetzt auf diesen nur bei Formolkonservierung gemachten Befund nicht mehr allzu viel Gewicht legen, es handelt sich vielleicht um Kunstprodukte. Ferner habe ich wohl Verklebungen gezeichnet, wo ich die Gefäßwand im direkten Zusammenhange mit dem nervösen Gewebe zeichnete (Fig. 20, 21). Entschieden widersprechen muß ich ferner DENISSENKO, wenn dieser Forscher noch ein auf der gelatinösen Haut gelegenes Epithel beschreibt und abbildet.

Über die Verlaufsrichtungen und die Weite der Gefäße kann ich keine neuen Angaben machen.

Die gelatinösen Gefäßhüllen haben kein Analogon in irgendwelchen mesodermalen Gefäßscheidungen, darum glaube ich auch sie den Bestandteilen des Fächers hinzurechnen zu dürfen.

Das Endothel ist daher außer dem Blute selbst als der einzige mesodermale Bestandteil des Pectens zu betrachten.

### Funktion und funktionelle Gestaltung des Pectens.

Der Fächer im Auge der Vögel hat seit alters her die Aufmerksamkeit der Anatomen und Zoologen auf sich gelenkt, und demgemäß sind schon eine große Anzahl von Hypothesen über die Funktion dieses Organs aufgestellt worden.

Wie ich H. VIRCHOW („Fächer, Zapfen etc.“) entnehme, hielten DE LA HIRE, PORTERFIELD, YOUNG, vorübergehend auch HOME den Fächer für einen Linsenmuskel. Anknüpfend an das Pigment hielt TREVIRANUS den Fächer zeitweise für ein Thermoskop, dann mit DESMOULINS für einen entfaltbaren Schleier, der die Lichtstrahlen dämpfe, schließlich mit PETIT für ein Organ zur Ablendung des seitlichen Lichtes. HUSCHKE meinte, der Fächer fängt 1. die von vorn kommenden Strahlen ab, welche wegen der schiefen Durchkreuzung der Linse einer starken Aberration ausgesetzt sind, 2. stellt er auf der Netzhaut beschattete Stellen her, wodurch deren Lichtempfindlichkeit gesteigert wird. „Die Größe des Fächers muß nach HUSCHKE mit der Größe des Augenwinkels zunehmen, dagegen sinken, je mehr die Stellung der Augenachsen sich der parallelen nähert, was HUSCHKE durch Eulen und Papageien bestätigt findet“ (VIRCHOW, l. c., p. 825). Ich bemerke, daß auch ich solches gefunden habe. BEAUREGARD meinte, der Fächer vermittele eine Perception von den Zuständen der Augenmuskeln.<sup>1)</sup> SCHLEICH's Auffassung, die ich nach RABL (1889) zitiere, geht dahin, das Pecten grenze das monokulare und das binokulare Gesichtsfeld gegeneinander ab. Damit ist jedoch wohl kaum etwas erklärt, sondern im besten Falle der Tatbestand beschrieben.

Heutzutage hört man namentlich zwei Ansichten über die Funktion des Fächers: er soll als Ernährungsorgan — oder aber als Regulator des innern Druckes dienen.

Ich habe nun auf den vorigen Seiten eine ganze Menge Tatsachen vom feinem Bau des Pectens und eine Anzahl bisher un-

---

1) So sagt VIRCHOW, und auch ich in meiner vorläufigen Mitteilung (Vortrag 1909). Nachdem ich nochmals BEAUREGARD's Arbeit zu Rate gezogen habe, die mir jedesmal nur für sehr kurze Zeit zur Verfügung stand, glaube ich, daß BEAUREGARD falsch verstanden wurde und Verf. diese Meinung nicht ausspricht.

bekannter Gebilde in und auf diesem Organ mitteilen können, und es ist klar, daß darauf hin die Frage nach der Funktion dieses Organs aufs neue zu erörtern ist.

Vor allem ist das Pecten innerviert, ja es ist ein nervöses Organ von Grund aus. Da motorische, elektrische, Leucht-, Drüsen- und schließlich pigmentverschiebende Effekte im Pecten sicher nicht zustande kommen<sup>1)</sup>, so bleibt nur die Möglichkeit übrig, daß die Nerven sensibel, daß das Pecten ein Sinnesorgan ist.

Damit erhebt sich natürlich die brennende Frage nach den sensiblen Elementen.

Obwohl im feinern Bau des Pectens sicher noch vieles zu erforschen ist, halte ich die Erörterung dieser Frage doch nicht für verfrüht.

Ich brauche wohl kaum mehr zu bemerken, daß bei GIESON-Färbung auch die Brücke des Pectens sich gelb tingiert, wie die Wurzel des Pectens, die Retina und die Blutzellen. Es ist also gar nicht daran zu denken, daß auch nur eine einzige Bindegewebsfaser dem Pecten eigen wäre, auch die Brücke ist durch und durch nervöses Gewebe.

Damit ist aber noch nicht entschieden, ob jene Fasern wirklich sensible Nervenfasern oder vielleicht Fortsätze von Stützzellen seien. Nach ihrem bloßen histologischen Charakter fällt wenigstens mir diese Entscheidung nicht leicht. Ich glaube nicht, daß es wohlbekannte Bestandteile des Nervensystems gibt, womit die Gewebelemente des Pectens ungezwungen verglichen werden könnten.

Bei dem außerordentlich eigenartigen Bau der oben beschriebenen Kölbchen, Hütchen und Härchen bleibt aber wohl kaum eine andere Annahme möglich als folgende: Es müssen die Kölbchen plus Härchen die sensiblen Endorgane sein.<sup>2)</sup>

Das ist auch das Ergebnis, zu welchem ich schon früher (1908a) auf einem etwas andern Wege gekommen war. Damals ging ich von der Annahme aus, daß auf dem Pecten Perceptoren für die intraokularen, hydrodynamischen Druckschwankungen zu finden sein müssen, und was ich dort beim Nachsuchen fand — die Härchen

---

1) Auf das Pigment komme ich noch zurück.

2) Ich bemerke, daß, wie ich sie mit Eisenhämatoxylin färben konnte, so dies auch an einigen Neurofibrillen der Retina gelang. Ich konnte mehrmals, freilich immer nur gelegentlich, eine ganze Ganglienzelle erkennen und sehen, wie sie in Fortsätze ausläuft. Je feiner diese wurden, um so tiefer färbten sie sich schwarz.

und die Kölbchen —, das nahm ich für die Reizperceptoren, wobei ins Gewicht fiel, daß sie nach Form und Lage dem Reize viel besser angepaßt erscheinen, als ich vorher erwarten konnte.

Nachdem ich die gangliösen Elemente des Pectens glaube aufgewiesen zu haben, erhebt sich wohl noch die Frage nach den gliösen Elementen des Pectens. Denn solche werden ihm kaum fehlen.

Ich sprach oben von zwei Arten von Zellkernen im Pecten, und es ist möglich, daß die eine Art, die kleinern, gestrecktern, Gliakerne sind. Auch sprach ich von einer mit Eosin sich rosa färbenden Grundmasse, sie ist vielleicht gliöser Natur. Geringe Spuren von Rot sind auch bei VAN GIESON-Färbung zwischen den gelb erscheinenden Fasern erkennbar, leider entbehren diese feinen Details bei dieser Färbung der Schärfe. Daß man die eigenartigen Gefäßcheiden der Neuroglia zurechnen muß, ist selbstverständlich.

Ich muß allerdings sagen, daß ich den gliösen Bestandteilen des Pectens nicht sehr nachgegangen bin, das hätte wieder ganz besondere Methoden erfordert, und vielleicht bieten sie hier viel schwierigere Verhältnisse als z. B. in der Retina, wo man wenigstens ihre gröbere Gruppierung mit fast jeder Färbung sehr leicht erkennen kann. Bei GILSON-Fixierung und HEIDENHAIN-Färbung machte ich die Erfahrung, daß die Achsencylinder der Retina sich dunkler färben als die Gliazsubstanz der Nervenfaserschicht, und dies ist jedenfalls ein weiterer Grund, die Fasern des Pectens samt ihren Endkölbchen nicht für gliös zu erachten.

Das morphologische Aussehen der Kölbchen erinnert m. E. nur entfernt an gewisse gliöse Elemente. Ependymzellen sind viel größer, ihre embryonale Flimmer ist den Härchen des Pectens eben nur bei oberflächlicher Betrachtung ähnlich. Neuerdings sind mehrfach Füße von Gliazellen beschrieben worden, denen ja die Kölbchen auch ganz entfernt verglichen werden können (HELD, KRÜCKMANN, JACOBY). Am ehesten dürften die Füßchen, wie sie sich an der vitralen Netzhautfläche finden, den Kölbchen ähneln. Aber die Endfüße der Gliazellen werden sonst (so bei HELD und KRÜCKMANN) so dargestellt, daß sie sich terminal zu einer Scheibe verbreitern — nicht zu einem Kölbchen verdicken —, und die Scheiben benachbarter Gliazellen verschmelzen zu einer Membran. So sehe ich es auch in der Netzhaut des Vogelauges. Das ist bei den Kölbchen des Pectens nicht der Fall. Die Endfüße in der Netzhaut des Vogelauges sind auch meist von viel größerem Kaliber als die Kölbchen des Pectens;

bei *Uria troile* freilich nicht. Übrigens sind auch die langen zu den Kölbchen tretenden Fasern Momente gegen die gliöse Natur. — Warum ich die dem Pecten aufsitzenden Härchen nicht dem Glaskörper zurechnen kann, wurde schon oben gesagt. Wollte jemand den bestimmten Nachweis erbringen, daß die Kölbchen dort gliös sind, so wäre ja auch dies sehr interessant, dann würde mich aber noch mehr die Frage interessieren, wo alsdann die sensiblen Elemente liegen. Bis dahin kann ich nur glauben, daß sie in den Kölbchen selbst gegeben sind. Denn schon beim makroskopischen Bau des Pectens und bei seinem Verhältnis zum Sehnerven wird kaum mehr eine andere Auffassung befriedigen, als eine solche, wonach das Pecten ein Sinnesorgan ist.

Zusatz bei der Korrektur: Es wurde oben vergessen hervorzuheben, daß eine ziemlich deutliche Abhängigkeit der Dicke des Sehnerven von der Größenentwicklung des Fächers abhängt. Pecten und Sehnerv sind bei *Podargus* winzig, bei Eulen schwach entwickelt, bei Tagvögeln bedeutend stärker. Namentlich *Podargus* dürfe anzeigen, daß für die Sehnervendicke nicht nur die Sehschärfe, sondern auch die Entwicklung des Pectens maßgebend ist. Ebenso *Pavo*, bei dem wir ein recht großes Pecten und einen recht dicken Sehnerven finden.

Welcher Art die vom Pecten zu percipierenden Reize sind, ist vorläufig nur auf deduktivem Wege zu ermitteln. Durch v. PFLUGK ist erwiesen, daß der proximale Linsenpol des Vogelauges bei der Akkommodation seinen Ort verändert (distad rückt), und abgesehen hiervon ist die Akkommodation nur unter Veränderung der Linsenflächen möglich. Also müssen im Glaskörper, selbst wenn der hydrostatische Druck konstant bleibt, gewisse Verschiebungen der Gallertmasse eintreten. Man kann sie nicht als Strömungen bezeichnen, weil der Glaskörper keine bloße Flüssigkeit ist. Ich habe den Druck, der durch den Schub der Glaskörpermassen erzeugt wird, als hydrodynamischen Druck bezeichnet.

Die Betrachtung des Baues des Pectens im einzelnen ergibt nun lauter Stützpunkte für die Annahme, daß jene Kölbchen mit ihren Härchen die hydrodynamischen Druckschwankungen percipieren.

Diese Druckschwankungen gehen ja von der Linse aus, und auf die Linse hin ist das ganze Pecten gerichtet. Die einzelnen Falten sind einander nicht parallel, sondern konvergieren etwas nach der Linse hin. Besonders jene makroskopisch erkennbaren Spitzchen zielen genau auf die Linse hin. Gerade diese Spitzchen aber sind

mit den längern Härchen besetzt, und zwar stehen die Härchen quer zur Achse des Spitzchens und damit senkrecht zur Richtung der Druckschwankungen. So werden sie durch dieselben vorzüglich affiziert werden können. Überhaupt finden sich die Härchen namentlich an der Brücke des Pectens, also an dessen am weitesten lentad gelegenen Teile. Da die Zweiheit der Elemente nur eine relative ist — sie besteht nur im Unterschiede der Größe — und da die größern, längern Härchen wohl die empfindlichern sein werden, so darf man das Spitzchen als den am weitesten ausgebildeten Teil des Pectens betrachten, welches mutatis mutandis dem Sehcentrum der Retina vergleichbar wäre.

Diese längern Härchen ragen übrigens aus der Deckschicht der Pectenbrücke, die ich oben beschrieb, hervor. Die kürzern stecken allerdings ganz in ihr. Ich kann in dieser freilich etwas verwundernden Tatsache kein irgend schwereres Moment gegen meine Darlegungen erblicken, zumal noch gar nicht sicher ist, daß die Deckschicht in vivo festere Konsistenz als der Glaskörper besitzt.

Es kann nicht allzusehr verwundern, wenn wir auch die Gefäßwände des Pectens namentlich in der Brücke von Kölbchen dicht umstellt finden. Die hydrodynamischen Druckschwankungen werden auch auf die Gefäße wirken und von den sie umstellenden Kölbchen percipiert werden können.

Da ich ein dem Hütchen mit seinem Härchen entsprechendes Gebilde bei den die Gefäße umstellenden Kölbchen nicht fand, so darf man wohl das eigentliche percipierende Organ in dem Kölbchen selbst erblicken, während das Härchen auf dem Hütchen nur Reizüberträger ist.

Nicht ohne Bedeutung für die Sinnesfunktion wird die Tatsache sein, daß die Falten nie alle gleichlang sind, sondern immer schön abgestuft, so daß das ganze Pecten einer Hirtenpfeife ähnelt. Dadurch kommen nämlich die verschiedenen Teile der Brücke ungleich nahe an die Linse heran, und mithin werden stärkere Reize nicht nur an sich stärker wirken, sondern auch auf eine größere Anzahl von percipierenden Elementen treffen als schwächere. Somit erhöht sich das Unterscheidungsvermögen des Pectens.

Die von mir vorgetragene Hypothese über die Funktion des Fächers gewinnt aufs neue an Wahrscheinlichkeit, wenn man bedenkt, von welchem hohen Werte die Empfindung der Druckschwankungen für den Vogel sein muß.

Durch diese Empfindungen erhält nämlich der Vogel Aufschluß



über die Stärke und wohl auch die Art der in jedem Augenblick ausgeführten Akkommodationsbewegungen. Sie werden also für den Vogel „Lokalzeichen“ sein, die zu den Innervationsempfindungen der Ciliarmuskeln, die auch wir Menschen unbewußt benutzen, hinzukommen und zugleich beim Vogel diejenigen ersetzen, die ihm infolge verminderter Beweglichkeit der Augen abgehen: die Innervationsempfindungen der Augenmuskeln.

Sie erhöhen also das räumliche Sehen, und das ist für das Vogelauge aus zwei Gründen von ganz besonderem Werte: erstens wegen der schnellen Bewegungen der Vögel, denn flinkere Tiere akkomodieren stets flinker und damit schärfer als langsamere (BEER); zweitens deshalb, weil die Vögel vielfach nicht stereoskopisch sehen. Ich kann zwar nicht entscheiden, ob irgendwelchen Vögeln das Vermögen des stereoskopischen Sehens wegen der seitlichen Stellung ganz abgeht. Wahrscheinlich ist es mir nicht, denn ganz lateral ist das Auge wohl bei keinem Vogel gerichtet. Aber überall, wo eine nasal gelegene Fovea angetroffen wird, dient diese sicher einäugigem Sehen. Und namentlich für das einäugige Sehen wird der Fächer ganz besonders wichtig sein.

Diese Erkenntnis führt auch weiter zum Verständnis dessen, was man am besten als funktionelle Gestaltung des Pecten bezeichnen wird. Form und Funktion bilden eine Gleichung, und das sehen wir auch beim Pecten.

Das Pecten liegt stets im temporal-ventralen Augenquadranten. Diese Lage wird ihm durch den im gleichen Abschnitt des Auges lokalisierten Sehnerveneintritt aufgezwungen sein.

Damit die Sehfunktion der Netzhaut möglichst wenig gestört werde, sind die am weitesten dorsal, dem Netzhautzentrum zunächst gelegenen Falten immer die niedrigsten; die längsten liegen mehr oder weniger, manchmal sogar durchaus ventral, d. h. dem Äquator bulbi zunächst, so namentlich bei einigen Raubvögeln.

Überblickt man die Formen des Fächers, wie ich sie im speziellen Teile beschrieben und abgebildet habe, fällt namentlich auf, daß bei den Singvögeln (Oscines) die in der Mitte gelegenen Falten relativ lang, ja vielfach besonders lang sind. Die mächtigste Entwicklung des Fächers ist also bei ihnen vom ventralen Ende mehr nach der Mitte verlegt, und hier finden wir bei ihnen auch, wenn überhaupt, die Spitzchen. Überblicken wir nun die Foveae, wie sie nach CHIEVITZ bei den verschiedenen Vögeln gefunden werden, so sehen wir, daß eine zentral gelegene Fovea („Fovea nasalis“, im

Gegensatz zur „Fovea temporalis“ genannt), also eine Fovea des einäugigen Sehens zwar bei keinem Vogel, mit Ausnahme der Eulen und *Cypselus apus*, fehlt, daß sie aber gerade bei den Singvögeln oft die einzige ist. Die meisten Singvögel sind also, um Gegenstände zu fixieren, auf das einäugige Sehen allein angewiesen, und damit wird die besondere Ausbildung des Pectens bei den Singvögeln zusammenhängen.

Überhaupt ist diese Fovea des einäugigen Sehens auch da, wo 2 oder 3 Foveae vorhanden sind, immer die tiefste, und sie ist immer rund. Die 2. Fovea ist entweder streifenförmig (etwa im horizontalen Meridian gelegen), oder wenn auf dieser noch eine runde, temporale Fovea liegt (*Hirundo rustica*), so ist diese doch seichter als die zentrale. Daraus ist zu entnehmen, daß das einäugige Sehen schärfer und für den Vogel im allgemeinen wichtiger ist als das binokuläre, und hiermit erklärt sich schon die weite Verbreitung des Fächers, des Organs zum räumlichen Sehen, bei Vögeln überhaupt.

Die Nachtraubvögel fixieren vermöge ihrer Augenstellung bloß binokulär (über die Papageien kann ich keine Angaben machen), und so läßt sich auch die schwache Entwicklung des Pectens bei diesen Vögeln, seine geringe Größe bei ihnen verstehen. Das Auge von *Podargus strigoides* muß, weil es gleich den Eulenaugen ein Teleskopauge ist, auch eine derartige Lage haben, daß es vorwiegend zum binokulären Sehen taugt — soviel kann ich nach meinen Gedankengängen über die Teleskopaugen sicher voraussagen —, und darum finden wir auch in ihm nur ein sehr kleines, winziges Pecten. Leider erwies sich das *Podargus*-Pecten nicht als gut genug fixiert, um im Mikrotomschnitt die feinsten Details erraten zu lassen. Man kann wohl in diesen Fällen (Eulen und *Podargus*) nicht gerade von einem rudimentären Pecten sprechen, da es bei den Eulen noch durchaus funktionstüchtig ist. Immerhin werden wir mit Recht annehmen, daß mit der Umbildung des Auges zum vorwärtsgerichteten Teleskopauge das Pecten sekundär an Masse verlor. Es ist beginnende Rudimentierung.

Schon diese Beziehungen zwischen dem binokulären bzw. monokulären Sehen und dem Ausbildungsgrade des Pectens führen zu der sichern Überzeugung, daß das Pecten mit dem räumlichen Sehen zu tun hat. Sie sind ja so auffällig, daß auch schon HUSCHKE auf die Beziehungen zwischen Fächerentwicklung und Stellung der Augenachsen aufmerksam machte, ohne natürlich von der Bedeutung

des binokulären Sehens (die wir erst seit HELMHOLTZ kennen) etwas zu ahnen.

Wollen wir die Betrachtungen über die funktionelle Gestaltung des Fächers auch auf die nur mikroskopisch erkennbaren Sinneselemente ausdehnen, so müssen wir sehr vorsichtig sein und tappen eigentlich sehr im Unsichern, weil noch zu wenige Arten untersucht sind. Soviel erwähnte ich schon, daß längere Härchen perceptions-tüchtiger sein werden als kürzere und daß gerade die längern sich an der exponiertesten Stelle befinden.

Außerdem wird man nach meinen Beobachtungen noch Folgendes sagen dürfen: die Größe der kleinern Elemente wurde bei *Aquila*, *Haliaeetus*, *Motacilla* und (nach den Kölbchen zu urteilen) *Uria*, lauter sehr gut sehenden Vögeln<sup>1)</sup>, etwa gleich gefunden (über die größern kann ich mich so bestimmt nicht äußern), und daraus dürfte folgen, daß ihrer in größern Augen mehr als in kleinern vorhanden sind. Also auch hierin wird durch die erheblichere Größe des Auges eine erheblichere Differenzierung ermöglicht.

Wenn beim Uhu die Kölbchen besonders groß gefunden wurden und wenn so kleine Härchen wie bei den übrigen Arten bei ihm anscheinend gar nicht vorkommen, so darf man darin wohl eine Abschwächung der Empfindungsintensität erblicken, zumal ja größere Elemente, eo ipso, nur in geringerer Zahl im Auge vorhanden sein können.

Der Kundige wird merken, daß diese Betrachtungen solchen über den feinern Bau der Retina parallel gehen.

An diesen Betrachtungen über die Sinnesfunktion des Pectens gewinnen wir neue Stützpunkte für die Erörterung der etwaigen übrigen Funktionen dieses Organs.

Gewöhnlich betrachtet man bisher den Fächer als Regulator des intraokularen Druckes.

Beweise für diese Ansicht liegen meines Erachtens bisher nicht vor. ZIEM hat ihr zur Geltung verholfen, indem er mit dem Ophthalmoskop Bewegungen des Fächers erkannte und zu der Auffassung kam, daß der Fächer geradezu das Schwellgewebe des Auges darstelle. Dieses Ergebnis stimmt aber nicht mit dem überein, zu welchem schon vorher BEAUREGARD auf

---

1) Die Vögel sind ja im allgemeinen gut sehende Tiere. Das geringste Distinktionsvermögen dürfte etwa den Hühnervögeln zukommen.

gleichem Wege gekommen war. Da ZIEM die Arbeit BEAUREGARD'S offenbar nicht kannte, so äußert er auch nichts zur Widerlegung derselben, und ich kann nur sagen, daß mir BEAUREGARD'S Auffassung zum Teil besser einleuchtet. Nach seinen Experimenten werden die erkennbaren Bewegungen nur durch Nickhautbewegungen induziert. Freilich, daß deshalb der Fächer die Nickhautbewegungen percipieren müßte, leuchtet mir gar nicht ein, sondern soweit ich die Sache nach der Arbeit BEAUREGARD'S beurteilen kann, werden die Bewegungen der Nickhaut beim Versuchstier stärker gewesen sein als normalerweise im Freileben, und im Freileben wird der Fächer nach meiner Ansicht als Ganzes keine Bewegungen ausführen oder erleiden.

Dürfte also auf diesem Wege die druckregulierende Funktion des Fächers nicht zu erweisen sein, so erblicke ich hingegen in den die Gefäße umstellenden Kölbchen einen Indikator dafür, daß der hydrodynamische Druck von der Linse auch auf die Gefäße des Pectens wirkt, und ich halte daher jene Ansicht, die ja stets schon durch den Gefäßreichtum des Fächers nahegelegt wurde, für richtig.

Auch die Tatsache, daß den Gefäßen jede Muskulatur fehlt, stützt diese Ansicht. Die Gefäße sind im Pecten offenbar rein passiv.

Um Mißverständnisse zu vermeiden, sei noch bemerkt, daß meine Annahme gar nicht von der Frage berührt wird, ob der hydrostatische Druck im ganzen Glaskörperaum bei der Akkommodation schwankt oder nicht, was HESS und HEINE verneinen, und ob RABL (1900) recht hat, wenn er ihr Ausbleiben damit erklärt, daß Ciliarfortsätze und Pecten bei der Akkommodation „an- und abschwellen“, d. h. also einen Blutschuß von den zuführenden Arterien her aufnehmen oder an die Venen abgeben. Verschiebungen, hydrodynamische Druckschwankungen finden im Glaskörper sicher statt, denn die Linse verändert ihre Form und Lage, und wenn sie auch auf die Gefäße des Pectens wirken, so heißt das nur: sie gleichen sich nicht allein innerhalb des Glaskörpers aus, sondern Teile des Fächers nehmen an den die Druckschwankungen ausgleichenden kleinen Verschiebungen teil.

Etwas schwierig ist die Frage, ob das Pecten auch drittens ein Ernährungsorgan des Auges darstellt. Die erhebliche Dicke der Gefäßscheiden scheint gegen diese Ansicht zu sprechen, aber der Beweis, daß die Membranen wirklich impermeabel wären, liegt

noch nicht vor. Die erhebliche Weite der Gefäße, auf welche seit KESSLER oft hingewiesen wird, spricht nicht für die Annahme einer ernährenden Funktion. Nach ihren Dimensionen sind die Gefäße stets bedeutend weiter als Capillaren.

Allgemeiner als die Frage nach der Funktion des Fächers ist die nach seinem statischen Bau. Es ist immer sehr interessant, wenn man die vom Menschen angewandten Prinzipien der technischen Mechanik im Baue des Tier- oder Pflanzenkörpers wiederfindet, und das gelingt auch beim Pecten sogar sehr leicht. Die Versteifung des Unterbaues, welcher die „Brücke“ des Pectens trägt, ist nämlich auf zwei verschiedene Arten ausgeführt.

In weitester Verbreitung finden wir zunächst die wellblechartige Faltung. Daß sie wirklich zur Versteifung dient, ist eigentlich schon an sich klar und wird mir zum Überfluß noch durch die Erfahrung bewiesen, daß das am schwächsten gefaltete Pecten von *Podargus* sich in den makroskopischen Präparaten stets sehr leicht über der Wurzel umbog.

Die zweite Art der Versteifung fand ich nur beim Straußen. Deutlicher als aus frühern Beschreibungen des Straußenfächers wird aus der meinigen und namentlich aus Fig. D hervorgehen, daß der Lamellenapparat dieses Fächers ein vorzügliches Stützgerüst ist. Die eine Mittellamelle wird durch die nach allen Seiten abstehenden Querlamellen gestützt, wie die Wände einer Kirche durch Streben.

Das Pigment des Fächers findet sich namentlich dicht an zwei Stellen: in der Pectenfaserschicht und ganz besonders in der Brücke. In den Falten ist es schwächer entwickelt, und zwar meist von retinad nach lentad zunehmend. Es finden sich nicht unerhebliche individuelle Variationen in der Pigmententwicklung, jedoch regelmäßig innerhalb der Grenzen der eben erwähnten Prinzipien. So fand ich in einem Augenpaare von *Haliaeetus albicilla* die Falten ganz pigmentfrei, in zwei andern nicht. BEAUREGARD beschreibt den Fächer vom Alken (*pingouin*) als pigmentfrei. Asymmetrische Variation der Pigmentierung habe ich nirgends angetroffen.

Von vorn herein kann man bei dem Pigment zwei Funktionen, nämlich 1. Schutz der nervösen Elemente vor Belichtung und 2. Umhüllung der Gefäße, wodurch die Retina vor störenden Lichtreflexen geschützt würde, unterscheiden. Und man könnte wohl von vorn herein glauben, daß die letztere Funktion die wichtigere wäre, bei

dem enormen Blutreichtum des Pectens. Denn von einer photischen Reizbarkeit des Nervensystems dürfte bei Wirbeltieren nicht viel bekannt sein — anders liegt es bei Wirbellosen.

Doch muß ich entschieden annehmen, daß der Schutz der nervösen Elemente die wichtigere Funktion des Pigments ist, eben wegen der erwähnten Prinzipien in der Pigmentierung des Fächers.

So grob wie die Pigmentkörnchen sind, und bei ihrer Verteilung über die ganze Breite des Fächers kann ich hinwiederum nicht annehmen, daß es speziell zum Schutz der Endorgane da ist, sondern vielmehr zum Schutz der Fasermassen.

Hieraus ergibt sich weiterhin, daß Pigmentverschiebungen (etwa infolge Wechsels der Belichtungsintensität), wenn sie überhaupt vorkämen, von relativ enormen Dimensionen sein müßten. Sie müßten sich dann mindestens über die Dicke der ganzen Pectenbrücke erstrecken, d. h. bis über mehrere Millimeter. Damit gehörten sie schon zu den größten Pigmentverschiebungen, die wir aus großen Teleosteerchromatophoren kennen. Nun ist aber schon die Größe der Körnchen solchen Verschiebungen nicht förderlich, und ferner liegen die Körnchen so in kleinen Häufchen lokalisiert, daß man beim Anblick der Präparate den bestimmten Eindruck gewinnt, daß sie hier fest liegen, und an dieser Annahme muß ich daher bis zu dem (sehr interessanten) Beweise des Gegenteiles festhalten.

Daß das Pecten bei den Nachtvögeln (Eulen und *Podargus*) in ganzer Ausdehnung, auch in den Falten gleichmäßig tief pigmentiert ist, darf nicht befremden, sondern läßt sich aus meinem ganzen Gedankengange heraus verstehen. Je dunkler das Milieu des Vogels, um so lebhafter werden schon schwache Reize empfunden (WEBER-FECHNER'sches Gesetz). Zudem verfügt die Retina bei diesen Vögeln über eine relativ starke Lichtempfindlichkeit.

---

Anhangsweise sei noch die Zahl der Falten des Fächers besprochen. Das hätte schon oben, beim statischen Bau, geschehen sollen, aber ich hob mir dieses Kapitel bis hierher auf, weil die lange Tabelle dort im Zusammenhange des Ganzen störend gewirkt hätte. Denn was schließlich aus ihr folgt, steht nicht ganz im Verhältnis zu ihrem Umfange. Dennoch halte ich ihre Mitteilung für der Mühe wert, da sie ja aus reinem Tatsachenmaterial besteht.

Die Tabelle wurde gewonnen, indem ich die von WAGNER (1837) gegebene Tabelle durch meine eignen Befunde ergänzte.

Von den eingeklammerten Buchstaben bedeuten (S) SOEMMERING Vater und Sohn, (N) NITZSCH, (H) HUSCHKE, (W) WAGNER, (F) FRANZ.

An der von WAGNER gewählten systematischen Reihenfolge und an seiner Nomenklatur glaubte ich nichts ändern zu müssen.

## 1. Raubvögel.

<i>Vultur papa</i> 12 (S).	<i>Pernis apivorus</i> 14 (F).
<i>Gyps fulvus</i> 8 (F).	<i>Spilornis melanotis</i> 17 (F).
<i>Gypaetus barbatus</i> 12 (S).	<i>Strix bubo</i> 7 (S), 6—8 (F).
<i>Falco albicilla</i> 15—16 (W), 13—16 (F).	„ „ 5—6 (W).
„ <i>chrysaetos</i> 14 (S), 13 <sup>1</sup> / <sub>2</sub> —16 (F).	„ <i>aluco</i> 5 (S), 7 (F).
„ <i>nobilis</i> 11 (S).	„ „ 5 (W).
„ <i>buteo</i> 15—17 (W).	„ <i>noctua</i> 7 (S), 6 (F).
„ <i>subbuteo</i> 12 (W), 12 (F).	„ <i>otus</i> 6 (W), 5 (F).
„ <i>palumbarius</i> 16 (W).	„ <i>flammea</i> 5 (W), 7 (F).
„ <i>nisus</i> 16 (S).	

## Singvögel.

<i>Lanius ruficeps</i> 30 (W).	<i>Loxia curvirostra</i> 20 (W).
„ <i>excubitor</i> 23 (F).	<i>Fringilla pyrghula</i> 20 (W).
<i>Corvus corone</i> meist 27—28, selten 21, 22, 23, 25 (W), 24 (F).	„ <i>canaria</i> 16—18 (W).
„ <i>pica</i> 21 (W).	„ <i>domestica</i> 18 (W).
„ <i>frugilegus</i> 27 (F).	„ <i>carduelis</i> 16 (W).
„ <i>corax</i> 23—26 (F).	„ <i>coelebs</i> 20—21 (W).
„ <i>glandarius</i> 28—30, auch 27 (W).	<i>Motacilla alba</i> 23 (F).
<i>Colaeus monedula</i> 24 (F).	<i>Gracula religiosa</i> 25 (S).
<i>Turdus viscivorus</i> 25 (W).	<i>Hirundo urbica</i> 14 (W), 17 (F).
„ <i>musicus</i> 25 (W).	<i>Ara maracana</i> 9 (F).
„ <i>pilaris</i> 28 (S).	<i>Psittacus ararauna</i> 7 (S).
<i>Sturnus vulgaris</i> 28 (W), 27 (F).	„ <i>sp.?</i> 9 (S).
<i>Oriolus galbula</i> 22 (W).	„ <i>sp.?</i> 10 (S).
<i>Sylvia rubecula</i> 21 (W).	<i>Cacatua roseicapilla</i> 8 (F).
<i>Accentor alpinus</i> 24 (W).	<i>Picus martius</i> 16 (W).
<i>Alauda arborea</i> 22 (W).	„ <i>viridis</i> 16 (W).
„ <i>arvensis</i> 22—26 (?) (W), 23 (F).	„ <i>canus</i> 17 (W).
<i>Anthus pratensis</i> 20 (W).	„ <i>major</i> 16—17 (W).
<i>Parus ater</i> 22—24 (W).	<i>Iynx torquilla</i> 13 (W), 14 (F).
„ <i>biarmicus</i> 20 (W).	<i>Cuculus canorus</i> 10—13 (W).
„ <i>coeruleus</i> 20 (W).	<i>Alcedo ispida</i> 15—16 (W).
<i>Emberiza citrinella</i> 21—23 (W).	<i>Caprimulgus europaeus</i> 5 (W).
„ <i>schoeniceus</i> 21 (W).	„ „ nach BLAINVILLE 3 (H).
<i>Sitta europaea</i> 22 (W).	<i>Podargus strigioides</i> (3) (F).
<i>Certhia familiaris</i> 19 (W).	

## 4. Hühner und Tauben.

<i>Perdix cinerea</i> 16—17 (W).	<i>Columba turtur</i> 14 (W).
<i>Perdix</i> 15 (S).	<i>Phasianus</i> 20 (S).
<i>Galeus domesticus</i> 16—17 (W).	<i>Melegris gallopavo</i> 22 (S).
"    "    18 (S).	<i>Pavo cristatus</i> 16 (S), 19—20 (F).
<i>Columba domestica</i> 18 (W).	<i>Tetrao tetrix</i> 14 (W).
"    "    18 (H).	

## 5. Brevipennes.

<i>Casuarinus</i> 4 (S).	<i>Struthio camelus</i> 18—20 n. BLAIN-
<i>Struthio camelus</i> 14 nach S bei H.	VILLE bei H.
"    "    15 n. DESMOULINS	<i>Struthio camelus</i> 12+13 (F).
bei H.	

## 6. Sumpfvögel.

<i>Otis tarda</i> 9—11 (N).	<i>Limosa melanura</i> 14 (W).
<i>Oedienemis</i> 9 (H).	<i>Machetes pugnax</i> 16 (W).
<i>Grus cinerea</i> 14 (W).	<i>Charadrius auratus</i> 9 (W).
"    "    17 (S).	<i>Numenius phaeopus</i> 14 (W).
<i>Ardea cinerea</i> 13—15 (W), 14 (F).	<i>Scolopax</i> 13 (S).
" <i>stellaris</i> 14 (W).	<i>Fulica atra</i> 13 (W).
" <i>gigantea</i> 13 (S).	"    "    15 (S).
<i>Eudyples chrysocome</i> 10 (PARREIDT).	<i>Gallinula chloropus</i> 14 (F).
<i>Phoenicopterus ruber</i> 9 (S).	<i>Ciconia</i> 15 (W).
" <i>roseus</i> 7 (F).	"    16 CUVIER nach H.
<i>Vanellus cristatus</i> meist 12, selten	<i>Tringa sp.</i> 14 (F).
10—11 (W), 8 (F).	

## 7. Schwimmvögel.

<i>Podiceps minor</i> 10 (W).	<i>Anas boschas dom.</i> 13 (S).
<i>Colymbus arcticus</i> 9 (W).	" <i>turcica</i> 13 (S).
<i>Urinator septentrionalis</i> 11 (F).	<i>Anser domesticus</i> 12 (S).
<i>Rissa tridactyla</i> 16—17 (F).	<i>Cygnus</i> 11 (S).
<i>Larus ridibundus</i> 16—18 (W).	<i>Mergus merganser</i> 11.
" <i>argentatus</i> 18 (F).	"    "    7 (S).
<i>Procellaria glacialis</i> 8—13 (F).	<i>Uria troile</i> 13 (F).
<i>Pagophila eburnea</i> 16 (F).	<i>Mormon</i> 15 (H).
<i>Anas crecca</i> 12 (W).	<i>Carbo</i> 12 (H).
" <i>boschas fera</i> 10 (W).	

Zu der Tabelle bemerkt WAGNER: „Es ergibt sich hier, daß die ächten Singvögel das Maximum der Faltenzahl, nämlich 20—30 erlangen. Ihnen folgen dann die Hühner und Tauben, die Kletter-, Tagraub-, Sumpf- und Wasservögel, deren Mittelzahl 12—16 beträgt.



Am wenigsten haben konstant die Nachtraubvögel, nämlich 5—6. Wird schon hierdurch die Mutmaßung begründet, daß die verminderte Faltenzahl mit dem Sehen im Dunkeln parallel geht, so wird dies noch wahrscheinlicher, wenn man die bei *Caprimulgus* vorkommende, auf dieselbe Weise verminderte Faltenzahl vergleicht, wo uns ganz (p. 304) ähnliche Lebensweise, Jagen in der Dämmerung usw. wie bei den Eulen entgegentritt.“

Dem *Caprimulgus* schließt sich in bemerkenswerter Weise der ihm nahe verwandte und ähnlich lebende *Podargus* an.

Mit der von mir bei den Singvögeln konstatierten Verlegung der stärksten entwickelten Fächerpartie vom ventralen Ende nach der Mitte geht also eine bedeutende Erhöhung der Faltenzahl einher. Es scheint demnach, als ob mit der stärksten Beanspruchung des Fächers auch die stärkste Versteifung durch Faltenbildung einhergehe.

Wenn man das Beispiel der Schwalbe (*Hirundo urbica*) verallgemeinern darf, was diesmal kaum zu gewagt ist, so hilft dieser Gedanke auch zum Verständnis der Ausnahme. Die Schwalbe weist unter allen „Singvögeln“ fast die niedrigste Faltenzahl auf, und bei ihr findet sich außer der Fovea des monokulären Sehens auch eine zweite, runde Fovea des binokulären Sehens, der Fächer wird also bei ihr seiner Funktion, das räumliche Sehen zu unterstützen, zum Teil enthoben. Unterboten wird sie nur vom Kuckuck mit 10—13 Falten, über dessen Foveae wir aber nichts wissen. Es haben also durchaus nicht die Bestakkommodierenden das entwickeltste Pecten, sondern nach Größenentwicklung wie nach Faltenzahl diejenigen, die am meisten monokulär sehen.

WAGNER gibt an, daß die individuellen Variationen sich für ihn in der letzten Zeit, seitdem er sehr genau und mit dem Mikroskop gezählt habe, vermindert hätten; dagegen muß ich sagen, daß meine Beobachtungen neben den seinigen einer sehr erheblichen individuellen Variation das Wort sprechen.

Asymmetrische Variation der Faltenzahl fand ich in vielen Fällen, am stärksten bei *Aquila*.

Auf die individuellen Variationen komme ich noch zurück.

---

Wie aus meinen obigen Ausführungen hervorgeht, sind für die Gestalt sowie für die Faltenzahl des Fächers in erster Linie bio-

logische Gesichtspunkte maßgebend; jedoch fallen sie mit systematischen vielfach zusammen, so im Falle der Tagraubvögel, der Eulen, der Singvögel.

Die Eigenart des Straußenfächers kann man nur auf Rechnung der Sonderstellung setzen, die dieser Vogel unter den mir vorliegenden im System einnimmt.

Es ist jedoch ganz unmöglich, etwa die Differenzierungshöhe des Fächers der allgemeinen Organisationshöhe der Familien parallel zu setzen, wie es bei der Linse (S. 196) allenfalls anging. Der Straußenfächer ist in seiner Art hoch differenziert. Im übrigen hängt der Differenzierungsgrad teils von biologischen Momenten, teils von der Größe des Auges ab, wie ich schon hervorhob.

#### Ontogenese und morphologische Bedeutung des Pectens.

Allgemein wird heutzutage der Fächer als Anhang der Chorioidea betrachtet, so auch in allen gebräuchlichen Lehrbüchern.

VIRCHOW (1901) hat hauptsächlich auf Grund von Literaturstudien die Frage nach der morphologischen Deutung besprochen. Wie groß die Verworrenheit der bisherigen Ansichten ist, geht aus VIRCHOW'S Darstellung deutlicher hervor als ein klares Ergebnis in betreff dieser Frage.

Eine Arbeit von PARREIDT, die im gleichen Jahre erschien, bringt dagegen wesentlich mehr Klarheit. Auf Grund eigener embryologischer Untersuchungen kam Verfasser zu dem Resultat, daß der Fächer seinem Ursprunge nach der Retina zugerechnet werden muß.

Ich habe 1908, ohne die Arbeit PARREIDT'S zu kennen, mich ganz ähnlich geäußert, freilich ohne die Ontogenese studiert zu haben. Auch aus meiner obigen Darstellung (S. 228 ff) ist ja zu entnehmen, daß ich nervöse Bestandteile, also solche, die vom Sehnerven bzw. der Retina stammen, dem Fächer fast ausschließlich zuerkenne, auch beim Pigment und selbst bei den Gefäßcheiden muß ich diese ectodermale Abkunft annehmen, mesodermal sind nur die Gefäßendothelien. Also weicht meine Auffassung über die morphologische Bedeutung des Pectens erheblich von der landläufigen ab.

Die vergleichende Anatomie stützt sich aber, wo sie nur kann, auch auf die Ontogenese, und daher möchte ich denn hier auf PARREIDT'S Ergebnisse genauer eingehen.

Die Arbeit PARREIDT'S ist leider nur separat erschienen (als

Dissertation), und vielleicht ist sie bisher nicht nach Verdienst bekannt geworden. Der Verfasser hat offenbar mit einer ganz besondern Vorliebe den Fächer behandelt. Seine anatomischen Ergebnisse über dieses Organ stehen wohl hinter den embryologischen zurück, die letztern aber sind sehr wertvoll deshalb, weil Verfasser seine Befunde an *Eudyptes chrysocome* durch Untersuchungen am Hühnchen prüfte und bestätigt fand. Seine Darstellung von der Entwicklung des Pecten ist die klarste von allen bisher gegebenen, und sie stimmt vorzüglich zu meinen Ergebnissen. Ich bin dank der Liebenswürdigkeit des Verfassers in der Lage, die der Arbeit zugrunde liegenden mikroskopischen Präparate selbst untersuchen zu können, und ich finde die Darstellung und die schönen Abbildungen PARREIDT's sehr gut.<sup>1)</sup>

„Am 3. Tage der Bebrütung sehen wir durch den Stiel der Augenblase spindelförmige Zellen in deren Inneres dringen.“

„Am 4. Tage erhebt sich über dem schon deutlich erkennbaren Opticus eine kleine Leiste, die sich auf Querschnitten als kleines Dreieck darstellt, deren Zellen denen der Retina gleichen.“

„Am 5. Tage bildet der Pecten einen kleinen Zapfen.“

„Am 6. Tage beginnt die Einwanderung von Blutkörperchen durch den Sehnerv. Von nun an beginnt der Pecten schneller zu wachsen und am 10. Tage sich einzufalten, ohne Strukturveränderungen aufzuweisen, die nicht schon allgemein bekannt wären.“

Ich bemerke noch, daß nach den Präparaten, auch beim Embryo, die ins Pecten einwandernden Gefäße rein endothelial sind. In einigen Fällen könnte man an die gleichzeitige Einwanderung von etwas zelligem Bindegewebe denken. Falls dieser Schein nicht trügt, müßte ich unbedingt die spätere Resorption dieser Zellen oder ihre Verwendung für die weitere Endothelbildung annehmen.

Sonach ist jedenfalls klar, daß der Fächer ursprünglich ein ectodermales Gebilde ist und es erst sekundär mit Gefäßen imprägniert wird. Es bestätigt sich also vollkommen meine Auffassung, der Fächer ist ein Derivat der ectodermalen Augenanlage.

Untergeordnet ist hiergegen die Frage, ob das Pecten eigentlich der Retina angehört (was PARREIDT sagt) oder dem Sehnerven. Ich habe die Frage früher (1907a) als noch ungewiß, jedoch ihre

---

1) Doch sei es gestattet, einen Irrtum des Verf. kurz zu berichtigen. Seine Glaskörperzellen sind Epidermiszellen der menschlichen Hand.

Lösung im letztern Sinne als die wahrscheinlichere bezeichnet. Fast wäre es ein Streit um Kaisers Bart. Nach Durchsicht der PARREIDT'schen Präparate glaube ich sicher seine Angaben bestätigen zu können, daß die Zellen des embryonalen Pectens am meisten Ähnlichkeit mit denen der Retina haben. Der kleine Anfang des Pectens nimmt sich geradezu aus wie ein Auswuchs der Retina. Soll man ihn deshalb als Appendix der Retina oder als etwas Eignes betrachten?

Worauf es mehr ankommt, ist dieses: das Pecten hat nichts zu tun mit der Neuroepithelschicht der Retina. Es ist also nicht wie die Netzhaut sekundär innerviert, sondern besteht gleich dem Riechepithel aus unmittelbaren nervösen Endigungen.

Eine weitere Frage ist, ob wir eigentlich von Sinneszellen, von einem Sinnesepithel beim Pecten sprechen können oder nicht. Nun, in gewissem Sinne dürfen wir dies wohl, denn die Kölbchen müssen ja Endigungen von Zellfortsätzen sein, obwohl ich die vollständigen Zelleiber samt Kernen nicht aufweisen konnte. Immerhin machen sie in ihrer Gesamtheit nicht gerade einen deutlichen epithelialen Eindruck, da die Kerne nicht in einer Zone liegen, sondern mehr durcheinander, in sehr verschiedenen Entfernungen von der Oberfläche. Namentlich dicht liegen Kerne in den Spitzchen, begreiflicherweise deshalb, weil an diesen Teilen die Oberfläche im Verhältnis zum Inhalt besonders groß ist, also im Verhältnis zum Volum besonders viel Kerne zu den Oberflächengebilden gehörig sind. (Daß ich früher irrtümlich die Kerne in der Brücke des Pectens leugnete, sagte ich schon.)

Beim Embryo ist der epitheliale Eindruck deutlicher. PARREIDT's Zeichnungen stellen dies sehr gut dar.

### Phylognese und Entwicklungsmechanik des Pectens.

Phylognese und Entwicklungsmechanik nenne ich deshalb in einem Atemzuge, weil ich der Meinung bin, daß auch die Morphologie sich die von experimentell-embryologischer Seite gewonnenen Ergebnisse zunutze machen muß. Der Fächer im Auge der Vögel gibt dafür ein Beispiel ab.

Bekanntlich ist die junge Wissenschaft der Entwicklungsmechanik auch von einigen solchen Männern gefördert worden, die durchaus auf vitalistischem Boden stehen.

Die vitalistische Flutwelle ist heute vielleicht schon im Ab-

flauen, doch war sie eine naturgemäße, fast unausbleibliche Reaktion auf eine allzu mechanistische oder (mit W. OSTWALD gesprochen) physistische Auffassung der Lebensvorgänge. Daher konnte sie auch nicht spurlos vorübergehen. Auch der Mechanist vom klarsten Wasser wird heute zugeben müssen, daß gar manche Vorgänge sich ungeahnt viel komplizierter abspielen, als man ehemals annahm, und so manche Geschehnisse in Lebewesen, die man früher physikalisch erklären wollte, haben sich heute als rein biologisch und der physikalischen Auffassung noch verschlossen erwiesen. Die lebende Substanz besitzt mehr eigne Potenzen und steht einfachen physikalischen Wirkungen gegenüber weniger passiv da als nach unserer Anschauung vor bloß 10 Jahren.

Damit spreche ich nicht dem vitalistischen Glauben das Wort, sondern bleibe bei dem mechanistischen, obwohl auch er ein Glaube ist. Denn er ist nicht nur eine nützliche Arbeitshypothese, sondern er hat ja auch jüngst durch den Nachweis der sehr allgemeinen Gültigkeit der R-G-T-Regel im Tier- und Pflanzenreiche bedeutend an Wahrscheinlichkeit gewonnen.

Die biologische Potenz, mit der wir beim Pecten rechnen müssen, ist seine Fähigkeit, dem zu percipierenden Reize entgegen zu wachsen. Nehmen wir diese Fähigkeit als gegeben an, so können wir uns einen großen Teil seiner Gestaltungen und individuellen Variationen ursächlich erklären.

Vergleichende Anatomie und Embryologie lassen übereinstimmend im Fächer ein spät entstandenes, junges Organ erkennen. Seine Variationen sind so groß, wie man sie sonst nur bei rudimentären Organen findet. Bei rudimentären Organen wundert man sich über die Variation nicht, weil man die dem Organ innewohnende Gestaltungspotenz noch als ererbt zuerkennt. Ich meine nun eben, daß man die Gestaltungspotenz auch einem jungen Organ als von vornherein innewohnend zuerkennen muß; sie basiert in unserm Falle in der Fähigkeit, dem Reiz entgegen zu wachsen.

Von diesem Gesichtspunkte aus ist es z. B. nicht erstaunlich, wenn bei *Uria troile* das eine Exemplar ein lentad gerichtetes Spitzchen auf dem Pecten hat, das andere keins, wenn Ähnliches von dem fingerförmigen Fortsatz des Uhupectens gilt — allerdings zeigen die Eulen auch eine beginnende Rudimentierung des Pectens — oder wenn bei *Haliaeetus albicilla* die Zahl der Spitzchen variiert. Das Spitzchen wird da zustande kommen, wo die Energie des Wachstums und der Reiz von der Linse her etwas größer war, es

wird fehlen, wo beide etwas geringer blieben. Daß die gegebenenfalls entstehenden Gebilde die Form von Spitzchen oder wenigstens von Kielen haben, also sich lentad verjüngen, ist verständlich, denn die Energie des Wachstums ist naturgemäß *ceteris paribus* um so geringer, je weiter die betreffende Stelle von der Wurzel des Fächers entfernt ist.

Während jedoch die bloße Wachstumsenergie lentad sich proportional dem linearen Abstände von der Retina vermindern wird (weil das Pecten hauptsächlich in dieser einen Richtung wächst), nimmt der von der Linse ausgehende Reiz proportional dem Quadrat des Abstandes von der Linse ab (weil auf konzentrischen Flächen gleich groß), dieser Wachstumsanreiz vergrößert sich also im Quadrat der Annäherung an die Linse. Daher muß wieder eine Verdickung auf die lentad gerichtete Verjüngung des Spitzchens folgen, sobald das Wachstum mehr durch den Linsenreiz als durch die von vornherein vorhandene Wachstumsenergie gefördert wird. Diesen Fall sehen wir beim Uhu verwirklicht, bei dem ja das Pecten klein bleibt, die Linse aber sehr groß ist: der Fächer endigt in ein distal verdicktes, geknöpftes Spitzchen.

Durch solche Vorstellungen kann man sich die Gestaltung des Fächers und seine Variationen zwar nicht restlos, aber doch in erster Näherung biologisch — nicht rein physikalisch — erklären.

Hingegen kann ich nicht sagen, wie die wellblechähnliche Faltung kausal zustande kommen mag. Sie einfach als Folgeerscheinung eines Wachstums der Fächeranlage in die Breite (in dorsal-ventraler Richtung) anzusehen, scheint mir nicht berechtigt, denn derartige „rein mechanische“ Betrachtungen, die sich an berühmte Namen wie LOTZE und HIS knüpfen, haben zwar eine hohe historische Bedeutung für die moderne Biologie, aber sie gehören ja gerade zu den Ideen, die heute als überwunden gelten müssen.

### **Bemerkung über die Augenmuskeln.**

Je größer das Auge eines Wirbeltieres, um so mehr Raum beansprucht es in der Orbita, und um so weniger Raum bleibt den Augenmuskeln. Daher sind bei großen Augen die Augenmuskeln oft reduziert. Ich konnte dies 1905 bei Selachiern, 1907 bei Teleostern feststellen, für Tiefseeteleosteer mit Teleskopaugen ist derselbe Nachweis durch A. BRAUER erbracht. Daß dasselbe Prinzip auch für die Vögel gilt, beweisen erstens alle Vögel — als scharf-

sichtige Tiere haben sie große Augen, deren Beweglichkeit jedoch gering ist —, zweitens beweisen es die Eulen mit besonders großen und so gut wie unbeweglichen Augen.

Das genannte Prinzip dürfte übrigens nicht nur die geringe Beweglichkeit der Augen, sondern auch die große Beweglichkeit des Kopfes bei Vögeln, wenigstens zum Teil, erklären.

### Rückblick.

Bei dieser Arbeit, die das Vogelauge als Ganzes behandeln will, sei im Rückblick nicht auf jedes speziellere Ergebnis über den feinem Bau des Auges eingegangen, wie solche in fast jedem Kapitel gewonnen wurden. Ich verweise zunächst nur auf einiges Wichtigere aus der Histologie: etwa den feinem Bau des Sehnervenknochens (S. 188, Taf. 6, Fig. 12), des Hornhautendothels (S. 183, Taf. 6, Fig. 3), der Linsenzellen (S. 195, Taf. 7, Fig. 16), der Stäbchen und Zapfen (S. 219 ff., Taf. 8, Fig. 20—26), der Pigmentepithelzellen (S. 224).

Vielmehr möchte ich jetzt darauf hinweisen, daß die wichtigsten Ermittlungen, die ich machen konnte, sämtlich in Beziehung zu einer Tätigkeit stehen, zur Akkommodation des Auges. Durch sie bekommt das Vogelauge sein charakteristisches Gepräge. Das Vogelauge ist das Akkommodationsauge  $\alpha\alpha\tau'$   $\xi\xi\sigma\chi\iota\nu$ , es verfügt über die beste, präziseste Akkommodation und ist daher auch besser als irgendein anderes Auge für diese Funktion ausgerüstet.

Weshalb verfügt es über die ausgezeichnete Akkommodation? Erstens (mit BEER), weil der Vogel zu den schnellsten, präzisesten Bewegungen befähigt ist, zweitens weil die Vögel nicht nur vom binokulären, sondern in ausgedehntestem Maße auch vom monokulären Sehen Gebrauch machen, bei welchem das in der gegenseitigen Stellung der beiden Augen bzw. in der gegenseitigen Lage der Bildpunkte auf der Netzhaut liegende Lokalzeichen, das ja so wichtig für das räumliche Sehen ist, fortfällt.

Und inwiefern ist das Vogelauge besser als andere Augen für die Akkommodation ausgerüstet?

Zunächst besitzt es außer der Linsenakkommodation die Hornhautakkommodation. Das ist bekannt, neu ist höchstens die durch vergleichende Beobachtungen gestützte Erwägung, daß eine

geringe Dicke der Hornhaut und ihre Dickenabnahme nach dem Scheitel die Hornhautakkommodation begünstigt.

Die Linsenakkommodation kann nach der Lage der Muskeln nur durch den MÜLLER'schen Muskel bewirkt werden. Sie ist also völlig unabhängig vom CRAMPTON'schen Muskel, dem Hornhautmuskel, und ebenso unabhängig von der Irismuskulatur. Der BRÜCKE'sche Muskel existiert nicht (gegen MÜLLER u. A.). Besonders wichtig ist für die Würdigung der Akkommodationsleistung, daß die Linsenakkommodation im Vogelauge eine vielfältigere Leistung ist als im Säugerauge. Die Säugerlinse wird durch Entspannung akkommodiert; die Vogellinse 1. durch Entspannung, 2., was schon RABL ahnte, durch einen auf sie ausgeübten Druck. Das morphologische Korrelat hierzu liegt darin, daß bei Vögeln die Linse 1. durch die Zonula Zinnii (wie bei Säugern), 2. durch die Ciliarfortsätze befestigt ist. Durch Kontraktion des MÜLLER'schen Muskels wird nämlich das Corpus ciliare der Linsenachse genähert, woraus jene beiden Wirkungen auf die Linse resultieren.

Die Linse des Vogelauges hat einen sehr eigenartigen Bau. Auf den Ringwulst folgt eine bisher unbekannte Hüllschale, aus einer gesonderten Schicht Linsenfasern bestehend, welche die in ihr gelegene Hauptlinse seitlich und distad umgibt und höchstwahrscheinlich mit dem seitlichen Teil ihrer Innenfläche als Gleitbahn dient für Bewegungen der Hauptlinse in proximodistaler Richtung. Die Bewegungen werden (mindestens zum Teil) ausgelöst durch den Druck, den die Ciliarfortsätze auf die Ringwulstfasern, diese auf die Hauptlinse ausüben. Die Hüllschale besitzt auf ihrer Außenfläche meridional verlaufende Leisten, die ein Abgleiten der Ringwulstfasern verhindern. So viel, wenn auch nicht mehr, glaube ich über die Linsenakkommodation auf Grund der morphologischen Beobachtungen sagen zu dürfen.

Das bekannte Ligamentum pectinatum iridis des Vogelauges mit dem Cavum FONTANAE erachte ich nur für ein postmortales Zerreißungsprodukt, das entsteht, indem die Linse in die Leichenstellung übergeht. Die Fasern des sog. Ligaments liegen also normal unmittelbar der Sclera an und werden wohl dazu dienen, das Zurückschnellen des Corpus ciliare nach Erschlaffung des Ciliarmuskels zu hemmen (anders ist es im Säugerauge). Im ganzen erscheint nach meiner Untersuchung die Ciliarmuskulatur



einfacher, die Linse aber um ebenso viel komplizierter als in den bisherigen Darstellungen.

Zur Empfindung der Linsenakkommodations-Bewegungen besitzt das Vogelauge nicht nur die Innervationsempfindungen des Ciliarmuskels, sondern außerdem ein eignes Sinnesorgan, das Pecten. Die percipierenden Elemente desselben glaube ich in kleinen Kölbchen, den Endigungen sensibler Nerven gefunden zu haben. Sie umstellen zum Teil die Gefäße, zum größern Teil aber sitzen sie an der Oberfläche des Pectens, und in diesem Falle trägt jedes Kölbchen ein Hütchen mit daraufsitzendem, frei in den Glaskörperraum ragendem Härchen, welches geeignet ist, die intraokularen hydrodynamischen Druckschwankungen zu percipieren.

Gleichzeitig wird das Pecten auch der Abdämpfung der intraokularen Druckschwankungen dienen („Regulation des intraokularen Druckes“, RABL).

Je mehr eine Vogelart, nach Lage der Augen und Ausbildung der Foveae retinae zu urteilen, auf das monokuläre Sehen angewiesen ist, um so größer ist das Pecten und um so stärker seine der Festigung dienende wellblechähnliche Faltung. Im entgegengesetzten Falle (Eulen und *Podargus*) konstatiert man die entgegengesetzten Tendenzen, die einer beginnenden Rudimentierung gleichkommen.

Der Scleroticarling des Vogel Auges dürfte mit der Akkommodation in Zusammenhang zu bringen sein, wenn auch (gegen GEGENBAUR) nur sehr indirekt. Er stützt eine schwächere oder stärkere Einbuchtung (Konkavität) der Sclera, so daß sie durch den intraokularen Druck nicht ausgebaucht wird. Die Einbuchtung aber bringt den Ciliarkörper näher an die Linse, so daß die Ciliarfortsätze den Linsenringwulst erreichen. Der Scleroticarling ist so gebaut, daß er in hohem Grade der Beanspruchung auf Biegungsfestigkeit genügt.

---

Ich möchte an dieser Stelle ferner auf ein paar allgemeinbiologische Prinzipien hinweisen, die sich im Verfolg meiner Untersuchung nebenher ergaben.

Das eine ist, daß in zahlreichen Fällen mit der Größe eines Organs seine Differenzierung zunimmt, wahrscheinlich deshalb, weil für jede Differenzierung um so mehr Zellen zur Ver-

fügung stehen, das Material also um so plastischer ist, je größer das Organ. Beispiele liefern der Sclerotikalknochen, der in den größeren Augen eine Markhöhle erhält (S. 186), die Ciliarfalten, die sich in der lentalen Zone bei größeren Augen in Reihen von Fortsätzen auflösen (S. 204), und das Pecten, das in größeren Augen eine stärkere Neigung zur Bildung von Spitzchen zeigt als in kleinern und bei *Aquila* keine Verschmelzung der Falten am distalen Rande mehr erfährt (S. 227). Vielleicht erklärt es sich aus diesem Prinzip, daß vielfach im Laufe der Stammesgeschichte die Größe der Organismen mit der Zeit zunimmt, denn der größere Organismus wird auf diese Weise zum anpassungsfähigern.

Ein anderes Prinzip dürfte darin gefunden sein, daß phylogenetisch junge Organe eine ebenso hochgradige Variabilität besitzen wie rudimentäre Organe. Den Grund dafür möchte ich darin suchen, daß nicht nur dem rudimentären, sondern auch dem jungen Organ eine organisch begründete, physikalisch (bis jetzt) nicht restlos ergründbare Wachstumspotenz innewohnt. Beispiele liefert das Pecten (S. 260 ff.), wohl auch der bei einigen Vögeln den Sehnerven umgürtende Knochen (S. 188).

---

Auch erwähne ich hier die wundervolle Konvergenz zwischen den Eulenaugen und dem Auge von *Podargus strigioides*. Sie erstreckt sich auf die Teleskopform und auf die Lage der Fovea retinae, aber nicht auf die feineren Strukturen. z. B. des Ciliarkörpers, der Fovea (S. 140 ff., 218).

#### Nachtrag bei der Korrektur.

Seither erhielt ich C. HESS' „Untersuchungen zur vergleichenden Morphologie und Physiologie des Akkommodationsvorganges“ (in: Arch. Augenheilkunde, Vol. 62, 1909). Der willkommenen Übereinstimmungen und Annäherungen zwischen HESS und mir gibt es bezüglich der Morphologie, Physiologie und vergleichenden Biologie des Akkommodationsvorganges bei Vögeln so viele, daß ich davon absehen muß, die einzelnen Punkte anzuführen. Ich hebe nur einige besonders wichtige hervor: HESS sah diejenigen Akkommodationsbewegungen des Corpus ciliare, welche ich mutmaße — er schlägt für den MÜLLER'schen bzw. BRÜCKE'schen Muskel (Tensor chorioideae)

den außerordentlich treffenden Namen *Protractor corporis ciliaris* vor — und er beweist zum ersten Male und schlagend die Druckwirkung der Ciliarfortsätze auf die Linse. Auch beweist Verf., daß die Ursprünge der Zonulafasern bei der Akkommodation der Linse genähert werden.<sup>1)</sup> Die Linsenakkommodation kommt auch nach HESS ohne Beteiligung des CRAMPTON'schen Muskels zustande, dieser Muskel dient vielmehr nur der Hornhautakkommodation. Soweit hat also die Betrachtung des morphologischen Baues (FRANZ) zu denselben, von der bisherigen Meinung stark abweichenden Resultaten geführt wie das Experiment (HESS). Ich begrüße dies als eine glücklich überstandene Probe der Physiomorphologie und gewinne daher in den Punkten, die der Physiologe noch nicht berührt hat, ein erhöhtes Vertrauen zu den physiomorphologischen Resultaten.

HESS hebt ferner hervor, daß das *Corpus ciliare proximal* an der Sclera durch ein aus glänzenden, sehr elastischen Fasern bestehendes Band befestigt ist, das sich bei der Protraction des Ciliarkörpers anspannt. Daß dort eine Anspannung (Dehnung) eintreten muß, hob auch ich oben (S. 207) hervor, das Band selbst aber habe ich erst gesehen, nachdem ich durch HESS' Arbeit darauf aufmerksam wurde, und ich habe es in meinem Vortrag 1909 gezeichnet.

Verschieden ist HESS' Ansicht von der meinigen in der Frage der Anteilnahme der Iris an der Akkommodation des Vogelauges. Ich nahm eine solche nicht an, HESS aber meint mit H. MÜLLER, die in der Iriswurzel vorhandene Ringmuskulatur helfe auf die Linse drücken. Die akkommodativen Änderungen der Linse blieben aus, wenn Verf. die Iris bis zu ihrer Wurzel entfernte. Dieses Ergebnis steht in einem nicht erklärten Gegensatze zu demjenigen BEER's. Noch bin ich nicht davon überzeugt, daß diese Angabe von HESS das Richtige trifft. Doch ein bestimmtes Urteil darüber, ob HESS nicht bei der Resektion der Iris zugleich das *Ligamentum pectinatum* zerstört hat, in welchem Falle die Linse schon der Kugelform zustreben, die Wirkung der elektrischen Reizung also vermindert ausfallen muß, steht der Sachlage nach wohl nur dem zu, der HESS' Versuche wiederholt hat. Sollte aber HESS gegenüber

---

1) Verf. hebt hervor, es komme nie zu einer wirklichen Erschlaffung der Zonula selbst, die beim Menschen — nach Verf. — eintreten kann, und er meint, physiologisch sei die Druckwirkung auf die Linse wesentlicher als die Entspannung der Linse.

BEER im Rechte sein, tritt also noch diese Komplikation zum Akkommodationsvorgang im Vogelauge hinzu, so hätte ich aufs neue Grund, vom Akkommodationsauge κατ' ἐξοχὴν zu sprechen.

Aus der Arbeit von HESS verwerte ich noch einige Gedanken. „Tagraubvögel nehmen nur eine kaum nennenswerte Änderung der dioptrischen Einstellung ihres Auges vor, während sie sich ihrer Beute von 200 oder 300 m auf 5—6 m nähern. Erst zum Sehen in größerer Nähe wird ein größerer Akkommodationsaufwand erforderlich, und es hat z. B. das Huhn, das kleine Körner pickt, aber auch in die Ferne gut sehen muß, eine größere Akkommodationsleistung aufzubringen als der Adler, wenn er aus der Höhe auf viel größere Beute schießt und diese vielleicht nur mit den Krallen packt.“ Nun verstehe ich es recht gut, warum der Ringwulst bei den Hühnervögeln und bei den Singvögeln viel bedeutender entwickelt ist als bei den Tagraubvögeln. Von dem namhaften Ornithologen REICHENOW erfährt HESS ferner, daß die Eulen des Nachts ihre Beute vermutlich mehr mit dem Gehör als mit dem Auge aufspüren. Diese Auffassung würde es aufs neue verständlich machen, warum Ringwulst und Pecten bei den Eulen so schwach entwickelt sind, ohne daß jedoch der von mir — beim Pecten — zur Erklärung herangezogene Grund (das rein binokuläre Sehen) wegfallen könnte. —

Bei dieser Gelegenheit gedenke ich auch noch einiger neuerer Arbeiten, die teils erst nach Abschluß meiner Arbeit erschienen sind, teils schon vorher, ohne daß jedoch die Kunde von ihnen bis zu meinem vorgeschobenen Posten gedrungen wäre. Es wird flott gearbeitet auf dem Gebiete.

Ich habe die große Freude gehabt, daß meine Theorie des Teleskopauges nicht nur von minder Beteiligten, HESSE (1908), PÜTTER (1908) u. a., sondern auch von BRAUER (1908), dem Untersucher der Teleskopaugen der Tiefseefische, angenommen worden ist, ja der Verf. bekräftigt durch eine Tabelle den Nachweis, daß die Hauptretina von der Linse in jenen Augen den normalen, zum Empfangen deutlicher Bilder geeigneten Abstand hat. Es gibt freilich einen Punkt, in welchem sich BRAUER mit mir noch nicht einig fühlt: meine Theorie könne nicht die wichtigste Erscheinung am Teleskopauge, die Zweiteilung der Retina, erklären. Es liegt hierin aber gar kein Unterschied der Auffassungen, nur der Definitionen. Ich verstehe unter dem Teleskopauge jedes röhrenförmig verengte (scheinbar ausgezogene) Auge, da man ja schon, lange bevor

man die Teleskopaugen der Tiefseefische kannte, vom „fernrohrartig ausgezogenen“ Eulenaug sprach. Ich werde indessen nicht den Anspruch erheben, die Entstehung der Zerteilung der Retina bei Tiefseefischen und deren augenscheinliche Konvergenz mit den Doppelaugen der Articulata erklärt zu haben.

Bei dem Bau der Chorioidea wäre noch der Arbeit von WOLFRUM zu gedenken. Leugne ich das Vorkommen von Muskelfasern in der Chorioidea gänzlich, so tut Verf. (1908) dasselbe für die „höheren“ Wirbeltiere, und das Ergebnis gewinnt an Gewißheit.

Für sehr beachtenswert glaube ich auch die Arbeit von HOWARD (1908) über die Sehzellen von *Necturus* halten zu sollen, namentlich in ihrem tatsächlichen Teile. Hier interessiert nur eins aus ihr: der Verf. hält (gegen HESSE) an der Plättchenstruktur der Stäbchenaußenglieder fest und verwirft die Annahme von Spiralstrukturen. Die Figuren aber, welche ein Zeugnis von der peinlich exakten Arbeit des Verf. ablegen, scheinen mir noch deutlich die Spiralstrukturen erkennen zu lassen (besonders fig. 18, 21, 23).

NUSSBAUM (1901) gibt die kausale Erklärung dafür, warum das Corpus ciliare so unsymmetrisch gebaut ist, und beschreibt ferner den Rest der fötalen Augenspalte beim Pfau. Da mir diese Arbeit leider erst nach Abschluß meiner Untersuchungen zugänglich wurde, so habe ich auf den Gegenstand nicht geachtet. Hernach habe ich mein allerdings schon vielfach zerschnittenes Material durchgesehen und dabei im Auge der jungen Pfauen, aber auch nur in diesem, das von NUSSBAUM beschriebene Gebilde gefunden, und zwar genau so, wie es NUSSBAUM beschreibt. Mikroskopisch habe ich es nicht untersucht. Nach seiner Lage zum Pecten ist es ganz gewiß, daß das Pecten mit der fötalen Augenspalte keinen direkten Zusammenhang hat.

Endlich stimmen BERND'S Ergebnisse über die Entwicklung des Pectens mit denen PARREIDT'S großenteils überein, die Arbeit ist also ein neuer und sehr willkommener Beweis dafür, daß das Pecten ein retinales Gebilde ist.

Alles dieses paßt also in den Rahmen meiner Ergebnisse.

### **Kurzer Vergleich des Vogelauges mit andern Wirbeltieraugen.**

Vor dem Säugerauge, nach dem jetzigen Stande der Kenntnisse, hat das Vogelaug folgende Eigenschaften voraus: die Verknöcherungen der Sclera; die Beteiligung der Cornea an der

Akkommodation (2 Hornhautlamellen, CRAMPTON'scher Muskel); die Druckwirkung der Ciliarfortsätze auf die Linse beim Akkommodationsvorgang (Heranreichen der Fortsätze an die Linse), den Ringwulst, die Hüllschale der Linse mit Meridionalleisten und die ziemlich scharfe Sonderung der Zentralfasermasse der Linse; die große Beweglichkeit der Iris; die Querstreifung der intraokularen Muskulatur; die bessere Anpassung der Retina an das Formensehen (mehr Ganglienzellen, mehr Zapfen, vielfältigere Ausbildung von Foveae); das Pecten.<sup>1)</sup>

In einer Hinsicht steht das Vogelauge hinter dem Säugerauge zurück, es bildet nie ein Tapetum lucidum aus. Hierin dürfte es aber nur morphologisch zurückstehen, physiologisch vor ihm aber um ebensoviel voraus sein durch eine stärkere Lichtempfindlichkeit der Retina bei Nachtvögeln.<sup>2)</sup>

Will man das Vogelauge mit den Augen der andern Wirbeltierklassen (Reptilien, Amphibien, Fische) Punkt für Punkt vergleichen, so findet man die Verhältnisse bei letztern bisher teils zu lückenhaft bekannt<sup>3)</sup>, teils — so beim Akkommodationsapparat des Frosches (TRETJAKOFF) und der Fische — zu different, als daß eine solche Vergleichung möglich schiene. Urteilt man dagegen nach einigen besonders auffälligen Merkmalen: Bau der Sclera, Bau der Linse, Vorkommen des Pectens, Histiogenese der intraokularen Muskulatur, so wird man nicht zweifeln wollen, daß auch unter ihnen das Vogelauge mehr voran- als zurücksteht. Selbst vor dem gewiß hochkomplizierten Reptilienauge ist das Vogelauge durch den konstanten Besitz des Pectens ausgezeichnet.

Spezialfälle wie die Wassersäugetiere oder *Anableps tetrophthalmus* kommen hier natürlich nicht in Betracht. Es handelt sich nur um die Charaktere der Klassen. Nach ihnen wird man also sagen: das Vogelauge ist unter allen Wirbeltieraugen am weitesten entwickelt und am stärksten differenziert, insbesondere überragt es das Säugerauge.

1) Neuerdings vermeldet JOHNSON das Vorkommen eines Pectens auch bei einigen Säugetieren. Dennoch ist es natürlich bei Säugern längst nicht in der Verbreitung vorhanden wie bei Vögeln, zumal es nach JOHNSON dem Kiwi nicht fehlt, was bisher angenommen wird.

2) Es ist doch wohl anzunehmen, daß das Tapetum im allgemeinen eine stärkere Belichtung und Reizung des Netzhautelements bewirkt, obwohl ich s. Z. für Selachier anderes ausführte.

3) Auszunehmen ist das relativ einfach gebaute Selachierauge.

### Ausblick.

Mit gutem Grunde habe ich es vermieden zu sagen, das Vogelauge sei das höchstentwickeltste oder das vollkommenste unter allen Wirbeltieraugen. Morphologische Vollkommenheitsgrade gibt es meiner Meinung nach nicht, sondern jeder Organismus ist vollkommen, nicht nur physiologisch, sondern auch morphologisch, da Form und Funktion eine Gleichung bilden. Von der Wahrheit und der Bedeutung dieses so außerordentlich klaren Gedankens überzeugt man sich um so mehr, je tiefer man in das Wesen der verschiedenen Organismen einzudringen sucht und je weniger man sie vom anthropozentrischen Standpunkte betrachtet. So ist auch das Vogelauge nichts anderes als das Auge eines schnell beweglichen Tieres.

Ich will noch kurz zeigen, daß man mit der morphologischen Abschätzung der Organisationshöhe zu keinem Ziele kommt.

Jedem wird die Vorstellung geläufig sein, daß in vielen größern und kleinern Abteilungen des Tierreiches gerade die höchst entwickelten Vertreter auch die höchst entwickelten Sehorgane besäßen. Die Organisationshöhe des Auges gehe ungefähr der des Gesamtorganismus parallel. Für manche andern Organe, z. B. für das Geruchsorgan, gilt das durchaus nicht. Ein einwandfreies Beispiel bezüglich der Augen wären die Mollusken in ihrer Gesamtheit. Viele Arthropoden-Gruppen, z. B. die Spinnen, die Insecten, Krebse, liefern weitere Beispiele. Auch die Wirbeltiere könnten genannt werden, insofern z. B. die Selachier relativ einfache Augen besitzen, die Teleosteer schon viel kompliziertere. Die Amphibien haben eine entwickeltere Akkommodationsmuskulatur, das Reptilienauge bildet schon den Übergang zum Vogelauge.

Wenn nun aber das Vogelauge die erste Stelle unter den Wirbeltieraugen einnimmt, so drängt sich mir die Frage auf, ob auch der Gesamtorganismus des Vogelkörpers höher stehe als der des Säugerkörpers. Diese Frage ist wohl noch nie ventilirt worden, soviel man auch sonst über die gegenseitige Stellung von Tieren zueinander Meinungen ausgetauscht hat. Das wäre wohl anders gewesen, wenn nicht gerade der Mensch zu den Säugetieren gehörte.

Viele Gründe sprechen scheinbar dafür, diese Frage zu bejahen. Sie liegen in der komplizierteren Hautbedeckung (Federn), in den Extremitäten (Flügel), im Schnabel (der erst nach Verlust der Zähne entstand), ferner in sehr großer Zahl im Skelet, im Bau der

Atmungsorgane. Die Organe des Kreislaufes weisen zwar bei Säugern manche Zutat gegenüber den Vögeln auf, wogegen die Vögel den prinzipiellen Verschluß des Foramen ovale und die Einverleibung des Sinus venosus in die Vorkammer voraus haben. Im ganzen wird man die Organe des Kreislaufes für unsere Frage als Bejahungsgründe bezeichnen dürfen. Die Blutwärme ist bei den Vögeln eine höhere, was besonders für den erwähnt sei, der mit JORDAN in den Unabhängigkeit verleihenden Eigenschaften, wie Homiothermie, Homoiosmotik usw., ein Kennzeichen des „höhern“ Tieres erblicken will.<sup>1)</sup> Indifferent dürfte sich der Darmtractus verhalten. Wichtige Gründe sind aber in der Paläontologie zu finden, denn die Vögel sind jüngern Ursprungs als die Säuger.

Gründe, um jene Frage zu verneinen, könnten vielleicht im Urogenitalsystem gefunden werden. Es schlägt zwar beim Vogelkörper ganz andere Wege der Entwicklung ein, besitzt aber bei Säugern entschieden mehr Eigenbildungen als bei Vögeln. Ob das auch dann noch zutrifft, wenn man das abgelegte Ei des Vogels mit zum Urogenitalsystem hinzurechnet — denn dann ist erst die Vergleichung eine vollständige —, brauche ich hier nicht zu entscheiden.

Man darf nicht einwenden, die Gründe für die Bejahung beruhten alle oder auch nur meistens auf einer sekundären Anpassung des Organismus, auf dem Flugvermögen. Das trifft zunächst nicht in jeder Beziehung zu — z. B. bei der Entwicklung des Schnabels —, sodann aber sind die Verneinungsgründe, die Eigenschaften des Urogenitalsystems der Säuger sicher auch nicht etwas durchaus Primäres, nur auf „innern“ Ursachen Beruhendes, so viel Gestaltungsenergie kann ich dem Organismus nicht zutrauen; vielmehr erachte ich sie zum Teil als Erfordernisse des Wärmeschutzes für den Fötus, denen bei den schwerfälligen Säugern in anderer Weise genügt wird als bei den beweglichen Vögeln.

Weitere Gründe für die Verneinung liegen in der Gehirnausbildung; sie wiegen nicht schwerer als alle übrigen, das wird jeder einsehen, der sich von der bewußten oder unbewußten An-

---

1) Damit leugne ich nicht, daß JORDAN zu seinem Ziel, der vergleichenden Physiologie unabhängig von der Morphologie zu einem System zu verhelfen, einen sehr geeigneten Weg in dem erwähnten Gesichtspunkte gefunden habe, nur sollten auch da nicht die Worte „höher“ und „nieder“ gebraucht werden.



schauung frei macht, daß die Organismenreihe im Menschen gipfeln müsse.

Die Prüfung der gesamten Organisation ergibt also weder eine uneingeschränkte Bejahung noch eine Verneinung. Die Frage, ob die Vögel oder die Säuger einen höhern Platz im System und am Stammbaum verdienen, bleibt für mich unentschieden und unentscheidbar.

Daß die Vögel höher als die Reptilien, die Teleosteer höher als die Selachier stehen, scheint zwar klarer. Und doch wird auch hieran zu rütteln sein. PETERSEN kam beim Studium des Selachierdarmes, wobei er die mikroskopischen Verhältnisse ausgiebig berücksichtigte, zu dem Schlußurteil: der Selachierdarm erscheine in Struktur und Aufbau durchaus nicht primitiv, das sei aber auch nicht zu verwundern, da ja die uns vorliegenden Formen der Selachier von den Urformen der Wirbeltiergruppen durch eben so lange Zeiträume getrennt seien wie auch heutige Wirbeltierformen. Auch erinnere ich an die Unterschiede in der Gehirnausbildung oder in der Entwicklung äußerer Genitalorgane bei den beiden Ordnungen, Selachiern und Teleosteern.

Ganz ähnlich steht es auch mit der Frage, ob Wirbeltiere, Gliedertiere (Articulata) oder Mollusken sich miteinander nach dem Gesichtspunkte des Hoch und Niedrig vergleichen lassen. Man würde darüber sich nicht so klar sein, wie man es gewöhnlich ist, wenn nicht der Mensch zu den Wirbeltieren gehörte und man die Organisationshöhe der Tiere nicht unbewußt danach abschätzte, wie weit ihre Organisation der anthropozentrischen Idealvorstellung eines Organismus nahe kommt. Der Glaube, daß der Mensch die höchste Stelle im Tierreiche einnehme, ist ein anthropozentrischer Selbstbetrug.

Ich meine also, selbst Amphioxus, selbst die heutigen Amöben sind von den Uroorganismen ebenso weit entfernt und stehen nicht tiefer wie der Mensch und überhaupt alle Organismen, denn jeder Organismus ist vollkommen, jedes Wesen hat seine Eigentümlichkeiten, und vor allem haben alle eine ebenso lange Zeit hinter sich. Für die Stellung eines Wesens zu den andern unterliegen alle andern Kriterien außer jenem der Zeit zu leicht einer Bewertung, die immer subjektiv ist und fast immer anthropozentrisch ausfällt und in keinem Falle objektive Berechtigung hat. So ist z. B. auch eine stärkere Differenzierung nichts Höheres oder Vollkommeneres als eine einfache Organisation.

Man darf sich nach dem Gesagten die heutigen Organismen nicht unter dem Bilde einer aufsteigenden Reihe vorstellen, sondern als eine Schar von nebeneinander stehenden Gebilden. Ich habe in anderm Zusammenhang schon diese Auffassung ausführlicher vertreten (1907d). Das Vogelauge wurde für mich zum Anstoß, kurz darauf zurückzukommen.

Ich brauche hier nicht zu sagen, wie viel Verehrung ich für unsern Veteran, nein für unsern immer noch rüstigen Kämpfer ERNST HAECKEL, den Begründer der Phylogenie und der Stammbaumforschung, habe. Das ist am angegebenen Orte deutlich genug gesagt. Aber ich muß darauf bestehen, daß die gewöhnlichen Stammbäume durchaus anthropozentrisch konstruiert sind. Wir sehen etwas in die Natur hinein, was nicht in ihr liegt. Objektiv richtige Vorstellungen geben höchstens paläontologische Stammbäume, wie solche von HAECKEL in der generellen Morphologie auch entworfen werden, d. h. Stammbäume, in denen gleichzeitig lebende Organismen auf gleicher Höhe stehen. Auch sie müßten eigentlich nicht zweidimensional (flächenhaft) sein, auch nicht dreidimensional (stereometrisch, FÜRBRINGER), sondern vieldimensional.

Die landläufige Redeweise „von der Amöbe bis herauf zum Menschen“ hat dann natürlich keine Berechtigung mehr.

Der Mensch ist durch die Naturforschung immer weiter herabgewürdigt worden: seine Erde steht nicht mehr im Zentrum der Welt, er ist nicht mehr das Lieblingskind des Schöpfers, er steht nicht mehr körperlich, nicht mehr geistig außerhalb des Tierreiches. Die anthropozentrische Denkweise hat ihm seit Menschengedenken einen höhern Platz angewiesen, als er verdient, und tut dies auch heute noch.

Es gibt kein Hoch und Niedrig bei den Organismen.

---

### Literaturverzeichnis.

Die mit \* bezeichneten Arbeiten sind erst im Nachtrag (S. 266—269) zitiert.

- BEAUREGARD, Recherches sur les réseaux vasculaires de la chambre postérieure de l'oeil des vertébrés, in: *Ann. Sc. nat.* (6), Zool., Vol. 4, 1876.
- BEER, TH., Studien über die Akkommodation des Vogelauges, in: *Arch. ges. Physiol.*, Vol. 53, 1892.
- , Die Akkommodation des Auges bei den Reptilien, *ibid.*, Vol. 69, 1898.
- , Die Akkommodation des Auges bei den Amphibien, *ibid.*, Vol. 73, 1898.
- \*BERND, A. H., Die Entwicklung des Pecten im Auge des Hühnchens aus den Blättern der Augenblase, *Diss. med.*, Bonn 1905. (Mir bis jetzt nur im Referat zugänglich.)
- BRAUER, A., Über den Bau der Augen einiger Tiefseefische, in: *Verh. Dtsch. zool. Ges.*, 11. Vers., 1902.
- \*—, Die Tiefseefische, II. Anatomischer Teil, in: *Wiss. Ergebn. Deutsch. Tiefsee-Exp.*, Vol. 15, Lief. 2, 1908.
- BREHM, Tierleben, Kleine Ausgabe, 2. Aufl., Vol. 2, 1893.
- BRÜCKE, E., Über den Musculus Cramptonianus und den Spannmuskel der Chorioidea, in: *Arch. Anat. Physiol.*, Jg. 1846.
- CANFIELD, W. B., Vergleichend anatomische Studien über den Akkommodationsapparat des Vogelauges, in: *Arch. mikrosk. Anat.*, Vol. 28, 1886.
- CHIEVITZ, J. H., Über das Vorkommen der Area centralis retinae in den vier höhern Wirbeltierklassen, in: *HIS' und BRAUNE's Arch. Anat. Entwicklungsgesch.*, Jg. 1891.
- DENISSENKO, G., Über den Bau und die Funktion des Kammes (Pecten) im Auge der Vögel, in: *Arch. mikrosk. Anat.*, Vol. 19, 1881.
- EXNER, S., Über die Funktion des Musculus cramptonianus, in: *SB. Akad. Wiss. Wien, math.-naturw. Cl.*, Vol. 85, Abt. 3, Wien 1882.
- FRANZ, V., Zur Anatomie, Histologie und funktionellen Gestaltung des Selachierauges, in: *Jena. Ztschr. Naturw.*, Vol. 40, 1905.
- , Beobachtungen am lebenden Selachierauge, *ibid.*, Vol. 41, 1906.

- FRANZ, V., Bau des Eulenauges und Theorie des Teleskopauges, in: Biol. Ctrbl., Vol. 27, 1907.
- , Zur Theorie des Teleskopauges, in: Naturwiss. Rdsch., 1907.
- , Das Auge von *Orycteropus afer*, in: Zool. Anz., 1907.
- , Die Welt des Lebens in objectiver, nicht-anthropozentrischer Betrachtung, Leipzig 1907.
- , Nichtanthropozentrische Weltanschauung, in: Verh. naturw. Ver. Hamburg, 1907.
- , Das Pecten, der Fächer, im Auge der Vögel, in: Biol. Ctrbl., Vol. 28, 1908.
- , Der Fächer im Auge der Vögel, in: Verh. Dtsch. zool. Ges., 1908.
- , Die Struktur der Pigmentzelle, in: Biol. Ctrbl., Vol. 28, 1908.
- , Die Eiproduktion der Scholle (*Pleuronectes platessa*), in: Wissensch. Meeresunters., Vol. 9, Abt. Helgoland, 1908.
- , Das Auge von *Orycteropus afer* (PALLAS), in: Denkschr. med.-naturw. Ges. Jena, Vol. 15, 1909.
- \*—, Versuch einer biologischen Würdigung des Vogelauges, in: Verh. Dtsch. zool. Ges., 1909.
- FRIDERICH, C. G., Naturgeschichte der Vögel Deutschlands, 5. Aufl., Stuttgart 1905.
- FÜRBRINGER, M., Untersuchungen zur Morphologie und Systematik der Vögel, 2. Teil, Amsterdam 1888.
- GOLDSCHMIDT, R., Der Chromidialapparat lebhaft funktionierender Gewebszellen (Histologische Untersuchungen an Nematoden, II), in: Zool. Jahrb., Vol. 21, Anat., 1905.
- GRYNFELLT, ED., De l'influence de certaines substances employées en histologie comme fixateurs sur le degré d'ouverture de l'orifice pupillaire. S.-A. aus dem Montpellier Médical.
- , Les bourrelets valvulaires des artères du segment antérieur de l'oeil chez quelques Amphibiens, in: CR. Assoc. Anat. Lille, 1907.
- HAECKEL, E., Generelle Morphologie, Berlin 1866.
- HEINE, L., Physiologisch-anatomische Untersuchungen über die Akkommodation des Vogelauges, in: Arch. Ophthalmol., Jg. 44, Vol. 45, 1898.
- HELD, H., Über den Bau der Neuroglia und über die Wand der Lymphgefäße in Haut und Schleimhaut, in: Abh. sächs. Akad. Wiss. Leipzig, 1904, Vol. 49.
- HESS, C., Untersuchungen über das Sehen und die Pupillenreaktion von Tag- und Nachtvögeln, in: Arch. Augenheilk., Vol. 59, 1908.
- \*—, Untersuchungen zur vergleichenden Physiologie und Morphologie des Akkommodationsvorganges, *ibid.*, Vol. 62, 1909.
- HESS, C., und L. HEINE, Arbeiten aus dem Gebiete der Akkommodationslehre. IV. Experimentelle Untersuchungen über den Einfluß der Akkommodation auf den intraokularen Druck, nebst Beiträgen zur Kenntnis der Akkommodation bei Säugetieren, in: Arch. Ophthalmol., Jg. 44, Vol. 56 1898.

- HESSE, R., Über den feineren Bau der Stäbchen und Zapfen einiger Wirbeltiere, in: Zool. Jahrb., Suppl. 7, 1904.
- \*—, Das Sehen der niederen Tiere, Jena 1908.
- \*HOWARD, A. D., The visual cells in Vertebrates chiefly in *Necturus maculosus*, in: Journ. Morphol., Vol. 19, 1908.
- JACOBY, E., Über die Neuroglia des Sehnerven, in: Klin. Monatsbl. Augenheilk., Jg. 43, Bd. 1, 1905.
- JOHNSON, G. LINDSAY, in: 80. Vers. dtsch. Naturf. und Ärzte in Köln, Sept. 1908, Bericht in: Naturw. Rdsch., 1908, p. 566.
- , in: Phil. Trans. Roy. Soc. London, Vol. 194. Mir nicht zugänglich.
- JORDAN, H., Über Entwicklung vom physiologischen Standpunkte aus, in: Biol. Ctrbl., 1908, Vol. 28.
- KESSLER, L., Entwicklung des Auges der Wirbeltiere, Leipzig 1877.
- KRAUSE, W., Die Retina. V. Die Retina der Vögel, in: Internat. Monatsschr. Anat. Physiol., Vol. 11, 1894.
- , Die Retina, Nachträge, *ibid.*, Vol. 12, 1895.
- KRÜCKMANN, E., Über Pigmentierung und Wucherung der Netzhautneuroglia. I, in: Arch. Ophthalmol., Vol. 60, 1905.
- , II., *ibid.*
- LEUCKART, R., Organologie des Auges, in: GRAEFKE-SAEMISCH, Handbuch d. ges. Augenheilkunde, Vol. 2, Leipzig 1876.
- MATTHIESSEN, L., Über die geometrische Gestalt der theoretischen Retina im periskopischen schematischen Auge, in: Arch. Ophthalmol., Vol. 25, Abt. 4, 1849.
- , Über den physikalisch-optischen Bau des Auges der Vögel, in: Arch. Ges. Physiol., Vol. 38, 1886.
- MIHALKOVICS, V., Untersuchungen über den Kamm des Vogelauges, in: Arch. mikrosk. Anat., Vol. 9, 1873.
- MÜLLER, H., Anatomisch-physiologische Untersuchungen über die Retina des Menschen und der Wirbeltiere, in: Z. wiss. Zool., Vol. 8, 1856.
- , Über den Akkommodationsapparat im Auge der Vögel, besonders der Falken, in: Arch. Optik, Vol. 3, 1857.
- \*NUSSBAUM, M., Die Pars ciliaris retinae des Vogelauges, in: Arch. mikrosk. Anat., Vol. 57, 1901.
- PAGENSTECHER, ARNOLD, Notiz über den hinteren Chorioidealmuskel im Auge der Vögel, in: Verh. phys.-med. Ges. Würzburg, Vol. 10, 1859; auch abgedruckt in H. MÜLLER's gesammelten und hinterlassenen Schriften zur Anatomie und Physiologie des Auges, herausgeg. von O. BECKER, Vol. 1, Leipzig 1872.
- PARREIDT, R., Beiträge zur Anatomie des Auges von *Eudyptes chrysocome* und zur Entwicklung des Pecten im Vogelauge, Inaug.-Diss. phil., Leipzig 1901.
- PERRAULT, Mémoire pour servir à l'histoire naturelle des animaux, 1676, Vol. 2, p. 303.

- PETERSEN, H., Beiträge zur Kenntnis des Baues und der Entwicklung des Selachierdarmes, Teil II, in: Jena. Ztschr. Naturw., Vol. 44, 1908.
- PÜTTER, A., Die Augen der Wassersäugetiere, in: Zool. Jahrb., Vol. 17, Anat.
- \*—, Organologie des Auges, in: Handb. ges. Augenheilk., Vol. 2, Abt. 1, 2. Aufl., Leipzig 1908.
- RABL, C., Über den Bau und die Entwicklung der Linse. Teil 2. Die Linse der Reptilien und Vögel, in: Z. wiss. Zool., Vol. 65, 1898.
- V. PELUGK, A., Über die Akkommodation des Auges der Taube etc., Wiesbaden 1906.
- REICHENOW, A., Die Kennzeichen der Vögel Deutschlands, Neudamm 1902.
- ITTER, C., Zur Histologie der Zapfen der Fischretina, in: Internat. Monatsschr. Anat. Physiol., Vol. 8, 1891.
- , Studien über die Stäbchenschicht der Vögel, *ibid.*, Vol. 8, 1891.
- SCHAPER, A., Bemerkung zur Struktur der Kerne der Stäbchensehzellen der Retina, in: Anat. Anz., Vol. 15, 1898.
- , Noch einmal zur Struktur der Kerne der Stäbchen-Sehzellen der Retina, *ibid.*, Vol. 16, 1899.
- SCHNEIDER, K. C., Histologische Mitteilungen. II. Sehzellen von Rana, in: Arb. zool. Inst. Wien, Vol. 16, 1906.
- SCHULTZE, M., Zur Anatomie und Physiologie der Retina, in: Arch. mikrosk. Anat., Vol. 2, 1866.
- SCHULZE, F. E., Über die Bezeichnung der Lage und Richtung im Tierkörper, in: Biol. Ctrbl., 1893, Vol. 13.
- , Proximal und distal, in: Anat. Anz. und Zool. Anz., 1908.
- SOEMMERRING, D. W., De oculorum hominis animaliumque sectione horizontali commentatio, Göttingen 1818.
- SPENGLER, J. W., Noch einige Bemerkungen über „proximal“ und „distal“, in: Zool. Anz., Vol. 33, 1909.
- STÖHR, PH., Ueber die Querschichtung in den Kernen der menschlichen Stäbchensehzellen, in: Anat. Anz., Vol. 16, 1899.
- STUDNICKA, Über einige Modifikationen des Epithelgewebes, in: SB. Akad. Wiss. Prag, math.-naturw. Kl., 1899.
- TRETJAKOFF, D., Die vordere Augenhälfte des Frosches, in: Z. wiss. Zool., Vol. 80, 1905.
- VIRCHOW, H., Beiträge zur vergleichenden Anatomie des Auges, Habilitationsschr. Berlin 1882.
- , Fächer, Zapfen, Leiste, Polster, Gefäße im Glaskörperraum etc., in: Ergebn. Anat. Entw., Vol. 10, 1900—1901.
- WAGNER, R., Beiträge zur Anatomie der Vögel, in: Abh. bayer. Akad. Wiss., math.-phys. Cl., Vol. 2, 1837.
- \*WOLFRUM, M., Beiträge zur Anatomie und Histologie beim Menschen und den höhern Wirbeltieren, in: Arch. Augenheilk., 1908, Vol. 67.
- ZIEM, Das Schwellgewebe des Auges, in: Arch. pathol. Anat., Vol. 126, 1891.

## Erklärung der Abbildungen.

---

Sämtliche Figuren wurden mit Zeichenprisma entworfen, das Zeichenblatt auf dem Arbeitstisch; die Vergrößerung fällt dadurch um etwa  $\frac{1}{3}$  stärker aus, als wenn man mit Zeichentisch zeichnet. Die angegebenen Linsen sind die, welche zum Entwerfen der Zeichnung, nicht die, welche zum Zeichnen der feinen Details gebraucht wurden. Tubuslänge immer 160 mm. Nur Fig. 20—26 sind Kombinationsbilder, ohne Zeichenapparat stark vergrößert gezeichnet.

- |   |  |
|---|--|
| <p><i>agl</i> Außenglied der Stäbchen und Zapfen<br/> <i>art</i> Arterie<br/> <i>bi</i> Bindegewebe<br/> <i>bz</i> Blutzelle<br/> <i>c. c</i> Conjunctiva corneae<br/> <i>ch</i> Chorioidea<br/> <i>co</i> Cornea<br/> <i>d</i> Deckschicht des Pectens<br/> <i>e</i> Gefäßendothel im Pecten<br/> <i>e. c</i> Endothelium corneae<br/> <i>ell</i> Zapfenellipsoid<br/> <i>ell'</i> 2. Zapfenellipsoid<br/> <i>f, f', f''</i> Falten des Corpus ciliare<br/> <i>fas</i> Pectenfasern<br/> <i>g</i> Gefäß<br/> <i>grp</i> Grundplatte des Corpus ciliare<br/> <i>ha</i> Härchen des Pectens<br/> <i>hl</i> Hauptlinse<br/> <i>hs</i> Hüllschale (Hüllschicht) der Linse<br/> <i>i</i> Iris<br/> <i>igl</i> Innenglied der Stäbchen und Zapfen<br/> <i>k</i> Kittsubstanz<br/> <i>knc</i> Knochen<br/> <i>knp</i> Knorpel<br/> <i>ko</i> Kölbchen an der Oberfläche des Pectens und an den Gefäßen des Pectens<br/> <i>l</i> Linse (in Fig. 17)<br/> <i>l</i> Leisten auf der Hüllschale der Linse (in Fig. 14)</p> | <p><i>l. b</i> lockeres Bindegewebe<br/> <i>l. p</i> sogenanntes Ligamentum pectinatum iridis<br/> <i>m</i> Gefäßmembran im Pecten<br/> <i>m. cr</i> Musculus Cramptoni<br/> <i>m. d</i> Membrana Descemeti<br/> <i>m. m</i> Musculus Mülleri<br/> <i>n</i> Kern (Nucleus)<br/> <i>nf</i> Nervenfaserschicht der Retina<br/> <i>n. o</i> Nervus opticus<br/> <i>nv</i> Nerv<br/> <i>nv'</i> Nervenästchen<br/> <i>p</i> Pecten<br/> <i>pf</i> Pectenfaserschicht<br/> <i>pi</i> Pigment<br/> <i>r</i> Retina<br/> <i>rw</i> Ringwulst der Linse<br/> <i>s</i> Sehne des CRAMPTON'schen Muskels<br/>     = Hornhautsporn<br/> <i>scl</i> Selera<br/> <i>scr</i> Secret<br/> <i>sp</i> Spaltraum zwischen Selera und Corpus ciliare (postmortal) (in Fig. 4 u. 19)<br/> <i>sp</i> Spitzchen (in Fig. 31)<br/> <i>str. c</i> Stratum proprium corneae<br/> <i>ü</i> übertretende Fasern zwischen Hüllschale und Hauptlinse<br/> <i>ven</i> Vene<br/> <i>w</i> wabiges Plasma (im Zapfen)<br/> <i>z. z</i> Zonula Zinnii</p> |
|---|--|

## Tafel 6.

Fig. 1. *Rissa tridactyla* (Formol-Essigsäure). Hornhautendothel nebst Stratum proprium der Hornhaut. WINKEL Ok. 4, Obj. 7.

Fig. 2. *Motacilla alba* (GILSON'sches Gemisch). Stratum proprium der Hornhaut. ZEISS Kompens.-Ok. 8, WINKEL hom. Immers.  $\frac{1}{24}$ .

Fig. 3. Von demselben Auge, Membrana Descemeti und Cornea-Endothel. Dieselbe Vergrößerung. Man beachte die Zellfortsätze.

Fig. 4. *Rissa tridactyla* (Formol-Essigsäure). Meridionalschnitt durch Sclerotalring, Cornea, Corpus ciliare und Iris. WINKEL Ok. 1, Obj. 1.

Fig. 5. Aus einem andern Schnitt derselben Serie, der Knochen des Sclerotalringes. Dieselbe Vergrößerung.

Fig. 6. Aus einem andern Schnitt derselben Serie; zeigt besonders den CRAMPTON'schen Muskel (*m. cr.*). WINKEL Ok. 1, Obj. 3.

Fig. 7. *Motacilla alba* (GILSON'sches Gemisch). Rand des Knorpels, entspricht *knp* in Fig. 4. WINKEL Ok. 1, Obj. 7.

Fig. 8. Dsgl., Knorpel vom Augengrunde. Ok. 1, Obj. 7.

Fig. 9 distaler,

Fig. 10 proximaler Rand des Sclerotalringknochens. Ok. 1, Obj. 7.

Fig. 11. Aus demselben Auge, der dem Foramen opticum anliegende Knochen nebst Scleragewebe. Ok. 4, Obj. 3.

Fig. 12. Dsgl. Ok. 1, Obj. 7.

## Tafel 7.

Fig. 13. *Motacilla alba* (GILSON'sches Gemisch). Meridionalschnitt durch Iriswinkel und Linse. Ok. 4, Obj. 1. Kein Cavum fontanae!

(Fig. 14 auf Tafel 8.)

Fig. 15. *Cereopsis novae-hollandiae* (Sol. mülleri). Ringwulst. Ok. 4, Obj. 1.

Fig. 16. *Motacilla alba* (GILSON'sche Lösung). Linsenzellen (Linsenfäsern) im Querschnitt. Man beachte ihre gegenseitige Verbindung. ZEISS Komp. 8, WINKEL hom. Immers.  $\frac{1}{14}$ .

Fig. 17. *Motacilla alba*. Ciliarfalten und Linse. WINKEL Ok. 4, Obj. 3.

Fig. 18. *Motacilla alba* (GILSON'sche Lösung). Querschnitt durch die vitrale Zone des Corpus ciliare einschließlich der Sclera. Ok. 4, Obj. 7.

Fig. 19. *Uria troile* (Formol). Das Bild entspricht dem von *Rissa tridactyla* (Fig. 4). Der CRAMPTON'sche Muskel fehlt bei *Uria*.

## Tafel 8.

Fig. 14. *Motacilla alba* (GILSON'sches Gemisch): Äquatorialschnitt durch die Linse.



Fig. 20. *Uria troile* (GILSON'sches Gemisch). Stäbchen der Retina. Kombinationsbild, sehr stark vergrößert.

Fig. 21. Dsgl., Zapfen, Kombinationsbild.

Fig. 22. Dsgl., vom Außenglied eines Stäbchens.

Fig. 23. Dsgl.

Fig. 24. Dsgl.

Fig. 25. Dsgl., vom Innenglied eines Stäbchens.

Fig. 26. Dsgl.

Fig. 27. *Bubo bubo* (Formol). Transversalschnitt durch den Fächer. WINKEL Ok. 1, Obj. 1.

Fig. 28. *Podargus strigoides* (Formol). Transversalschnitt durch den Fächer. Ok. 1, Obj. 1.

Fig. 29. *Aquila chrysaetus* (Formol). Sagittalschnitt durch die Wurzel des Fächers. Ok. 1, Obj. 0.

#### Tafel 9.

Fig. 30. *Uria troile* (GILSON'sche Flüssigkeit). Frontalschnitt durch den Fächer. Ok. 1, Obj. 1.

Fig. 31. *Haliaetus albicilla* (Formol). Frontalschnitt durch den Fächer, speziell durch das erste Spitzchen. Ok. 1, Obj. 1.

Fig. 32. *Corvus corax* (MÜLLER'sche Lösung). Sagittalschnitt durch den Fächer, speziell durch den First des Fächers.

Fig. 28—32 etwas schematisiert.

Fig. 33. *Bubo bubo* (Formol). Schnitt durch die innere plexiforme Schicht und die Nervenfaserschicht der Retina sowie durch die Pectenfaserschicht. Ok. 4, Obj. 7.

Fig. 34. *Uria troile* (GILSON'sches Gemisch). Die dem \* entsprechende Stelle aus Fig. 30, aus derselben Schnittserie. Ok. 4, Obj. 7.

Fig. 35. *Bubo bubo* (Formol). Aus einem Frontalschnitt durch die Pectenaltlen. ZEISS Kompens.-Ok. 8, Apochr. Apert. 1,30, 2 mm.

Fig. 36. *Uria troile* (GILSON'sches Gemisch). Dasselbe. Dieselbe Vergrößerung.

Fig. 37. *Haliaetus albicilla* (Formol). Aus der Brücke des Pectens; die Figur zeigt Kunstprodukte, „Verklebungen“. Dieselbe Vergrößerung.

#### Tafel 10.

Alle Figuren gezeichnet bei ZEISS Kompens.-Ok. 8, Apochromat. Apert. 1,30, 2 mm.

Fig. 38. *Uria troile* (GILSON'sches Gemisch). Aus der Brücke des Pectens.

Fig. 39. Dsgl., die der Linse zugekehrte Oberfläche der Brücke des Pectens.

- Fig. 40. Dsgl., von der Wand der Falten des Pectens.  
Fig. 41. *Haliaetus albicilla* (Formol). Kölbchen, Hütchen und Härchen des Pectens.  
Fig. 42. Dsgl.  
Fig. 43. *Bubo bubo* (Formol). Dasselbe.  
Fig. 44. *Aquila chrysaetus* (Formol). Hütchen mit Härchen.  
Fig. 45. *Haliaetus albicilla* (MÜLLER'sche Flüssigkeit). Hütchen mit Härchen.  
Fig. 46. *Haliaetus albicilla* (Formol). Dasselbe.  
Fig. 47. *Bubo bubo* (Formol). Dasselbe.  
Fig. 48. *Motacilla alba* (Formol). Dasselbe.  
Fig. 49. *Uria troile* (GILSON'sche Lösung). Dasselbe.  
Fig. 50. *Corvus frugilegus* (Formol). Dasselbe.  
Fig. 51. *Uria troile* (GILSON'sche Flüssigkeit). Gefäß des Fächers.  
Fig. 52. *Bubo bubo* (Formol). Dasselbe.
-

Nachdruck verboten.  
Übersetzungsrecht vorbehalten.

# Ein großes Parasphenoid bei *Dermochelys coriacea* LINN.

Von

Dr. J. Versluys,  
Privatdozent in Gießen.

Mit 3 Abbildungen im Text.

---

Bei der Betrachtung des Schädels einer erwachsenen *Dermochelys coriacea* (Schädellänge 25 cm) im Sommer 1906 fand ich zu meiner Überraschung, daß bei dieser Schildkröte derjenige Knochen, der bis dahin als Basisphenoid gedeutet worden war, zu einem anscheinend recht wesentlichen Teil ein Parasphenoid ist, welches allerdings mit dem eigentlichen Basisphenoid fest verwachsen ist. Da ich bis jetzt hierüber erst eine ganz kurze Mitteilung in holländischer Sprache ohne Abbildungen veröffentlicht habe (VERSLUYS, 1907), möchte ich hier eine etwas ausführlichere Beschreibung der recht interessanten Verhältnisse geben, welche das Parasphenoid bei *Dermochelys* aufweist.

Betrachtet man den Schädel dieser Schildkröte von unten, so sieht man, daß die Pterygoide einen breiten medianen Knochen (Fig. A *med. Kn*) zwischen sich fassen, der die typische Lage des Basisphenoids der Schildkröten besitzt und bei *Dermochelys* auch immer als solches bezeichnet worden ist (GERVAIS, 1872; BOULENGER, 1889; VAN BEMMELEN, 1896b). Die Pterygoide scheinen in ihrer Mitte schmaler zu sein als sonst bei Schildkröten. Bei genauerer Betrachtung aber sieht man, daß der Randbezirk des sog. Basisphenoids nach vorn und nach den Seiten hin nur von einer dünnen

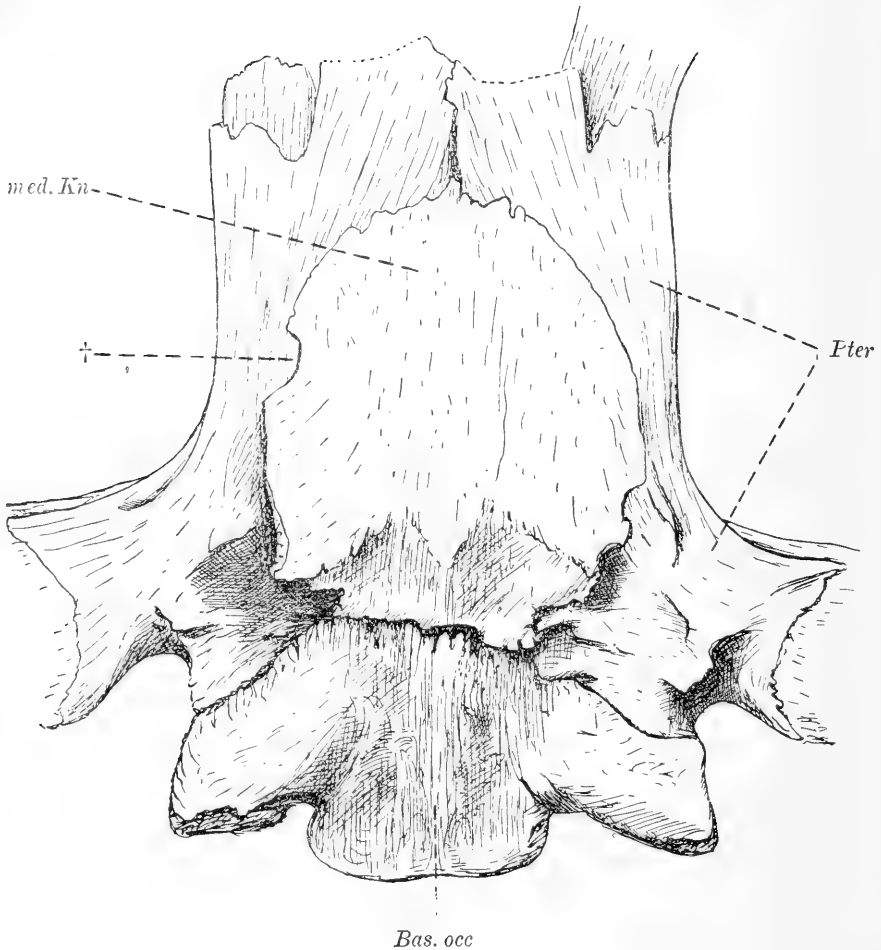


Fig. A.

*Dermochelys*. Hirnschädel, von unten. Nat. Gr.

*Pter* Pterygoid. *med. Kn* medianer Knochen, das Basisphenoid früherer Untersucher. *Bas. occ* Basioccipitale. † Stelle, wo ein Stückchen des Randes des medianen Knochens abgebrochen ist.

Knochenlamelle gebildet wird, welche sich auf der Unterfläche der Pterygoide ausdehnt. Sehr deutlich zu sehen ist dies an der in Fig. A mit † bezeichneten Stelle, wo von dieser Knochenlamelle ein kleines Stückchen des Randes abgebrochen ist und das Pterygoid daher etwas weiter medialwärts sichtbar ist als sonst. Ein medialer

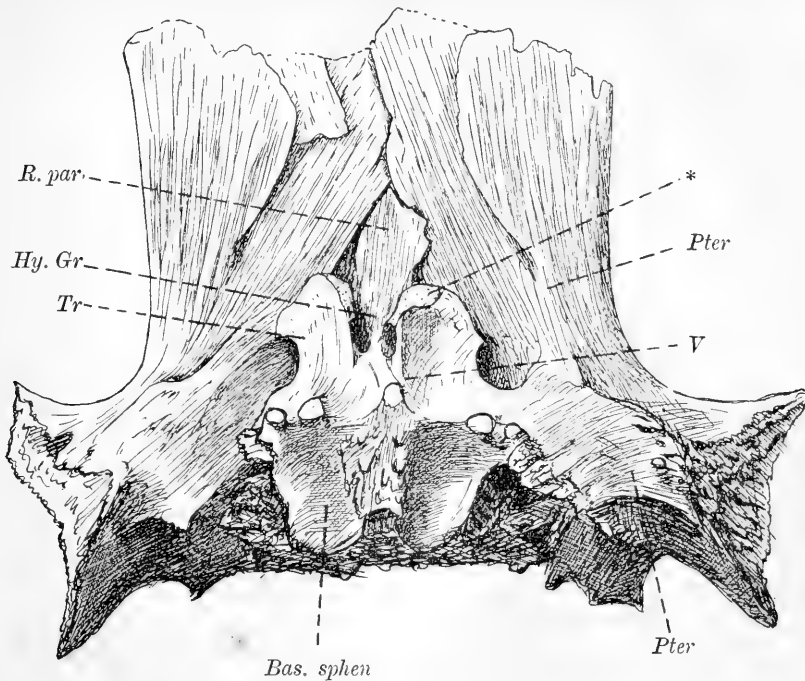


Fig. B.

*Dermochelys*. Basisphenoid, Rostrum und Pterygoide von oben und etwas von vorn gesehen. Nat. Gr.

*Bas. sphen* Basisphenoid. *Tr* knöchernen Basalteile der Trabekel, jederseits von der Hypophysengrube *Hy. Gr* gelegen; an den punktierten Flächen \* setzte sich jederseits der knorplige Teil der Trabekel an. *R. par* Rostrum parasphenoidale. *Pter* Pterygoid. *V* steil abfallende Vorderfläche des Basisphenoids.

Streifen der Pterygoide bleibt offenbar bei der Ansicht von unten verdeckt.

Betrachten wir dieselbe Schädelpartie von oben, so erhalten wir ein wesentlich anderes Bild (Fig. B). Die Pterygoide (*Pter*) erweisen sich als auch in ihrer Mitte ziemlich breite Knochen. Das sehr dicke Basisphenoid (*Bas. sphen*) ist beträchtlich schmäler als der mediane Knochen bei der Ansicht von unten (Fig. A, *med. Kn*), nur 33 mm gegen 52 mm. Etwa in einer Querlinie mit der Mitte der Pterygoide liegt schon die steil abfallende vordere Fläche des eigentlichen Basisphenoids (Fig. B *V*). Dort gehen die beiden knöchernen Basen der Trabekel nach vorn ab (Fig. B *Tr*); letztere sind kurz, d. i. ihr vorderer Teil war offenbar knorplig und muß

sich in den Unterrand des gleichfalls nicht verknöcherten Septum interorbitale fortgesetzt haben. Zwischen diesen knöchernen Basen der Trabekel ragt ein 20 mm langer Fortsatz vom Basisphenoid hervor, der hinten etwa 11 mm breit ist, sich nach vorn zu allmählich verschmälert und zugespitzt endet (Fig. B *R. par*). Die Pterygoide (*Pter*) legen sich den Seitenrändern dieses Fortsatzes an und greifen nach vorn von dessen Spitze etwas übereinander. Der Fortsatz entspricht in seiner Lage ventral von den Trabekeln, in seiner Gestalt und darin, daß er hinten den Boden der Hypophysengrube bildet (Fig. B *Hy. Gr*), dem Processus cultriformis, dem vordern dolchförmigen Teile des Parasphenoids, der Lacertilia, der Rhynchocephalia und anderer Reptilien. Es ist demnach nicht zweifelhaft, daß dieser Fortsatz bei *Dermochelys* auch ein vorderer Abschnitt des Parasphenoids ist, welcher ein „Rostrum sphenoidale“ von ganz beträchtlichen Dimensionen bildet.

Ein solches, nur vom Parasphenoid gebildetes Rostrum nennt man wohl zweckmäßig ein Rostrum parasphenoidale<sup>1)</sup>, im Gegensatz zu einem Rostrum, welches unter Zurücktreten des Parasphenoids von einer vordern Verlängerung des Basisphenoids gebildet wird, also eine Verknöcherung der Trabekel und des Septum interorbitale ist und welches man als Rostrum basisphenoidale bezeichnen kann. Bei Sauropsiden finden sich Übergangsstufen zwischen diesen beiden extremen Typen des Rostrums, indem dieses sowohl aus einem basisphenoidalen wie einem parasphenoidalen Anteil bestehen kann. Dabei ist der parasphenoidale Anteil oft recht klein und mit dem basisphenoidalen verwachsen, fehlt aber nur sehr selten, vielleicht auch niemals, gänzlich.

Primitiv ist zweifellos der Zustand der Rhynchocephalier und Lacertilier, wo das Rostrum nur vom Parasphenoid gebildet wird und ein Rostrum basisphenoidale noch fehlt. Und dies ist auch der Fall bei *Dermochelys*, wo von den Trabekeln nur die Basen verknöchern, das Rostrum aber nur vom Parasphenoid gebildet wird. Dasselbe ist bei *Dermochelys* breiter als bei Lacertiliern und *Sphenodon* und nähert sich dadurch in seiner Form dem Rostrum parasphenoidale von *Seymouria*, einem permischen Cotylosaurier.<sup>2)</sup> Auch bei Ichthyosauriern und Plesiosauriern ist das Rostrum parasphenoidale

1) Rostrum parasphenoidale bei SUSCHKIN, 1899 und GAUPP, 1905b, p. 786 usw.

2) BROILL, 1904, tab. 13, fig. 3b *Ps*.

von bedeutender Breite. Die Selbständigkeit des Rostrums gegenüber dem knorplig präformierten Teile des Schädels kommt bei *Dermochelys* auch darin zum Ausdruck, daß das Rostrum von den dasselbe berührenden knöchernen Trabekelbasen vollständig oder doch beinahe vollständig getrennt bleibt.

Nehmen wir eins der Pterygoide fort, so sehen wir, daß die breite Ventralfläche des aus Parasphenoid und Basisphenoid bestehenden Knochens (*med. Kn* der Fig. A), das Basisphenoid früherer Beschreibungen, dadurch zustande kommt, daß vom ganzen Seiten- und Vorderrande dieses Knochens, also auch vom Rostrum parasphenoidale, nach beiden Körperseiten eine Knochenlamelle abgeht, welche sich der Unterfläche der Pterygoide anschmiegt; diese Lamellen bedingen bei Ansicht des Schädels von unten die breite, vorn gerundete Form des medianen Knochens. Die Lamellen sind medialwärts und hinten am dicksten und werden nach ihrem freien Rande hin immer dünner. Auch vorn, wo sie jederseits vom Rostrum parasphenoidale, in einer Ebene mit dessen Ventralfläche, abgehen, sind die Lamellen nur etwa 1 mm dick, und dadurch setzt sich das erheblich dickere, an seiner Wurzel sogar 5 mm dicke Rostrum parasphenoidale bei Ansicht von oben deutlich gegen die Lamellen ab. Nur die verdickte mittlere Partie, welche bei Ansicht von oben zwischen den Pterygoiden allein sichtbar ist, ist das ursprüngliche Rostrum parasphenoidale; die seitlichen Lamellen sind Neubildungen, welche offenbar eine bessere Befestigung der Pterygoide am Hirnschädel bezwecken, als sie sonst, lediglich durch Anlagerung des schmalen Innenrandes der Pterygoide gegen das Basisphenoid, erreicht werden könnte.

Es fragt sich aber, ob die seitwärts vorragenden Knochenlamellen dem Parasphenoid oder dem Basisphenoid angehören. Nun geht der vordere Teil dieser Lamellen ohne jede Grenze<sup>1)</sup> aus dem Rostrum parasphenoidale hervor und ist vom Basisphenoid so weit entfernt, daß es kaum zweifelhaft erscheint, daß hier eine Verbreiterung des Rostrum parasphenoidale stattgefunden hat. Höchst wahrscheinlich gehört die ganze vordere Hälfte der bei Ansicht von unten sichtbaren, bisher als Basisphenoid gedeuteten Knochenplatte (Fig. A *med. Kn*) dem Parasphenoid an. Die hintere Grenze des Parasphenoids läßt sich aber an dem mir vorliegenden ältern Schädel nicht bestimmen. Es ist möglich, daß die seitlich vor-

1) Zunächst abgesehen von der viel geringern Dicke der Lamellen.

ragenden Knochenlamellen, welche den Pterygoiden von unten anliegen, nur vom Parasphenoid gebildet werden, ja daß das Parasphenoid die ganze Ventralfläche des Basisphenoids bedeckt, letzterer Knochen also von unten her gar nicht oder nur zu einem kleinen hintern Teil sichtbar ist. Da aber hierüber sichere Auskunft wohl erst durch die Untersuchung von Schädeln sehr junger Exemplare erhalten werden kann, wo es noch gar nicht zu einer Verwachsung von Parasphenoid und Basisphenoid gekommen ist, will ich jetzt hierauf nicht weiter eingehen. Es bleibt die Längenausdehnung des Parasphenoids demnach unbestimmt; sie könnte anscheinend bis 60 mm, aber auch bedeutend weniger betragen. Die Breite des Parasphenoids übersteigt 50 mm. Und so ergibt sich, daß statt eines rudimentären Parasphenoids oder sogar gänzlichen Fehlens dieses Knochens, wie man bis vor kurzem für die Schildkröten angenommen hatte, *Dermochelys* das größte überhaupt von lebenden Reptilien bekannte Parasphenoid aufweist.

Aus obiger Beschreibung geht hervor, daß der betreffende Teil des Schädels bei *Dermochelys* ganz anders gebaut ist, als man es bis jetzt aufgefaßt und beschrieben hatte. Vergleichen wir z. B. die Beschreibung, die BOULENGER (1889, p. 8) gegeben hat. Da heißt es: „The pterygoids are smaller than in any other Chelonian; they are nearly entirely separated from each other by the large basisphenoid, which extends forwards as far as the posterior borders of the orbits . . .“ Die schmale Form der Pterygoide sowie die Tatsache, daß dieselben durch das Basisphenoid größtenteils voneinander getrennt werden, sind Besonderheiten, welche auch GERVAIS (1872, p. 205) und VAN BEMMELEN (1896, p. 282) erwähnt haben. Und doch ist dieser Unterschied nur ein scheinbarer. Die Pterygoide sind gar nicht schmaler als z. B. bei *Chelone*; sie werden nur bei Ansicht von unten teilweise von einer Knochenlamelle bedeckt. Und letztere Lamelle darf nicht ohne weiteres dem Basisphenoid zugerechnet werden, wie man es bisher immer getan hat, denn sie wird ganz oder zu einem wesentlichen Teil vom Parasphenoid gebildet. Nicht das Basisphenoid dehnt sich bis zum hintern Rande der Augenhöhlen aus, sondern das Rostrum parasphenoidale und die davon abgehenden lateralen Knochenlamellen.

Es ist also einerseits *Dermochelys* in der Form seiner Pterygoide nicht so erheblich von *Chelone* verschieden, wie man bisher geglaubt hat; andererseits aber werden durch die hier mitgeteilten Besonderheiten des Schädels von *Dermochelys* die Unterschiede, welche diese



Form von *Chelone* trennen, noch größer, als bis jetzt bekannt war. Bei *Chelone* fehlt ein selbständiges Rostrum parasphenoidale. Das dort vorhandene, gut entwickelte Rostrum ist eine Verknöcherung der Trabekel, die sich nach vorn im Unterrande des Septum interorbitale fortsetzt; an seiner Bildung beteiligen sich anscheinend nur geringe Reste eines Parasphenoids.<sup>1)</sup> *Chelone* zeigt hierin viel weniger primitive Verhältnisse als *Dermochelys*. Auch die Ausdehnung einer ganz oder teilweise zum Parasphenoid gehörigen Knochenlamelle auf der Unterfläche der Pterygoide bei *Dermochelys* bildet einen wesentlichen Unterschied gegenüber *Chelone*, wo die Pterygoide sich bekanntlich gerade umgekehrt verhalten und den größten Teil der Unterfläche des Keilbeins bedecken. So wird bei diesen beiden Typen von Meeresschildkröten eine gute Befestigung der Pterygoide am Keilbein in gänzlich verschiedener Weise erreicht. Dies sowie die verschiedene Zusammensetzung des Rostrums sprechen entschieden gegen eine engere Verwandtschaft von *Dermochelys* mit *Chelone*, welche von mehreren Untersuchern befürwortet wurde (BAUR, 1889, p. 191; CASE, 1898, p. 50; DAMES, 1894, p. 16), und bestätigen die Ansicht von BOULENGER (1888, p. 353), der sich auch VAN BEMMELEN (1896a, p. 325) und andere angeschlossen haben, daß *Dermochelys* mit *Chelone* gar nicht näher verwandt ist.

Inwieweit andere Schildkröten im Parasphenoid Verhältnisse aufweisen, welche sich denen von *Dermochelys* nähern, möchte ich hier noch nicht erörtern; ein mehr oder weniger deutliches Rostrum parasphenoidale scheint ziemlich verbreitet zu sein (vgl. GAUPP, 1905, p. 301; SIEBENROCK, 1897, p. 261—262, der aber das Parasphenoid als einen Teil des Basisphenoids deutet und beschreibt).

Es ist interessant, daß das Parasphenoid, ein Knochen, der bei

---

1) Ich befinde mich hier nur scheinbar im Widerspruch mit GAUPP (1905a, p. 301, Anm. 1), welcher angibt, daß bei Schildkröten das Parasphenoid den vordern Schnabel des Keilbeins bildet, ohne dabei einen Anteil der Trabekel zu erwähnen. Herr Prof. GAUPP teilte mir mit, daß er lediglich seine Entdeckung des Parasphenoids bei Schildkröten habe veröffentlichen wollen, ohne sich über die Zusammensetzung des Schnabels des Schildkrötensphenoids auszusprechen, vor allem ohne dabei eine Beteiligung der verknöcherten Trabekel bestreiten zu wollen. Bei allen Schildkröten, von denen ich Schädel gesehen habe, mit einziger Ausnahme von *Dermochelys* und in geringerem Maße auch von *Chelydra*, tritt der Anteil des Parasphenoids am Rostrum zurück, während die verknöcherten Trabekel, dazu eventuell auch der untere Rand des Septum interorbitale, die Hauptmasse des Rostrums bilden.

den Reptilien, auch schon bei den Cotylosauriern, im Vergleich mit den Amphibien stark rückgebildet ist, sich bei *Dermochelys* wieder progressiv entwickelt hat, und zwar in Zusammenhang mit einer neuen Funktion: der Befestigung der Pterygoide an der Basis des Hirnschädels. Bei andern Reptilienordnungen ist mir nur ein ähnlicher Fall bekannt, und zwar von *Plesiosaurus macrocephalus*, dessen Schädel von ANDREWS beschrieben und abgebildet wurde (1896). Das von ANDREWS beschriebene Stück befindet sich im Britischen Museum für Naturgeschichte in London (Inventar-No. 49202). Bei diesem Plesiosaurier (Fig. C) verbreitert sich das Parasphenoid nach

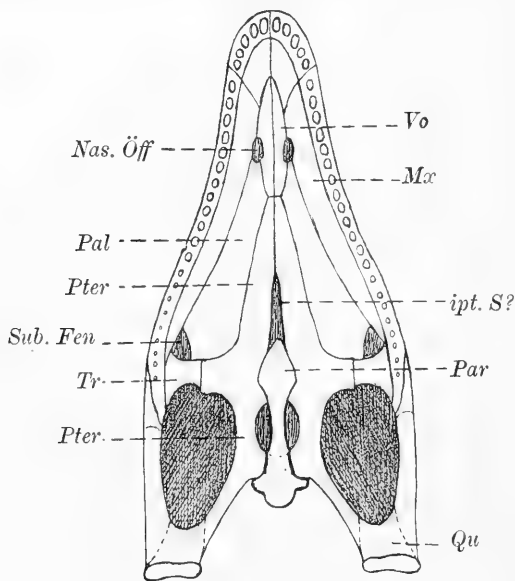


Fig. C.

Knöchernes Munddach von *Plesiosaurus macrocephalus* BUCKL. (nach ANDREWS, 1896, Textfig. 2 und tab. 9, fig. 1), mit einigen Änderungen nach dem Originale. 1:5.

*ipt. S?* interpterygoidaler Spalt (?). *Mx* Maxillare. *Nas. Öff* innere Nasenöffnung. *Pal* Palatinum. *Par* Parasphenoid. *Pter* Pterygoid. *Qu* Quadratbein. *Sub. Fen* suborbitales Fenster. *Tr.* Transversum. *Vo* Vomer.

vorn zu und legt sich mit seinem Randteile ein wenig auf die Ventralfläche der Pterygoide. Nach Betrachtung des Originals ist es mir nicht wahrscheinlich, daß die Lage der Pterygoide dorsal vom Rande des Parasphenoids die Folge einer nachträglichen Ver-

schiebung der Knochen bei diesem fossilen Schädel ist, wie es ANDREWS (1896, p. 247) vermutet.

Längere Zeit hat man den Schildkröten den Besitz eines Parasphenoids abgesprochen. Erst vor kurzem hat GAUPP (1905a, p. 301, Anmerkung; 1906, p. 65) auf Grund der Untersuchung embryonaler *Podocnemis*-Schädel und der Betrachtung von Schädeln erwachsener Schildkröten mitgeteilt, daß den Schildkröten ein Parasphenoid zukomme, und zwar in einer Form, die ganz an diejenige erinnert, welche dieser Knochen bei „Sauriern“ aufweist. Ich habe dann 1907 das Parasphenoid bei *Dermochelys* kurz beschrieben, und FUCHS (1907, p. 453) hat bei Embryonen von *Emys* ein Parasphenoid gefunden. Darin, daß aus diesen Befunden hervorgeht, daß der Vomer der Schildkröten nicht, wie es BROOM (1902, p. 556) glaubte, dem Parasphenoid der Lacertilier, Rhynchocephalier und anderer Reptilien entspricht, sind FUCHS und ich GAUPP beigetreten. Die Betrachtung des Schädels der erwachsenen *Dermochelys* (vgl. Fig. A und B) läßt in dieser Frage wohl keinen Zweifel übrig.

Die Verhältnisse des Parasphenoids bei *Dermochelys* sind dadurch, daß ein selbständiges Rostrum parasphenoidale in guter Ausbildung vorhanden ist, sehr interessant für die Phylogenie der Schildkröten. Denn es geht hieraus hervor, daß als unmittelbare Stammformen der Schildkröten nur Reptilien mit einem gut entwickelten Rostrum parasphenoidale in Betracht kommen. Wenn CASE (1905, p. 155, 156) in seiner interessanten Übersicht über die Merkmale, welche für eine Verwandtschaft der Schildkröten mit den permischen Diadectiden sprechen, auch das Fehlen eines Parasphenoids bei beiden Ordnungen hervorhebt, so fällt dieses Argument für eine nähere Verwandtschaft beider Ordnungen fort.

Die Placodontier, besonders *Placochelys*, in denen JAEKEL (1902, p. 135) sehr nahe Verwandte der Stammformen der Schildkröten erblickt, zeigen in den Pterygoiden und in der Basis des Hirnschädels hoch spezialisierte Verhältnisse, aus denen eine Gaumenbildung, wie sie *Dermochelys* aufweist, sich schwerlich mehr entwickelt haben könnte. Später hat JAEKEL (1907, p. 89) die Verwandtschaft der Schildkröten und Placodontier aber als weniger eng dargestellt, was mit der Bildung des Gaumens bei *Dermochelys* besser in Einklang steht. In meiner holländischen Mitteilung (1907) habe ich auf die Möglichkeit hingewiesen, daß mit den Basen der Trabekel bei *Dermochelys* rückgebildete Basipterygoidfortsätze verbunden seien. An dem mir vorliegenden Schädel sind nämlich in dieser Region,

besonders rechtsseitig, Andeutungen eines rudimentären Basipterygoidgelenks vorhanden. Gelegenheit dies zu prüfen, hat mir bis jetzt gefehlt.

Herrn Prof. MAX WEBER in Amsterdam spreche ich für die Überlassung eines Schädels von *Dermochelys* aus der Sammlung der Siboga-Expedition meinen verbindlichen Dank aus.

März 1909.

---

### Nachtrag.

Herr stud. L. NICK, der im hiesigen Zoologischen Institut zur Zeit den Schädel von *Dermochelys* an einem reichen Materiale bearbeitet, teilt mir freundlichst mit, daß er bis jetzt keine weiteren Andeutungen eines Basipterygoidgelenks gefunden hat. Ich habe mich von der Richtigkeit seiner Angaben überzeugt. Es liegt also beim Schädel der Siboga-Sammlung wahrscheinlich nur eine zufällige Ähnlichkeit mit einem Basipterygoidgelenke vor.

August 1909.

---

### Literaturverzeichnis.

---

- ANDREWS, CH. W. (1896), On the Structure of the Plesiosaurian skull, in: Quart. Journ. geol. Soc. London, Vol. 52, p. 246—253.
- BAUR, G. (1889), Die systematische Stellung von *Dermochelys* BLAINV., in: Biol. Ctrbl., Vol. 9, p. 149—153, 180—191, 618—619.
- (1896), Bemerkungen über die Phylogenie der Schildkröten, in: Anat. Anz., Vol. 12, p. 561—570.
- VAN BEMMELEN, J. F. (1896a), Bemerkungen zur Phylogenie der Schildkröten, in: CR. 3. Congrès internat. Zool. (Leyde), p. 322—335.
- (1896b), Bemerkungen über den Schädelbau von *Dermochelys coriacea*, in: Festschr. GEGENBAUR, Vol. 1, p. 277—285.
- BOULENGER, G. A. (1888), Remarks on a note by Dr. G. BAUR on the Pleurodiran Chelonians, in: Ann. Mag. nat. Hist. (6), Vol. 2, p. 352 bis 354.
- (1889), Catalogue of the Chelonians, Rhynchocephalians and Crocodiles in the British Museum (Natural History) London.
- BROILL, F. (1904), Permische Stegocephalen und Reptilien aus Texas, in: Palaeontographica, Vol. 51, p. 1—120.
- BROOM, R. (1903), On the Mammalian and Reptilian vomerine bones, in: Proc. Linn. Soc. N. S. Wales, Oct. 1902, p. 545—560.
- CASE, E. C. (1898). On the osteology and relationships of *Protostega*, in: Journ. Morphol., Vol. 14, p. 21—55.
- (1905), The osteology of the Diadectidae and their relations to the Chelydosauria, in: Journ. Geol., Vol. 13, p. 126—159.
- DAMES, W. (1894), Die Chelonier der Norddeutschen Tertiärformation, in: Palaeont. Abh. (DAMES u. KAYSER), Vol. 6 (N. F. Vol. 2), p. 197—220.
- FUCHS, H. (1907), Untersuchungen über Ontogenie und Phylogenie der

- Gaumenbildungen bei den Wirbeltieren. 1. Mitt. Gaumen der Schildkröten, in: *Z. Morphol. Anthropol.*, Vol. 10, p. 409—463.
- GAUPP, E. (1905a), Neue Deutungen auf dem Gebiete der Lehre vom Säugetierschädel, in: *Anat. Anz.*, Vol. 27, p. 273—310.
- (1905b), Die Entwicklung des Kopfskelettes, in: O. HERTWIG, *Handbuch der Entwicklungslehre der Wirbeltiere*, Vol. 3, Teil 2.
- (1906), Ueber allgemeine und spezielle Fragen aus der Lehre vom Kopfskelett der Wirbeltiere, in: *Verh. anat. Ges. (Rostock)*, p. 21—68.
- GERVAIS, PAUL (1872), *Ostéologie du Sphargis luth*, in: *Nouv. Arch. Mus. Hist. nat. Paris*, Vol. 8, p. 199—228.
- JAEKEL, O. (1902), Ueber *Placochelys* n. g. und ihre Bedeutung für die Stammesgeschichte der Schildkröten, in: *Neues Jahrb. Min. Geol. Pal.*, Jg. 1902, Vol. 1, p. 127—144.
- (1907), *Placochelys placodonta*, etc., in: *Resultate wiss. Erforschung des Balatonsees*, Vol. 1, 1. Teil, *Palaeont. Anhang*, Budapest.
- SIEBENROCK, F. (1897). Das Kopfskelet der Schildkröten, in: *SB. Akad. Wiss. Wien, math.-naturw. Kl.*, Vol. 106, Abt. 1, p. 245—326.
- SUSCHKIN, P. (1899), Zur Morphologie des Vogelskelets. I. Schädel von *Tinnunculus*, in: *Nouv. Mém. Soc. Natural. Moscou*, Vol. 16, p. 1 bis 163.
- VERSLUYS, J. (1907), Een goed ontwikkelt parasphenoid bij *Dermochelys*, in: *Tijdschr. Nederl. dierk. Ver. (2)*, Vol. 10, *Versl. d. Vergad.* 29. Sept. 1906, p. 18.

*Nachdruck verboten.  
Übersetzungsrecht vorbehalten.*

# The Ovogenesis of Hydra.

By

**Elliot R. Downing, Ph. D.**

The Northern State Normal School, Marquette, Mich. U. S. A.

**With plates 11—12 and 2 figures in text.**

---

The earliest recorded observations on the egg production of *Hydra* were made during the fifth decade of the eighteenth century. Since then, many investigators have studied the ovogenesis of this fascinating animal. The volume of early publications regarding the formation of the egg and its development is much greater than that regarding the development of the sperm, summarized by the author in a preceding paper. In fact a fairly complete ovogenesis of hydra can be patched together from the accurate but scattered facts already recorded.

It has seemed a not altogether thankless task to summarize, in one article, these data, spread through several languages and some two centuries. Abundant material gave promise of clearing up, also, some of the conflicting statements and unsettled points. The study was deemed worth while, too, because the remarkable disintegration, recorded by HARGITT in the nuclei of the oocytes of some of the coelenterates, makes it desirable to further study this group with especial reference to the nuclear changes in ovogenesis.

### Material.

The bulk of the work has been done on *Hydra dioecia* with abundant *H. fusca* for comparison; I have also had the ovaries of *H. grisea* and *H. viridis* under frequent observation, both in living and preserved material. The animals have been collected at several localities. At Chicago, Ill., I have obtained all four species, all but *H. grisea* with eggs; at Beloit, Wisc., I have collected *H. fusca* and *H. viridis*, both sexually mature; at Marquette, Mich., all four species with ovaries and spermaries. I have collected, in the park ponds of New York City, *H. viridis*, *H. fusca* and *H. grisea* and, through the kindness of Mr. D. D. WHITNEY, have received *H. dioecia* from ponds on the Palisades, opposite the city, in New Jersey.

### Species.

R. HERTWIG has criticised me (20) for separating *Hydra dioecia* from *H. fusca*. He thinks such separation is premature, at least, and prefers to regard the form I have named *H. dioecia* merely a dioecious condition of *H. fusca*. He says, "Er [DOWNING] nennt die hermaphrodite Form *H. fusca*, die getrennt geschlechtliche *H. dioecia*. Ich billige das Verfahren DOWNING's nicht. Wir wissen noch zu wenig, ob Hermaphroditismus und Gonochorismus immanente Charaktere der verschiedenen *Hydra*-Arten sind oder nicht die Konsequenzen ihrer Existenzbedingungen im weitesten Sinne des Wortes, so daß je nach der Einwirkungsweise derselbe hermaphrodite, rein männliche oder rein weibliche Individuen entstehen würden. . . . So lange wir über diese Dinge noch nicht genügend orientiert sind, ist es nicht ratsam, dem Hermaphroditismus oder Gonochorismus Bedeutung für die systematische Unterscheidung verschiedener *Hydra*arten beizumessen." How many specific names would be given were we to wait until we are thoroughly oriented on the physiological factors which condition specific differences!

Permit me again to state that it is not alone on the basis of a constant distinction of the sexes that the new specific name was given. *H. dioecia* differs from *H. fusca* in other respects: its size is, on the average, notably greater; the length of its tentacles, in proportion to body length, is greater; its embryo shell is spherical while that of *H. fusca* is strongly flattened after attachment. I suggest, now, this added point of difference. So far as my own observations go, *H. dioecia* is the only hydra which habitually bears



many eggs in the same ovary. My own observation is not yet sufficiently extensive to state this as an invariable rule; I suggest it to elicit added observations. Ovaries with two or more eggs, each with a separate nucleus, such ovaries as are figured in Fig. 1, Plate 11, are common in *H. dioecia*, but I have never seen such in other species. NUSSBAUM states that *H. fusca* and *H. grisea* may have two or even more eggs in each ovary. I am inclined to think that the statement is due to a confusion of *H. dioecia* with the other species, a confusion which will, I believe, account for many of the conflicting statements regarding the habits of hydra.

In my experiments, largely with *H. dioecia*, I failed to induce the formation of sex organs by means of cold as R. HERTWIG has done with *H. fusca*. These experiments, he thinks, are therefore "sehr unvollkommen" and the failure he considers an additional reason for hesitation in ascribing the new specific name, as it demonstrates, I presume, the general unreliability of my conclusions. But D. D. WHITNEY found in the case of *H. viridis* that merely putting the hydras into the cold did not produce the sex organs; they must, after prolonged exposure to the cold, be brought into a higher temperature. Such differences in physiological behavior between *H. fusca* and *H. viridis* may well permit the inference that a similar difference would prevail between *H. fusca* and *H. dioecia*. My failure to obtain the same results as R. HERTWIG, instead of being an added reason, then, against the specific separation of the two forms, may well be used as an added argument for such separation.

I merely wish here, without prolonging the discussion, to justify my former opinion and the present continued use of the new specific name. Additional careful observation can alone decide whether the new species is really such or merely a variety, but the evidence so far adduced seems to favor the former alternative.

### Methods.

No better method of killing has been devised than that before found effective. The animal is placed in a drop of water in a watch glass and allowed to expand fully. Ten c. c. of one half per cent osmic acid is then added quickly; death is instantaneous. The hydra is at once lifted from the acid and put into MERKEL'S fluid; this has been allowed to act varying times up to several days: six hours is adequate for fixation; twenty four hours is not excessive.

HERMANN'S solution has been used in place of the MERKEL'S with almost equally good results. Strong FLEMMING, MÜLLER'S fluid and ZENKER'S have all been used, with fair results, both as killing agents and to harden after the osmic acid; the material so preserved has been valuable in checking the results obtained from the osmic-MERKEL method. After the usual treatment in the fixing fluids, the animals have been dehydrated in the several grades of alcohol, cleared in cedar oil and imbedded in parafin. Sections 5—8  $\mu$  thick answer best for the ovogenesis.

Staining has been done on the slide. The best stains found are HEIDENHAIN'S ironhaematoxylin with Bordeaux red or gentian violet for counter stain or gentian violet for the nuclear stain and Bordeaux red as counter stain. Safranin and gentian violet have given some excellent results, particularly with the thicker sections. The gentian violet is especially useful as it stains the endodermal gland cells distinctly, brings out the cell walls everywhere plainly and colors the developing nettle cells intensely so that their early stages are readily distinguished from the oogonia which stain much more lightly. As intravital stains, methyl blue and neutral red have been used; the latter is particularly satisfactory. Sudan III has been used to stain the fats in fresh material.

Many phases of the egg formation may be watched in living material that is lightly stained. The earlier observations, even those of KLEINENBERG, were made on such living specimens or on macerated and teased material. HERTWIG'S macerating fluid has been found valuable for separating the tissue elements and considerable labor has been expended in attempting to study the egg development in such preparations; occasionally they are instructive but nothing like as satisfactory views are obtained as sections give. The earlier workers, by these methods, must have acquired marvellous dexterity in manipulation or else unlimited patience.

### The Time of Sexual Maturity.

The time of sexual maturity is subject to wide fluctuations even in the same species; it is probably, however a seasonal phenomenon. In general *H. grisea* and *H. viridis* are found sexually mature in spring and summer, *H. fusca* and *H. dioecia* in fall and early winter, *H. dioecia* rather later than *H. fusca*. Possibly unusual seasonal changes will account for the erratic times of maturity that have been recorded. It is interesting to note that *H. viridis*, usually

mature in spring, has been found by D. D. WHITNEY to form sex organs when taken from a low to a considerably higher temperature; while *H. fusca* which customarily matures in the fall, has been found by R. HERTWIG to develop spermaries when removed from room temperature to lower temperature.

One would expect that in such closely related forms the real cause of the formation of the sex organs would be identical and that the temperature changes are probably occasions rather than causes of their appearance. R. HERTWIG holds this opinion and proposes the hypothesis that the sexual process follows as an effect of the depression of the cells, a depression similar to that of the protozoan before conjugation and which is marked by a disproportionately large nucleus. He supports his hypothesis by the following evidence. He has observed that the sexual process frequently follows a prolonged period of budding and that animals that have budded for a long time show degenerative fusion of adjacent cells and enlarged nuclei. Furthermore several observers have recorded the fact that the sexual process in hydra is accompanied by a high rate of mortality, which fact is interpreted to mean that both death and the sexual condition are induced by a common cause — a depression of the organism, a condition said to be marked in the protozoa, by a relatively large nucleus.

If the presence of relatively large nuclei be an index of depression, then the condition should be readily demonstrated by measurement. I have made a series of measurements on several hundred cells of *H. dioecia* and *H. fusca*, details of which will appear later when the work is completed, to test this point. Sections were made from two lots of hydras (A), those reproducing sexually and (B), those not so reproducing. *Hydra* contracts so unsymmetrically, on fixation, that cells on opposite sides of the body are variously shaped, some long and narrow, others contracted and so broad in proportion to the length. As an index of the nucleo-plasma relation, I have divided the diameter of the nucleus by the product of the length and breadth of the cell. This index is, in series A, always less so far as my measurements now go, than in series B: the nucleus is, therefore, relatively small in the sexually mature animals, a result directly contrary to the hypothesis.

On the other hand, a series of experiments, which may be briefly reported here, were made to see the effect of the presence of the sex organs on the regeneration in hydra: these show that when

hydra is bearing sex organs it will generally not regenerate. This fact favors the hypothesis that a condition of depression accompanies the sexual condition.

The new evidence that I can offer is, then, contradictory and the whole question of the factors that determine the appearance of the sex organs must be left open. Whether or not the nucleoplasmic relation be the precise one, change of which will produce the sexual condition, we are certainly indebted to R. HERTWIG for turning our attention toward an alteration of the relation of parts of an organism as a determining cause rather than to some single factor in the complex of the animal's environment.

### Proterogyny.

Continued observations do not confirm my previous statements that *H. fusca* is usually proterogynous. While in the observations made up to the time of the published statement the animals were found to produce eggs first, invariably, since then I have frequently happened to have specimens that developed spermaries first. KLEINENBERG noted that the sexual activity begins, as a rule, with the formation of the testes. D. D. WHITNEY finds that in *H. viridis* the sperm appear first and R. HERTWIG finds, in his experiments, a large percentage of the sexually mature forms produced are males.

### Order of Appearance of the Ovaries.

The ovaries (and testes) tend to appear in pairs opposite each other. I can, as yet, find no evidence of such a succession of them as R. HERTWIG predicates for the buds and thinks probable for the ovaries. Certainly any such spiral arrangement of the sex organs should be apparent, as well, in the order of the appearance of the testes, when they occur in large numbers, as they frequently do, for the cause assigned for the spiral succession is the depletion of nutrition immediately about the ovary and bud and the consequent necessity of the next bud or ovary occupying a different region. I think such an arrangement of the spermaries or ovaries has not been observed. If I am correct in the position taken later in this paper that the sex organs originate from distinct germ cells which, in the mature hydra, are differentiated from the indifferent interstitial cells, then such a difference in the order of appearance of the buds and sex organs would be expected as in addition to the

food factor, the chance location of the germ cells must enter into the problem.

### Number of Ovaries and Eggs.

Individuals of all species of hydra produce fewer ovaries than spermaries, as a rule. *H. viridis* usually produces but a single ovary, according to KLEINENBERG; the customary number is from one to four or five in all the other species, a variability that is largely influenced by the food conditions. The maximum time that this reproduction may be maintained or the maximum number of ovaries and eggs that may be produced by an individual, I do not know and I have failed to find definite observations recorded on this point. The longest period of egg production I have observed in a single animal was sixteen days; during this time the animal — a *H. fusca* — bore eleven ovaries and laid eleven eggs. Five ovaries was the greatest number existing on it at any one time. The average duration of an ovary was one hundred and three hours; the temperature ranged between 36 and 82 degrees F. with an average of slightly over 69 degrees. I have seen *H. dioecia* produce a larger number of eggs, one individual laying seventeen eggs in seven days. There were four ovaries on this animal. An ovary produces only a single egg, rarely two, in *H. viridis* (KLEINENBERG), *H. fusca* and *H. grisea* but usually several in *H. dioecia*.

### The Formation of the Egg.

Historical. TREMBLEY briefly described and figured the egg and embryo of hydra in his Memoir published in 1744. He says. — Mémoires pour l'Histoire des Polypes, III. Mém. — "J'ai remarqué sur le corps de plusieurs Polypes, des petites excrescences sphériques, qui y étoient attachées par un péduncle fort court. Je n'en ai jamais vu plus de trois à la fois sur le même Polype. Après être restées quelque tems attachées aux Polypes, elles s'en sont séparées & sont tombées au fond du verre. J'en ai observé à diverses reprises, avant & après leur séparation. Elles sont toutes à la fin devenues à rien, excepté une seule, qui, peut-être, est devenue un Polype." It was, apparently, the egg of *H. grisea* which he saw. A few years later (1755), RÖSEL v. ROSENHOFF figured the egg of *H. fusca*. PALLAS records (1766) actually seeing the young hydra break out of the egg. Nearly a century passed without additions being made to our knowledge of the egg of hydra; on the contrary, during this time, the opinion gained quite complete credence that the ovaries and testes were of a pathologic character. In 1836, however, EHRENBERG gave a clear description of both eggs and sperm and so made it highly

probable that the eggs develop upon fertilization only and not parthenogenetically as TREMBLEY and other of the early investigators thought they developed. ECKER, publishing in 1853, maintained that the whole body of hydra consists of a homogenous substance, partly clear, partly granular, a substance both elastic and contractile: CORDA, BAUMGARTNER and others, notably LEYDIG, demonstrated the cellular character of hydra and that the cells were arranged in distinct layers. LEYDIG not only saw the egg but its nucleus, also; he unconsciously discovered, too, the interstitial cells, which he plainly figures but does not recognize as distinct from the more conspicuous ectoderm cells. It remained for KLEINENBERG to clearly recognize the interstitial layer and its importance. „Das Ectoderm besteht aus zwei Geweben, aus dem Neuromuskelgewebe und dem interstitiellen Gewebe: das letzte bildet in seinen Zellen die Nesselkapseln und aus ihm gehen die Geschlechtsorgane hervor.“ Hydra, p. 27.

It was manifestly impossible, until these discoveries were made, to describe even the external happenings in the formation of the egg and ovary with any greater degree of accuracy than had the very early investigators who recorded the appearance of a diminutive mound-like swelling out of which the spherical egg came. These external events KLEINENBERG describes with remarkable clearness; his descriptions of the histological details are no less accurate, as a rule, as far as they go. I shall, therefore, give a description of the ovogenesis in a free translation of his own words, leaving out much that is, for our purposes, unessential.

**Descriptive.** “The origin of the ovary is similar to that of the spermary. Here also, the starting point of the new organ is the interstitial tissue. In a zone which includes nearly half of the circumference of the animal, the cells, which at first lie singly among the neuromuscular cells, multiply to form numerous irregular masses. At the same time they increase in size and the boundary between nucleus and cell body becomes indistinct; at first glance one would think that free nuclei were crowding together. The cell groups grow rapidly, come into contact and fill the room between ectoderm and endoderm, while the neuromuscular cells are crowded out and sideway. So there lies in this space a plate of cells with parallel sides but convex ends. The cells which form the center of the mass cease division and assume a round or slightly flattened form: their plasma clears up and a host of strongly refractive bodies appear which are aggregated about the nucleus. Simultaneously the cells line up in rows converging to a central point, giving to the ovary a radial appearance. At this stage the ovary is an eminence, slightly depressed at the summit, measuring 1 mm long and 0.25 mm broad: it is readily recognized by its transparent whiteness, contrasting sharply with the surrounding opaque tissue. The above

description applies to the formation of the ovary in *H. viridis*: in both other sorts the procedure is similar but several ovaries appear at once, crowding each other and rendering observation of the histological details difficult."

"I have ascribed the increase of interstitial cells that form the ovary entirely to cell division and certainly this is largely the case. These interstitial cells seem to be exceptionally infrequent in the neighborhood of the growing organ, however, so that it is very likely that migration also adds to the enlargement of the ovary. That this is the case I can not affirm for I have not seen it and do not know if the interstitial cells are capable of migration."

"When the ovary has reached the above stage, a cell which usually lies at the center of the organ begins to grow rapidly: this is the egg. At first it agrees in its characters completely with the other cells of the ovary and is, therefore, unrecognizable. It is now first distinguished because its longitudinal diameter is greater than the transverse and because its margin is marked by short pointed processes. In older eggs these processes become larger and one often finds, in the midst of the plasma, a circular to elliptical space filled with a clear liquid: whether the formation of this vacuole is constant at this stage is not known; it is, at any rate, of short duration. Now the egg cell begins to assume the butterfly shape; the nucleus increases in size and the nucleolus also. There now appear in the body of the egg irregular, rounded bodies of varying size; they are shiny and look much like the fat droplets that are abundant in the plasma, but they are rather of the nature of the white of egg which appears in eggs of both vertebrates and invertebrates and which HIS calls protagon, KÜHNE vitellin. In the hydra egg they disappear again promptly and only the tiny granules of the plasma remain. Still farther the egg grows, broadening, the 'wings' becoming more apparent, their borders irregular."

"In *H. viridis* the chlorophyll bodies now begin to form; there appear small bodies in the egg, sometimes few, at times many, some green, some such as appear in the endoderm cells of *H. grisea* and *H. aurantica* colorless or pale yellow. They appear at the center of the egg quite as often as at the periphery: they always begin as colorless bodies and the coloring is added when the body has attained its usual size. In these respects they agree with the method of formation of the chloroplasts in *Vaucheria* and *Bryopsis* (HOFFMEISTER)."

"The egg has now, long before the entrance of the sperm, broken with the physiological traditions of the tissue in which it originates: genetically it belongs to the ectoderm, physiologically to the endoderm. The next change in the egg concerns its form again; whereas the projections from the margins have heretofore formed only a small part of the volume of the egg, they now come to make up the bulk of it, pushing out into the surrounding tissue so that the egg is amoebaform and attains a diameter of one mm. Among the granules and chloroplasts which the plasma contains there appear bodies with sharp contours having a diameter of .01 to .02 mm. If one presses the egg so that these bodies are squeezed out into the water they appear to possess a thick, dark, outer layer enclosing a clear space that is partly filled by a thick mass: a clear drop seems to ooze from the interior, a result which is hastened by the addition of sodium or potassium hydrate. The clear inner substance contains fat droplets occasionally, more often proteid particles which resemble much those that are free in the plasma: stains show the outer layer and the inwardly projecting portion to be thick plasma while the central clear substance is water. These bodies have given rise to a misunderstanding; ECKER mistook them for the embryonic cells and thought they arose by a division of the egg; I shall call them pseudozellen. That they are not cells there can be no doubt: they take no active part in the formation of the embryo but remain as intracellular objects, apparently reserve stuff that is finally absorbed. One finds them, at first appearance, distributed in groups about the nucleus; they often appear very suddenly. In the beginning they appear as small spherical thickenings of the plasma which are distinguished from the as yet uncolored chloroplasts only by their greater refractive power: the central cavity soon forms and the projection grows into it. The pseudozellen of *H. aurantica* and *H. grisea* differ from those of *H. viridis* as the projecting ingrowth is wanting and its place is taken by a thickening of the walls. These pseudozellen continue to increase for a long time until they fill the entire egg except a peripheral layer of protoplasm."

"The egg now measures 1.5 mm along its long diameter, the pseudopodia attain their maximum development. This stage is of short duration: the projections are withdrawn, the egg assumes an ovoid shape whose point turns centrad. The nucleus grows to 0.6 mm diameter: its plasma is drawn to a heap on one side, the



rest of the space is filled with a water clear fluid through which streams of plasma pass. About the time that the formation of the pseudozellen ceases a great change occurs in the nucleus. It has heretofore lain at the center of the egg but now it takes an eccentric position, finally coming to lie at the periphery of the egg, at its outer pole where it is covered only by a very thin layer of protoplasm. A degeneration occurs within it: the granules dissolve and a part of the fluid is squeezed out of the membrane so that the nuclear wall collapses. Fatty degeneration is apparently occurring, the proteids changing to fats; what becomes of the membrane is not clear: at any rate before fertilization occurs the whole nucleus has disappeared."

"When the egg has about reached its maximum size, the endoderm cells below it are filled with excretory products so that the whole region is almost black, evidence of the intense metabolism that has been going on at this point. The growth of the ovary does not continue long after the egg appears, its cells no longer multiply; the smaller ones at the periphery grow larger, then they shrink a trifle, the plasma becomes glassy, the nucleus irregular fat droplets appear abundantly and finally the cells disintegrate to form nutritive material for the egg. The outer layer of the ectoderm which covers the ovary suffers only passive alterations, as it is pushed up so as to form a sack by the growing egg. The cells are transformed into lamellae at their peripheral ends but the connection is still maintained with the muscle fibre of the mesogloea so that the cells are greatly elongated and pass about the egg; the cells are thus at times .2 mm in length."

"Shortly after the disappearance of the nucleus the egg contracts, emits a not inconsiderable quantity of water-clear fluid which spreads out between the egg's surface and its ectodermal sheath. Regularly, too, there are pressed out a pair of tiny bits of the egg substance; they are either held in the sheath or else they lie clear in the space filled with the fluid: these are the polar bodies. The fluid escapes from a small orifice formed between the ectodermal cells at the apex of the ovary: shortly afterwards the ectodermal cover of the egg contracts and the egg is squeezed out through the orifice. At first a tiny bit of the egg protoplasm protrudes, then more, like a papilla. The egg content flows into this rapidly and an hour glass stage is reached, half the egg within and half outside the narrow opening. Finally the egg is all pressed out except a

narrow elongated stalk of egg substance held by the contracted ectodermal tissue. The egg, lying naked in the water is now fertilized."

Since KLEINENBERG's discoveries some additional facts have been made clear. KOROTNEFF maintained and attempted to prove by the staining reactions that the pseudozellen are the modified ingested nuclei of the interstitial cells. G. ENTZ and K. BRANDT demonstrated that the green bodies of *H. viridis* are algae, *Zoochlorella conductrix*. O. HAMANN the same year, 1882, saw their migration from the endoderm into the egg, thus correcting KLEINENBERG's error in his description of the origin of the green bodies in the egg. PFITZNER first recorded the multiplication of the neuromuscular cells of hydra by mitosis. NUSSBAUM showed that the interstitial cells also multiply by this method: his paper, largely a summary of preceding results, as far as the ovogenesis is concerned, adds valuable details as to the method of ingestion of the interstitial cells by the egg.

BRAUER makes many discoveries, especially regarding the maturation phenomena: I quote from his paper, translating freely, as follows: "During the formation of the polar bodies the form of the egg changes from biscuit shape to globular: when this form is attained one may be sure that the polar bodies have been formed. Only a few minutes elapse however before the egg again broadens and at the animal pole a little projection is thrust up between the cells of the ectodermal sheath. Instantly the latter parts; through the orifice there first runs a homogeneous mass which, as soon as it comes in contact with the water, absorbs it greedily. This does not disappear in the water, as KLEINENBERG maintains, but remains as a gelatinous sheath about the egg, usually during the whole cleavage process. Similarly the egg flows through the opening, possibly forced out by contraction of the ectodermal covering, possibly through pressure exerted by the swelling gelatinous matter about it or it may be emerging through its own activity. Shortly after the rupture of the ectodermal cover, there appears at the animal pole a small but distinct pit. If the microscope is focussed upon this one may see one of the spermatozoa which are swarming about the egg disappear in this depression. Whether the gelatinous coat also has an opening at this point I can not say: no vitelline membrane is formed but the end of fertilization is marked by the disappearance of this depression."

"In the nucleus of the young egg are found, besides its bounding membrane, a large nucleolus, a reticulum of achromatic fibers and chromatin particles and the nuclear sap. The nucleolus of the egg grows by fusing with other smaller nucleoli which are constantly being formed. The achromatic net constantly becomes finer meshed so that during growth all but the nodal points disappear. The chromatin, however aggregates in the neighborhood of the enlarging nucleolus; in this spot the chromosomes ultimately appear, apparently forming from this chromatin mass. The achromatic part of the maturation spindle is formed from the achromatic net-work. The approach of the maturation is marked by an outflow of clear nuclear sap which pushes back the pseudozellen from the neighborhood of the nucleus; by a partial collapse of the nuclear wall and by the rapid disintegration of the great nucleolus. The achromatic network now becomes apparent again. A part of the nucleolus dissolves in the nucleus, a part is given off into the cell body. The hydra egg consists of a central mass full of pseudozellen and an outer rind of protoplasm which is thickened decidedly at the spot where the polar bodies appear, where the nucleus continues to lie and where the cleavage appears. The maturation spindle is barrel-shaped, possesses no polar fibers and contains twelve to fourteen short, rod-shaped chromosomes. The formation of the polar bodies is in the typical manner. The chromosomes apparently divide by a cross division; the nucleus does not go into a rest stage between the formation of the first and second polar bodies. The number of polar bodies is two: the first one does not divide. After the formation of the polar bodies the chromatin remaining is in the tiny nucleus; this grows rapidly, the chromatin dividing and subdividing until it is unrecognizable: later the nucleoli appear. The egg pronucleus remains near the surface awaiting the entrance of the male pronucleus: it lies at the bottom of the depression before mentioned with only the thinnest film of protoplasm above it."

We may now consider the above joint description, point by point, discussing them when necessary and adding such new facts as I have been able to attain.

1. The ovaries appear as moundlike protuberances upon the body of hydra (Fig. 1, Plate 11). The question of the order of their appearance is left open for reasons already given.

2. The ovary may occupy a semicircumference of the animal in *H. viridis*; in the other species they may be even more extensive.

3. Only a single egg (or very rarely two) is produced in one ovary in *H. viridis*, *H. fusca* and *H. grisea*; in *H. dioecia*, several. The large ovaries of this last species contain at the beginning several eggs, produced by the division of one of the early oogonia or even of an egg that has already achieved some initial growth. Division stages of such eggs have not infrequently been observed; some are shown in Fig. 2, Plate 11.

4. The ovary is formed by a rapid multiplication of the interstitial cells about the egg or eggs at the site of the ovary. This multiplication is by mitosis, twelve chromosomes appearing in the figure.

5. There is no evidence of a migration of the interstitial cells to the ovary. KLEINENBERG says that the interstitials are relatively infrequent about the ovary and on the basis of this supposed fact he thinks that their accumulation may be in part due to migration although he has no direct evidence of such migration. NUSSBAUM pointed out that if infrequent the interstitials were still present about the ovary in sufficient numbers to permit of the formation of new ovaries, of testes and of buds in the immediately adjacent territory. I am quite confident that the interstitials are as common immediately about an ovary as elsewhere on the body in *H. fusca* and *H. dioecia*: this has been determined by counting the number of such cells in equal areas at varying distances from the ovary in sections of many individuals. A similar result was reached by the same method in the study of the spermatogenesis of the hydra. Such active movement of the germ cells is much less common than formerly thought; many apparent instances are entirely discredited. GOETTE, after extensive studies, concludes that there is little or no evidence for such active, instinctive wanderings of the germ cells in the hydroids; such movements, when they do occur at all, are largely passive. He says: "Die Wanderung der Keimzellen der Hydropolyphen vollzieht sich entweder passiv durch die Wachstumsbewegung des sie enthaltenden Ectoderms oder Endoderms, oder nur teilweise aktiv, wobei sie jedoch durch die Formbedingungen dirigiert wird, die in den umgebenden Teilen enthalten sind. Für die Annahme eines die Wanderung regelnden und richtenden Instinkts der Keimzellen fehlt jede Veranlassung" (p. 298).

6. The interstitial cells begin to multiply at several points, forming small independent masses adjacent to the eggs: these separate masses fuse as continued growth crowds them together.

7. The increasing interstitial cells form, at first, an irregular flattened mass which later becomes a plate with roughly parallel sides and convex ends, lying beneath the ectoderm.

8. The region is marked, in early stages, by its translucency in contrast to the opacity of the surrounding tissue.

9. The interstitial cells at the center of the ovary are larger than those at the margin (Text Fig. A and B). My measurements show that the central cells average four times, or a trifle more the volume of the marginal. It is to be remembered that these central cells are adjacent to the growing eggs: the influences causing rapid growth seem to emanate from them.

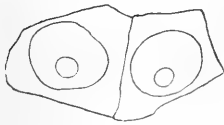


Fig. A.

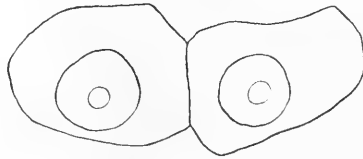


Fig. B.

Fig. A. A pair of interstitial cells near the margin of the ovary. 1200:1. The cells, together, measure  $22 \mu$  along the long axis of the figure.

Fig. B. Interstitial cells from near the center of the same ovary. 1200:1. Together, the two cells measure  $36 \mu$  along the long axis of the figure.

10. The interstitial cells come to be arranged in rows converging toward the center where the eggs lie. The radiate appearance of the ovary is often very marked; in the living hydra it is emphasized by the lines of droplets or granules that are moving toward this central spot. The physiological explanation is evident; the cells have lined up to facilitate the transfer of nutritive material to the eggs and to carry the excretory products away from this center of metabolism.

11. KLEINENBERG, working largely on *H. viridis*, and other investigators, working on some other species, state that the egg appears only after the ovary has achieved considerable size. My studies force the conclusion, however, that the egg cell or cells are always present, even before the proliferation of the interstitial cells begins the formation of the ovary, and not only present but rapidly growing (see 13, below) (Fig. 3, Plate 11).

12. The egg cell which has lain in the midst of the cells of

the ovary becomes conspicuous because of its rapidly increasing size, its elongating form and increasingly irregular contour.

13. So far as I can find, all investigators, beginning with KLEINENBERG, have maintained that the egg is merely an interstitial cell which, after the ovary has begun to grow, increases in size more rapidly than its fellows and assumes new characters. From such unanimity of opinion I hesitate to dissent but in my sections through hundreds of ovaries the egg cells are always distinct, even in early stages, and are derived, in adult life, only from previously existing, similar cells. I submit the opinion, therefore, that in the adult hydra the oogonia (and spermatogonia) are distinctly differentiated a selfpropagating tissue. These early egg cells are slightly larger than the inactive interstitials and have a larger nucleus in proportion to the cell body. The cell outline is spherical whereas the interstitials are polygonal in outline. Adjacent to the nucleus is a small dark ovoid body which stains deeply with gentian violet. There always appears later and frequently at this early stage, a vacuole near the nucleus. The evidence on which I base my conclusion is: 1. That cells with these characteristics are frequently found in mitosis at the point where an ovary is forming. 2. That all gradations from the large undoubted egg to this cell are readily found; but intermediate stages between it and the interstitials are not found. Fig. 4 and 5, Plate 11, show the early oogonia among the ectoderm cells.

We know of many cases among the hydroids in which the ovary is made up of a mass of oogonia one of which changes to the definite egg while the others are used as nutrition for its continued growth. Thus in *Pennaria*, GOETTE tells us (p. 50): "The egg cells multiply extraordinarily and build the principal mass of the ovary on whose surface there is differentiated a thin epithelial covering. Later a few of the young egg cells grow to definitive eggs while the others function as nutritive cells. In the same organ, then, where the eggs are growing the nutritive cells are diminishing in number and that not entirely by atrophy; in unripe eggs there appear entire, ingested nutritive cells."

Nor is such derivation of the eggs and nutritive cells from the oogonia during adult life confined to the hydroids or even to the lower groups of animals. GIARDINA's well known case of the origin of the eggs and nutritive cells in *Dytiscus* is a case to the point. However, in all groups, I think, where we know of such common

origin of the nutritive cells and the sex cells, we also find many instances in which the egg cells are differentiated from the nutritive cells early in the embryonic history and are impressed with their distinctive characters. It is not surprising then, to find among the hydroids an instance of such early differentiation. And this, of course, is all that my contention amounts to; for, presumably, in the embryology of hydra, the egg cells are derivatives of the interstitials. Yet this is a matter for further study as is also the origin of the distinctive germ cells in the bud.

In a study of the origin of the male germ cells, I was led to believe that the sex cells of the adult could be distinguished from the interstitials (p. 413). The distinctive character of the germ cells is more marked in the ovary than in the spermary; I therefore now express my earlier tentative opinion with more certainty.

It is evident that I can not agree at all with the recent description of the origin of the egg given by TANNREUTHER for *H. dioecia*. He says that the interstitials multiply forming a mass which separates into a central region that gives rise to the ovum and a peripheral region, the temporary ovary. The central cells enlarge, their walls break down while the nuclei enlarge and assume the spireme condition. One nucleus, sometimes several, continue, the others degenerate. The surviving one or ones form the egg or eggs by again surrounding themselves with a cell body and wall. So far as I can find, in my many specimens of *H. dioecia*, the cell walls are always distinct; there is never evidence of degeneration unless it be in animals exhausted by prolonged egg laying. The spireme condition is only assumed during mitosis; it is prolonged then. But other stages of mitosis of these same egg cells are common even in eggs that have several times the volume of the interstitial cells and that contain considerable yolk.

14. The vacuole which appears near the nucleus, persists but a short time in *H. viridis* but remains for a long time characteristic of the egg in *H. dioecia*.

15. Successive stages of the egg development are marked by characteristic shapes. At first it is spherical or nearly so (Figs. 3—5, Plate 11); this spherical phase is much more prolonged in *H. dioecia* (Fig. 6, Plate 11), than it is in *H. viridis*; shortly after the egg becomes conspicuous in the latter species, before it begins to ingest any quantity of the surrounding nutritive material it is irregular and amoeboid, but in *H. dioecia* the spherical shape is long retained and

it is only toward the close of its growth that it becomes actively amoeboid (Fig. 7, Plate 11). The butterfly shape so long characteristic to the egg of *H. viridis* is absent in *H. dioecia*. When growth is complete, sufficient yolk having been formed, the pseudopodia are withdrawn and the egg becomes biscuit shaped. But it is again spherical while the polar bodies are being formed. Then it becomes more irregular again in the interval before it bursts out of the restraining ectodermal sheath. During this process of outflow it seems a giant amoeba with retracted pseudopodia and the form is ever changing. Finally the shape is spherical except for the stalk of protoplasm which attaches the egg to the ectoderm. The base of this stalk is expanded and this foot is held in the contracted ectodermal cavity previously occupied by the egg. In *H. viridis* and *H. fusca* this stalk is narrow and deeply imbedded; in *H. dioecia* it is broad and is attached by a broad, sucker-like disc, the ectodermal depression being slight (Fig. 1, Plate 11). There is at the pole opposite the stalk, the animal pole, a depression by means of which the sperm enters; this depression does not invariably occur opposite the attaching stalk; I have found it ninety degrees from this point.

16. Contemporaneously with the change in the shape and size of the egg the nucleus is changing its size and structure; it appears large in proportion to the cell body, at first. The primitive oogonia have a length of about  $10\ \mu$  with a slightly less breadth: the nucleus is some  $8\ \mu$  in diameter and contains a prominent nucleolus (see Fig. 4, Plate 11). The nucleus grows as the egg grows until it attains a maximum size, just before maturation in *H. dioecia*, of  $60 \times 45\ \mu$  (Fig. 8, Plate 11). The nucleolus has also grown by fusing with smaller nucleoli that form freely (Fig. 9, Plate 11). The reticulate structure of the nucleus is, at first, coarse but it becomes finer and finally almost completely disappears, the protoplasm seeming finely granular. The changes immediately preceding maturation will be discussed below.

17. While the egg is yet small, there appear, in *H. viridis*, granules scattered through its substance which KLEINENBERG thinks are equivalent to the white of the egg in the higher forms; these later disappear and the green bodies, now known to be algae, begin to be manifest. Protogon granules are not found in the egg of *H. dioecia* or of *H. fusca* and of course no algae are present.

18. The pseudozellen originate in two ways: 1. by the confluence



of the small yolk granules formed by and within the egg; 2. by the ingestion of entire interstitial cells when the nucleus of the ingested cell may become a pseudocell. These pseudocells have given rise to much discussion. ECKER believed them embryonic cells, mistaking the prominent nucleolus, evidently, for the cell nucleus. KLEINENBERG thought they appeared in the egg as tiny bodies and then grew by the absorption of nutritive material largely derived from the disintegration of the neighboring interstitial cells. KOROTNEFF concluded that they are the entire nuclei of these cells ingested by the egg. NUSSBAUM saw such nuclei disintegrating, however, and entering the egg as rows of tiny droplets and unable to harmonize the conflicting statements, left the question open. BRAUER later agreed with KLEINENBERG; TANNEUTHER, more recently, coincides with KOROTNEFF, adding that after ingestion the nuclei continue to divide amitotically. Now I believe that these apparently contradictory statements simply deal with different phases of one and the same process. At first the egg is nourished exactly as are the adjacent ectoderm and interstitial cells; material elaborated by the endoderm cells is passed to them all. The egg holds this material diffused throughout it, in the beginning, but later it appears, probably somewhat altered, in granules: these coalesce and make the pseudocells (Fig. 3, Plate 1 and Fig. 6, Plate 11). The same material is taken up by the interstitial cells; it is transformed by them and stored in the nucleus (Fig. 10, Plate 11). If now this transformation is complete when the cell is ingested by the egg the nucleus becomes at once a pseudocell; if, however the process is incomplete, the egg must disintegrate the nucleus in order to complete the transformation of its substance into yolk. Attention is called to Fig. 3, which shows a typical condition during the growth of the egg. The nuclei of the endoderm cells are usually at the mesogloal ends; the ectoderm nuclei, on the contrary, are at the outer ends of the cells away from the mesogloea. The ends of the ectoderm cells adjacent to the mesogloea appear filled with threads and stain lightly while the opposite ends are full of deeply staining granules. There are, then, two types of procedure when the egg appropriates the interstitial cells; first, when the interstitial has failed to complete its elaboration of the required yolk; second, when the interstitial has completed this process.

The first type has been so well described by NUSSBAUM that I can not do better than freely translate his words; he says: "The

eggs and ovarian cells do not multiply longer, but they change so that by a sort of degeneration on the part of the ovarian cells and a cellular digestion on the part of the growing egg only the latter remains (p. 285). The yolk-filled protoplasmic region of the egg forces its processes into the spaces among the remaining ovarian cells in order to reach them more easily; so the incorporation of the ovarian cells into the egg is probably accomplished by the mobility of the protoplasm. The egg nourishes itself just as a protozoan which with its amoeboid protoplasm surrounds nutrition and takes it into itself (p. 287). In the region where egg and ovarian cells are sharply distinct, one from the other, the nuclei are well filled out. When however the border line is disappearing, the ovarian nuclei collapse, frequently disappear entirely, and rows of granules appear, running from the ovarian cell body up into the egg. A chemical influence must be exerted upon the ovarian cells which furnish from their cell substance the granules that stain with the osmic acid and which are taken up by the egg by its active protoplasmic movement (p. 288)."

The second type of procedure in the appropriation of the interstitial cells occurs when the latter have completely transformed the nutritive matter they have received into yolk substance. This process may be described briefly, thus: A pseudopodium, or other portion of the egg, comes into contact with the interstitial cell; gradually, through some influence likely ascribable to the egg, the protoplasm of the interstitial cell assumes the appearance of the egg cell (Fig. 7, Plate 11). The cell wall separating egg and interstitial cells is then absorbed and the cytoplasm of the two becomes confluent. The nucleus of the interstitial is transferred to the center of the egg mass and so becomes a pseudocell (Fig. 6, Plate 11). When a nutritive cell is mature, so to speak, it is ingested entire by the egg and its nucleus becomes a pseudocell: when the nutritive cell is immature it suffers disintegration and then is absorbed by the egg which utilizes the material after it has further elaborated it, to make other pseudocells. I do not believe that TANNREUTHER correctly interprets appearances when he ascribes an amitotic division to the pseudocells; it seems more probable, in the light of the earlier observations already referred to, that he has seen stages in the fusion. I shall later show, too, that the pseudocells are of a nature to preclude such active division.

19. The yolk bodies or pseudocells are granules of lecithin

The tests which have determined this are two. 1<sup>st</sup> Animals with ovaries killed with osmic acid are preserved in a fluid containing potassium bichromate, such as MERKEL'S or MÜLLER'S fluid. When treated with an iron alum solution the yolk granules then stain intensely; but if the sections are stained without such treatment the yolk remains unstained (compare Fig. 6 and 7, Plate 11). This property of staining after osmic and potassium bichromate only when treated with iron alum is characteristic of lecithin (LEE, Microscopists' Vade-mecum, 6<sup>th</sup> Ed.). This test was hit upon accidentally; in trying various methods of preserving and staining to get, if possible, some method which would obviate the intense blackening of the yolk and consequent opacity of the egg sections, it was found that material killed in osmic-MERCKEL and stained with gentian violet showed the egg nucleus unobscured by the yolk granules. The significance of the fact was not realized until later when the second test was also applied, namely, 2<sup>nd</sup> the MARCHE test for lecithin, as follows: The hydras are killed in osmic acid and left in it for several minutes; they are then hardened in a potassium bichromate solution, sectioned and mounted, when the yolk granules will appear black. If, however, the animals are killed in a potassium bichromate solution (MÜLLER'S fluid, hot) and then put into the osmic acid for a few minutes, hardened in alcohol, sectioned and mounted, the yolk granules are not evident.

KLEINENBERG attempted to make some chemical tests on the content of the pseudocells in *H. viridis*; he concludes that they contain a few fat particles but mostly proteid granules floating in a watery fluid in their interior, while the peripheral portion is a sort of plasma. KOROTNEFF concluded that the pseudocells are nuclei because they stain so intensely with the nuclear stains; others, again, have considered them fatty in nature because they blacken with the osmic acid. In an earlier paper, I concluded that the granules which one observes in the ectoderm and endoderm cells during spermatogenesis, are fatty because of this staining reaction with osmic acid. These granules come to lie in numbers at the peripheral ends of the ectoderm cells in well fed hydras (Fig. 3, Plate 11); they give the brown color to the three brown species and seem to be especially abundant in the reproducing animals. More careful tests show that neither these granules nor the pseudocells are fat; in fresh material stained with Sudan III, a specific fat test, they do not take up the color. In fact such tests

show that the fats, if absorbed by the endoderm cells in quantity, are promptly altered by them to some other substance. Specimens of *H. fusca* have been variously fed, some on tiny fish others on *Daphnia*, on *Chironomus* larvae etc. Then at varying times during the digestive process, from fifteen minutes to several hours, the animals have been teased up and the tissues tested or else they have been killed, sectioned and mounted for study. Such studies have shown that while much fat, staining with Sudan III, is liberated in the body cavity as a result of the digestive process, the endoderm cells rarely contain any. Plastids of these endoderm cells contain quantities of brown granules near their inner ends which do not stain with osmic (Fig. 10, Plate 11): towards the ends adjacent to the mesogloea, however, the contained granules do stain with osmic, do not stain with Sudan III and do not show the lecithin reactions; these two sorts of granules sometimes appear in the same plastid. The second sort of granule is prevalent in the ectoderm cells and is found absorbed in the growing eggs and by the interstitial cells. By these, I believe, it is changed to lecithin and stored by the egg in the form of yolk and by the interstitial cell in its nucleus. The nuclei of interstitial cells about to be ingested by the egg sometimes give the lecithin reaction, at times they do not. Those interstitial cells whose nuclei are breaking up into granules preparatory to being ingested show the lecithin test but slightly if at all. It seems a safe inference, then, that if the interstitial cell has altered its nucleo-proteids to the form of lecithin the cell is ingested whole, otherwise it is first disintegrated and the completion of their transformation to lecithin is carried on in the egg. The granules of nutritive material absorbed by the egg seem to aggregate in tiny masses contained in drops of highly refractive fluid (Fig. 3); the granules disappear, the drop becomes impregnated with lecithin: adjacent lecithin droplets fuse and the pseudocells are present. The good sized pseudocells are 12 or 14  $\mu$  in diameter, some with a nucleolus, others without (Fig. 6, Plate 11). The exact chemical history of their genesis can not be given for want of sufficient microchemical tests and we must be satisfied, temporarily, with the fragmentary account given above.

20. While KLEINENBERG found, in *H. viridis*, that the growth of the ovary ceased with the appearance of the egg, in *H. dioecia* the interstitials continue to multiply, the ovary continues to increase in

size until the egg has achieved considerable size, perhaps an eighth of its adult volume.

21. The ectoderm cells are greatly altered in the region of the ovary. Their outer ends are transformed into lamellae which are united by their edges to form the covering of the eggs: their bodies form muscular fibres which are crowded to the sides by the egg like the restraining guy-ropes about an inflating baloon (Fig. 11, Plate 12).

22. When the formation of pseudocells is complete, in other words when the egg has stored sufficient yolk, the pseudopodia are withdrawn. The egg becomes spherical to ovoid with the narrow end pointed centrad.

23. The nucleus, which has been at its center, moves to the periphery.

24. As the egg reaches its maximum size, the endoderm cells below it are seen to be more or less filled with excretory matters so that the whole region is darkened.

25. A fair sized mature egg of *H. dioecia* measures 0.4 mm in diameter. The nucleus which has grown with great rapidity in the later stages of the egg growth measures  $60 \times 45 \mu$  and its nucleolus has a diameter of about  $13 \mu$ .

26. The cloud of chromatin which BRAUER observed in the neighborhood of the nucleus disappears gradually. It is as if the chromatin formation had been going on with great vigour during this excessive growth of the nucleus so that the region about the nucleus also was charged with the diffuse chromatin material: now a new process sets in. The nucleus becomes finely punctate with particles of chromatin (Fig. 8, Plate 11). The nucleolus becomes lighter at the center but stains intensely at its periphery; a few spherical masses of darkly staining material are left within it. Meanwhile the chromatin points throughout the nucleus are growing plainer: one must conclude, apparently, that the material of the nucleolus is passing out into the nucleus to increase the chromatin, leaving only a few masses of residual matter. When this process is complete, the nucleolus collapses and disappears. There is simultaneously an outrush of fluids from the nucleus, as BRAUER observed, driving the yolk granules back from its immediate neighborhood. The region about the nucleus is plainly marked by this clear area (Fig. 8, Plate 11 and Fig. 12, Plate 12).

27. Meanwhile the whole egg contracts, emitting a fluid which

separates the nuclear region from the overlying layer of ectodermal plates or from adjacent eggs (Fig. 18, Plate 12).

28. The network of the nucleus is constantly becoming plainer; the chromatin granules become distinct upon the network (Fig. 12, Plate 12).

29. The nucleus continues to decrease in size: when the first polar body is about to be formed the nucleus (Fig. 13, Plate 12), is only about one three-hundredth the volume that it had at the beginning of the maturation phenomena (Fig. 8, Plate 11). During maturation there is an antithesis of constancy in the nucleo-plasma relation, a continuous change in the relation.

30. The decrease in volume of the nucleus is accompanied by the ejection of much chromatin from the nucleus. BRAUER claims to have evidence that it passes out directly in granules through the nuclear wall into the plasma: I am unable to confirm this and only know that it gets out and appears as deeply staining granules about the nucleus. The remaining nuclear chromatin hardly stains as deeply, in many stages as this escaped chromatin; it is, consequently, easy to overlook the nucleus lying obscured by these surrounding granules. With iron-haematoxylin the yolk stains very deeply so that the egg sections, mounted to show the chromatin changes, will be very black because of the yolk except at the one spot where the nucleus lies (Fig. 1, Plate 11, upper left hand egg).

31. I must take exception to the method of appearance of the chromosomes as described by BRAUER and confirmed by TANNREUTHER; they do not form directly from the granules about the nucleus but these granules disappear as noted above and the chromosomes are formed in quite the regular way. All stages may not be presented because of lack of sufficient material, but this much is certain: The nuclear network of linen threads with the chromatin particles upon it becomes coarser (Fig. 12, Plate 12), and finally a spireme stage is formed quite homologous to that found in the spermatogonia. I can not determine exactly how this segments to form the chromosomes.

32. Twelve chromosomes are formed; BRAUER decided the number was 12—14. They are rod shaped, much more elongate in my specimens than BRAUER figures and are seen, in favorable cases to consist of four chromomeres each (Fig. 15, Plate 12): they measure about  $2.5 \mu$  long and  $0.4 \mu$  in diameter.

33. I have been unable to demonstrate a centrosome; spindle fibres are evidently present and faint asters.

34. Tetrads are not formed but the first polar spindle has twelve rod-shaped chromosomes. These divide longitudinally as is seen in Fig. 14 and 15, Plate 12, drawings of the early anaphase of the first polar spindle, seen from the pole. In the same section, by focussing a little deeper there may be seen the twelve corresponding chromosomes going to the other pole.

35. Reduction is foreshadowed by a union of these twelve chromosomes, two by two, as they approach the pole, as shown in Fig. 16. In Fig. 17 I show a drawing of the late anaphase of the first polar spindle. In the section next to this in the series the first polar body is found and its chromatin is already undergoing degeneration: the nucleus of the polar body seems to disintegrate very rapidly.

36. BRAUER explicitly states that there is no rest between the first and second polar spindles: with this statement I can not agree. A rest stage follows the first spindle a stage of short duration but with rapid and extensive changes. During the telophase of the first maturation division the nucleus again forms a coarse net (Fig. 18, Plate 12). This net becomes finer as the nucleus grows rapidly; the nucleoplasm is now very lable, often with amoeboid borders (Fig. 19, Plate 12). Both the orogenesis and the spermatogenesis of hydra illustrate the converse of BOVERT'S law that no rest occurs between the first and second maturation divisions when tetrads are formed, i. e. when tetrads are not formed a rest stage does follow the first maturation division. The changes resulting in the formation of the second polar spindle are entirely homologous to those preceding the first. A decrease in size occurs again with the expulsion of more chromatin; a spireme is formed which segments into the six chromosomes (Fig. 20, Plate 12; Fig. 21, Plate 12). These have nearly the same size as the chromosomes of the first spindle and they have much the same structure; there are four chromomeres in each as may be seen in favorable spindles (Fig. 12, Plate 12).

Though I have studied many hundreds of sections of the ovaries of *H. dioecia* my material is still insufficient to provide as complete a series of stages as I was able to find for the spermatogenesis. The desired egg stages are, of course, much less numerous in an animal than the corresponding stages of the spermatocytes since sperm are produced in immense numbers. Then too the chromosomes

are obscured by the presence of the chromatin that the nucleus excludes: Fig. 23, Plate 12 gives a common appearance. The chromosomes are irregular, as BRAUER shows them and the chromatin granules make accurate observation difficult. It is only occasionally, perhaps at some particular stage, that one sees the rod shaped chromosomes clearly and can make out their structure. What stages I have been able to find are so evidently homologous with those of the spermatogenesis that it is probable that the others will be found closely similar. There is this difference apparent, however, the chromosomes in the oocytes are rod shaped while in the divisions of the spermatocytes they appear spherical. I pointed out in the paper on the spermatogenesis that the chromosomes of the interstitial cells imbedded in the tissue are rod shaped; it is only in the spermary, where the cells are relieved from pressure that the form of the chromosome becomes altered. In the oocytes, where the mitosis occurs under the pressure of the crowded cells, the rod is maintained. The fact of the similarity in shape of the chromosomes in the oocytes and in the ordinary interstitial cells is evident: the suggested explanation is hypothesis.

37. The six chromosomes of the second polar spindle divide longitudinally and six chromosomes go to the egg and also to the second polar body, each chromosome being composed of four chromomeres. In this respect, also, there is a difference between the oogenesis and the spermatogenesis. The chromosomes of the spermatocytes of the second order contain four chromomeres; but on division the chromosomes going to the spermatids have only two chromomeres each. The comparison makes it evident that the two chromomeres of the spermatid chromosomes are bivalent, a conclusion to which I came in the paper on the spermatogenesis, p. 407 and which seems justified by the present facts. There is no evidence, that the second division is a reduction division.

38. The telophase of this second polar spindle is prolonged, lasting through the extrusion of the egg and until fertilization occurs. Meanwhile this female pronucleus is growing rapidly. It lies below a crater-like depression in the cytoplasm of the egg: this was seen by BRAUER but in his figures it is shown in later stages when it is disappearing. Fig. 24 and 25, Plate 12 show this depression and the male and female pronuclei.

On the whole one is impressed, in a study of the oogenesis of the hydra, with the independence of the egg and its antagonism



to the parent organism; it ingests portions of it as a parasite might live on a host. From the first the egg cell pursues its destined life history; it grows and matures, going through a definite cycle of events, dependent on the adult hydra only for food. If constancy in the nucleo-plasma relation is characteristic of the life cycle of the soma, and that seems very doubtful, is certainly is not for the germ cells; on the contrary continuous change seems to mark this relation in their life cycle.

---

### Bibliography.

---

1. BAUMGÄRTNER, A., Neue Untersuchungen in dem Gebiete der Physiologie und der praktischen Heilkunde, Freiburg 1845.
2. BOVERI, TH., Ergebnisse über die Konstitution der chromatischen Substanz des Zellkerns, 1904.
3. —, in: Zellenstudien, VI. Die Entwicklung dispermer Seeigel-Eier etc., Jena 1907.
4. BRAEM, F., Ueber Knospung bei mehrschichtigen Tieren, insbesondere bei Hydroiden, in: Biol. Ctrbl., 1894.
5. BRANDT, K., Die Fortpflanzung der grünen Körper von Hydra, in: Zool. Anz., Vol. 6, p. 438—440, 1883.
6. BRAUER, A., Über die Entwicklung von Hydra, in: Z. wiss. Zool., Vol. 52, p. 167—216, 1891.
7. CORDA, A., in: Nova Acta Acad. Leop., Vol. 18.
8. —, in: Ann. Sc. nat. (3), Vol. 8.
9. DOFLEIN, S., Die Eibildung bei Tubularia, in: Z. wiss. Zool., Vol. 62, 1897.
10. DOWNING, E. R., The spermatogenesis of Hydra, in: Zool. Jahrb., Vol. 21, Anat., p. 379—426, 1905.
11. ECKER, AL., Zur Lehre vom Bau und Leben der kontraktile Substanz der niedersten Tiere, Akad. Progr., Basel 1848. Abstracted, in: Z. wiss. Zool., Vol. 1.
12. EHRENBERG, C. G., Über das Massenverhältnis der jetzt lebenden Kieselfusorien etc., Physik., in: Abh. Akad. Wiss. Berlin, 1836.
13. GOETTE, A., Vergleichende Entwicklungsgeschichte der Geschlechtsindividuen der Hydropolypen, Leipzig 1907.
14. GREENWOOD, M., On digestion of Hydra, with some observations on the structure of the endoderm, in: Journ. Physiol., Vol. 9, p. 317—344, 1888.

15. HADZI, JOVAN, Vorversuche zur Biologie von Hydra, in: Arch. Entw.-Mech., Vol. 22, p. 38—47, 1906.
  16. HAMANN, O., Zur Entstehung der grünen Zellen bei Hydra, in: Z. wiss. Zool., Vol. 37, 1882.
  17. HANEL, ELISE, Vererbung bei ungeschlechtlicher Fortpflanzung von *H. grisea*, in: Jena. Ztschr. Naturw., Vol. 43, p. 321—372, 1907.
  18. HARGITT, C. W., The organization and early development of the egg of *Clava leptostyla*, in: Biol. Bull., Vol. 10, p. 207—232, 1906.
  19. HARM, C., Die Entwicklungsgeschichte von *Clava squamata*, in: Z. wiss. Zool., Vol. 73, 1902.
  20. HERTWIG, R., Über Knospung und Geschlechtsentwicklung der *Hydra fusca*, in: Biol. Ctrbl., Vol. 26, p. 489—508, 1906.
  21. KLEINENBERG, N., Hydra, eine anatomisch-entwicklungsgeschichtliche Untersuchung, Leipzig 1872.
  22. KOROTNEFF, A., Histologie de l'Hydra et de la Lucernaire, in: Arch. Zool. expér. (1), Vol. 5, p. 369—400, 1876.
  23. —, Versuch einer vergleich. Anatomie der Coelenteraten, in: Nachr. Liebhab. Naturw., Vol. 27, Moscow 1880.
  24. —, Zur Kenntnis der Embryologie von Hydra, in: Z. wiss. Zool., Vol. 38, p. 314—322, 1883.
  25. LEYDIG, F., Die Dotterfurchung nach ihrem Vorkommen in der Thierwelt und nach ihrer Bedeutung, 1848.
  26. V. MALSEN, HANS F., Geschlechtsbestimmende Einflüsse und Eibildung des *Dinophilus apatris*, in: Arch. mikrosk. Anat., Vol. 69, 1906.
  27. NUSSBAUM, M., Ueber die Theilbarkeit der lebendigen Materie, II. Beiträge zur Naturgeschichte des Genus Hydra, *ibid.*, Vol. 29, p. 265—366, 1887.
  28. PALLAS, P. S., Elenchus Zoophytorum, Hague 1766.
  29. PFITZNER, WILHELM, Beiträge zur Lehre vom Bau des Zellkerns und seinen Theilungserscheinungen, Abschnitt I, Ueber Kerntheilung bei Coel., in: Arch. mikrosk. Anat., Vol. 22, 1883.
  30. SCHNEIDER, K. C., Histologie von *Hydra fusca* etc., *ibid.*, Vol. 35, p. 321—379, 1890.
  31. TANNREUTHER, GEO. W., The development of Hydra, in: Biol. Bull., Vol. 14, p. 261—280, 1908.
-

### Explanation of Plates.

#### Plate 11.

Fig. 1. Cross-section of *H. dioecia*. 58:1. A mature egg at the right; the section is not through its center.

Fig. 2. Three oogonia from *H. dioecia*. 1200:1. Two of the cells show division stages. The upper egg has a longitudinal diameter of 17.7  $\mu$ .

Fig. 3. Section through a young ovary of *H. dioecia*. 470:1. The figure shows the ectoderm and a part of the endoderm. Note the position of the nuclei, the fibrous character of the protoplasm at the base of the ectoderm cells, the granular character at the periphery.

Fig. 4. Section of a part of the wall of *H. fusca*. 750:1. An oogonium lies between the ectoderm cells. The club shaped cell in the endoderm is a gland cell; such are conspicuous shortly after the ingestion of food.

Fig. 5. Ectoderm of *H. fusca*. 750:1. Showing two oogonia.

Fig. 6. Section of the ectoderm and mesogloea of *H. dioecia*, with an imbedded egg about full-grown.

Fig. 7. *H. fusca*. 320:1. Section through the ovary, parallel to the longitudinal axis of the animal's body and tangentially to its cylindrical surface. The egg, in the amoeboid stage, is shown among the interstitial cells; those interstitials at the upper part of the figure are undergoing active incorporation by the egg.

Fig. 8. Margin of a mature egg of *H. dioecia*. 750:1. Showing the immense nucleus.

Fig. 9. The nucleus of egg of *H. fusca*. 750:1. Drawn at the time of the amoeboid stage.

Fig. 10. The margin of an ovary of *H. dioecia* showing aggregation of the interstitial cells.

## Plate 12.

Fig. 11. An egg of *H. dioecia*, about half grown, lying at the margin of an ovary.

Fig. 12. Margin of the egg of *H. dioecia*. 750:1. Showing the collapse of the nucleus and formation of the coarser linin net in the early stages of the maturation phenomena.

Fig. 13. Margin of the egg of *H. dioecia*. 750:1. The spireme stage in the formation of the first polar spindle.

Fig. 14. *H. dioecia*. 750:1. Polar view of the first polar spindle in anaphase.

Fig. 15. The chromosomes of the preceding figure enlarged, showing the component chromomeres.

Fig. 16. *H. dioecia*. 750:1. Side view of a first polar spindle.

Fig. 17. *H. dioecia*. 750:1. Late anaphase of the first polar spindle, polar view.

Fig. 18. *H. dioecia*. 750:1. The first polar body has been given off into the space between three adjacent eggs. The nucleus of the egg shows the coarse net; that of the polar body is degenerating. Compare the size and structure of the egg nucleus with the nucleus of Fig. 19.

Fig. 19. Margin of an egg of *H. dioecia*. 750:1. The first polar body shows between the margins of two adjacent eggs. The nucleus of the egg increases in size very materially in the rest period between the first and second polar spindles.

Fig. 20. *B. dioecia*. 750:1. Margin of the egg showing the nucleus in the spireme stage of the prophase preparatory to the formation of the second polar spindle.

Fig. 21. The nucleus of Fig. 20, enlarged.

Fig. 22. *H. dioecia*. 750:1. Side view of second polar spindle in anaphase.

Fig. 23. *H. dioecia*. 750:1. Side view of a second polar spindle as usually seen, obscured by chromatin discharged from the nucleus during the collapse which precedes the active division.

Fig. 24. *H. fusca*. 1200:1. Margin of an egg showing the male pronucleus and the craterlike cavity through which the sperm entered.

Fig. 25. The next section to Fig. 24, showing the female pronucleus.

*Nachdruck verboten.  
Übersetzungsrecht vorbehalten.*

# Postembryonale Entwicklungsgeschichte der Unioniden.

Von

**W. Harms.**

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Marburg.)

**Mit Tafel 13–16 und 9 Abbildungen im Text.**

---

Unsere größten und artenreichsten Süßwassermuscheln, die Unioniden oder Najaden, haben durch ihre eigenartige Entwicklung schon seit langer Zeit das Interesse der Forscher erregt. Und doch hat es ziemlich lange gedauert, bis man den vollständigen Verlauf der Entwicklung erkannt hat. Schon die zeitweise unförmige Gestalt der mit Tausenden von Embryonen angefüllten Kiemen mußte auffallen und zu der anscheinend hier sehr bequemen Erforschung der Entwicklungsgeschichte hinlenken. Als Endziel der Entwicklung in den Kiemen fand man dann das Glochidium, ein von den Muscheln ganz abweichendes Gebilde, mit dem man zunächst nichts anfangen konnte, da es sich auf direktem Wege mit dem besten Willen nicht weiter züchten ließ. Erst als dann der Parasitismus der Glochidien entdeckt wurde, konnte der Gang der Entwicklung klargelegt werden. Die embryonale Entwicklungsperiode ist schon früh einigermaßen gut bekannt gewesen und namentlich neuerdings durch die 1895 erschienene Arbeit von LILLIE in ausführlicher und gründlicher Weise gefördert worden. Die postembryonale Entwicklungsgeschichte ist dagegen weniger klar und widerspruchsfrei, so daß eine erneute Untersuchung, die auch namentlich die noch fast gänzlich dunklen Verhältnisse der Entstehung der Nieren-, Herz- und Pericardentwicklung aufklärte, nötig erschien.

Ich will zunächst einen Überblick über die Najaden-Literatur geben, wobei ich die ältere Literatur nur kurz zu behandeln brauche, da sie in den Arbeiten von RABL und FLEMMING genügend gewürdigt ist.

Seit RATHKE 1797 die jungen Muschellarven auffand und fälschlicherweise für Parasiten eines andern Genus hielt (*Glochidium parasiticum*) und JACOBSON 1828 diese Annahme noch unterstützte, hat diese Frage das lebhafteste Interesse der Forscher erregt. Zunächst nahm sich ihrer die Akademie der Wissenschaften in Paris an. DE BLAINVILLE, der mit der Untersuchung beauftragt wurde, spricht sich in dem betreffenden Bericht gegen die Glochidiumtheorie aus, nachdem schon PFEIFFER nachgewiesen hatte, daß die Embryonalschalen, d. h. die Schalen des Glochidiums, noch den Wirbeln junger, freilebender Najaden aufsitzen, was also eigentlich schon der Glochidiumtheorie einen vernichtenden Stoß gab. Aber erst die auf exakte Beobachtung und scharfe logische Schlüsse basierende Arbeit von CARUS brachte die alte Glochidiumtheorie völlig zu Falle, indem er zunächst nachwies, daß die Eier der Muscheln vom Ovarium in die Kiemen wandern und dort sich bis zum Glochidium entwickeln. Er konnte dieses Wandern leicht an *Unio littoralis* beobachten, deren reife Eier orangerot sind. Andere Forscher, wie QUATREFAGES u. O. SCHMIDT, haben sich dann weiter mit der Entwicklung beschäftigt, ohne jedoch im wesentlichen Neues zutage zu fördern. Das Geheimnis, welches über dem weitem Schicksal des Glochidiums schwebte, vermochte erst LEYDIG zu lösen, als er an Fischen encystierte kleine Zweischaler als Glochidien erkannte. FOREL beschreibt das reife Glochidium genauer und gibt auch die Zeit an, in welcher er Muschellarven an Fischen beobachtete. Merkwürdigerweise konnte er jedoch keine Veränderungen an ihnen feststellen. In zwei weiteren Arbeiten, von FLEMMING (1875) und von RABL (1876), wird dann die Anwendung der neu aufgekommenen Keimblattheorie auf die Entwicklung der Unioniden versucht, jedoch nur mit teilweisem gutem Erfolge. RABL gelang die Anwendung der Keimblattheorie noch am besten, jedoch verwechselte er das Vorder- mit dem Hinterende und sprach die Schalendrüse als Urmund an. SCHIERHOLZ bearbeitete zum ersten Male die Gesamtentwicklung der Unioniden. Im embryonalen Teile kam er jedoch nicht weit über die Arbeit RABL's hinaus; sein Verdienst ist allerdings, daß er den Embryo zum ersten Male korrekt orientierte. Erst LILLIE bearbeitete 1895 dann in einer eingehenden und sorgfältigen Weise die gesamte embryonale Entwicklung bis zum Glochidium. Ich werde unten genauer auf seine Arbeit eingehen, da die meinige daran anknüpft.

Die postembryonale Entwicklung behandeln eigentlich nur SCHIERHOLZ und F. SCHMIDT eingehend.

SCHIERHOLZ stellt seine Untersuchungen an *Unio pictorum* und *Anodonta piscinalis* an. Er berücksichtigt aber auch andere Species, so *Unio margaritifera* = *Margaritana margaritifera*, *Anodonta complanata* u. a.

SCHIERHOLZ macht die von BRAUN 1878 zuerst ausgeführte künst-

liche Infektion der Fische mit Glochidien von neuem und untersucht die Veränderungen, die diese während des Parasitismus erleiden, und zwar fast ausschließlich an lebenden herauspräparierten Larven. Infolge dieser zu feinem Untersuchungen unzureichenden Methode konnte er manche Organanlagen, namentlich die äußerlich nicht leicht sichtbaren, wie Ganglienanlagen, Herz-, Nieren- und Pericardanlagen, nicht richtig oder nur unvollkommen beobachten. Ich werde bei der Darstellung meiner eignen Befunde näher auf diese Fragen eingehen.

Die nachparasitäre Entwicklung ist von SCHIERHOLZ ebenfalls verfolgt worden. Er bestätigt die von BRAUN beobachteten ersten Kriechbewegungen der Muscheln und versucht auch, sie weiter zu züchten. Ihm gelang es, junge Najaden ca. 4—5 Wochen am Leben zu erhalten, während BRAUN es nur auf 14 Tage, F. SCHMIDT auf 4 Wochen brachte. Von keinem dieser Autoren ist jedoch ein wesentliches Wachstum der Schalen erzielt worden. Die Najaden von SCHIERHOLZ nahmen nur um 0,04 mm in der Länge zu.

Die Beobachtungen von F. SCHMIDT bedeuten gegenüber denen von SCHIERHOLZ einen wesentlichen Fortschritt. Er hat eine ganze Reihe von Organen, so Vorderdarm, Magen, Leber und die Ganglien, richtig abgeleitet. Manche andere Organe, so Niere, Herz und Pericard, sind bei ihm, wenn auch etwas klarer als bei SCHIERHOLZ, sehr unvollkommen behandelt worden. Von der nachparasitären Entwicklung hat SCHMIDT außer einer geringen Zunahme der Schalen gar nichts beobachtet.

Von neuern Arbeiten sind vor allem die von LILLIE „The embryology of the Unionidae“ und von FAUSSEK „Parasitismus der Anodontalarven“ zu erwähnen, außerdem von VOINEA „Die Entwicklung der Kiemen der Najaden“, von LATTER „Notes on Anodon and Unio“ und von v. JHERING „Anodonta und Glabaris“ und „Najaden von S. Paulo und die geographische Verbreitung der Süßwasserfauna von Südamerika“.

LILLIE behandelt in eingehender Weise die Furchung bis zur Gastrula und verfolgt letztere bis zum fertigen Glochidium. Die Furchung verläuft ähnlich wie bei den übrigen Lamellibranchiaten. LILLIE's Verdienst ist es, zuerst Klarheit in die oft untersuchten Furchungsvorgänge der Unioniden hineingebracht und letztere bis ins Einzelne genau verfolgt zu haben.

Die frühen Gastrulastadien zeichnen sich durch die enorm große Schalendrüse vor andern Lamellibranchiaten aus. Dies ist, wie LILLIE meint, schon eine Anpassung, die dem Glochidium zu Liebe zustande gekommen ist. Im übrigen ist die Gastrula eine ganz normale.

Nach der Gastrulation nimmt besonders die Schalendrüse noch mehr an Größe zu und sondert die Schale ab. Der Embryo nimmt nun mehr und mehr eine bilaterale Form an, der Blastoporus schließt sich, und die Ventralplatte nimmt an Größe zu. Vor dem Blastoporus am vordern Ende liegt der von SCHIERHOLZ so genannte Mundschild. Die Region von der hintern Grenze der Schalendrüse bis zum Blastoporus nennt LILLIE die Ventralplatte, wie auch andere Forscher vor ihm. Sie ist mit Wimpern dicht bedeckt, die als homolog mit den ventralen Wimpern (analer Wimperschopf) anderer Mollusken-Embryonen anzusehen sind.

LILLIE geht näher auf die 6 großen Zellen ein, die gerade unter dem vordern Ende der Schalendrüse liegen. RABL hat diesen Zellenkomplex zuerst gesehen; er konnte jedoch nicht bestimmt angeben, ob die Fadendrüse, die auch etwa an dieser Stelle entsteht, ihren Ursprung aus diesen Zellen nimmt. LILLIE stellt nun fest, daß die mittlere dieser 6 Zellen die Larvenfadendrüse bildet, die andern 5 aber nicht daran beteiligt sind. Sie umgeben später die Öffnung dieser Drüse und bleiben bestehen, bis das Glochidium vollständig ausgebildet ist. Die Drüse wächst nach rückwärts unter der Schloßlinie entlang, bis sie die hintere Körperregion erreicht, und kehrt an der rechten Seite des Entoderm-säckchens durch die embryonalen Mantelzellen wieder zu der Öffnung am vordern Ende zurück. Nach der Invagination des Mantels macht die Drüse 2—3 Windungen um den Adductormuskel. Die Bedeutung des Larvenfadens ist nicht die der Byssusdrüse, wie dies RABL zuerst nachgewiesen hat. LILLIE nimmt mit Bestimmtheit an, daß die Zelle, die diese Drüse bildet, den 6 Zellen der Kopfblase angehört und daß daher die Drüse als ein Organ sui generis aufzufassen ist. Die Funktion des Larvenfadens besteht nicht allein darin, dem Glochidium zu ermöglichen sich an seinem Wirt festzuhaften, sondern ist wahrscheinlich in jüngern Embryonen auch eine excretorische. Der Larvenfaden ist als ein Dauersecret anzusehen. Dazu werden die Secrete der Larvenfadendrüse (nach LILLIE) wahrscheinlich nur deshalb, damit sie nicht in die den Embryo umhüllende Eimembran hineingelangten und jenem so vielleicht Schaden zugefügt hätten.

Aus dem larvalen Mesoblast entstehen die Myocyten und der Adductormuskel. Da letzterer vollständig schwindet (BRAUN, F. SCHMIDT), so nimmt LILLIE an, daß er als eine Anhäufung von Myocyten anzusehen ist.

Vom primären Mesoblast leitet LILLIE zwei starke paarige Zellenmassen ab, die vom Entoderm-säckchen bis zur äußern Körperwand laufen. Er sagt über ihr weiteres Schicksal: „They soon fall into a clump of small cells (SCHMIDT, SCHIERHOLZ), which are destined to form the pericardium, nephridia and perhaps other mesoblastic structures.“

Die Umwandlung des jungen Embryos in das Glochidium geht nun nach LILLIE in der Weise vor sich, daß zunächst die embryonalen Mantelzellen eine Invagination durchmachen, unter gleichzeitiger Teilung in zwei Hälften. Die Fadendrüse geht rückwärts nach hinten bis zum Mundschilde. Die Zellen der ventralen Platte wachsen über die Zellen des Mantels hinüber, wobei auch gleichzeitig der Mundschild nach hinten rückt und sich mit der Ventralplatte vereinigt.

Die 4 Paar später im Glochidium vorhandenen Sinneshaarbüschel sind sensorischer Natur. Ihre Zellen färben sich lebend allein im ganzen Glochidium mit Methylenblau. Die langen protoplasmatischen Fortsätze dieser Zellen gehen bis zum Mantel hin, haben jedoch keine Verbindung mit demselben.

Der Mesoblast ist im Glochidium paarig und steht in Verbindung mit den hintern Wällen der seitlichen Gruben; andrerseits reicht er bis zum hintern Ende des Embryos.



„A special wing of the mesoblast may be seen on each side behind the lateral pits. According to SCHMIDT, these cells are the fundament of the organ of BOJANUS (the nephridia).“ Daß diese Zellenstränge nicht dem Mesoderm angehören, werde ich weiter unten nachzuweisen versuchen.

LILLIE geht dann noch auf die Trochophorafrage beim Glochidium ein. Er vergleicht die Gastrula von *Unio* mit *Cyclas* und *Teredo*, wo natürlich noch ohne Schwierigkeiten die homologen Teile zu erkennen sind. Vergleicht man aber die weitem Stadien, die zur Trochophora-Larve überleiten könnten, so muß bei den Unioniden der Mangel der Scheitelplatte mit Wimperschopf, der präoralen und postoralen Wimperzone sowie der Protonephridien zugegeben werden. LILLIE nimmt an, daß diese Organe, da sie nur für das freie, selbständige Leben notwendig sind, beim Glochidium als nicht brauchbar aufgegeben wurden. Als Überrest eines dieser fehlenden Organe, der Scheitelplatte, sieht er die 6 Zellen der Kopfblase an. Die Wimpern der Ventralplatte entsprechen dagegen dem analen Wimperschopfe der Trochophora-Larve. Als weiteres Moment für den Vergleich der ältern Unionidengastrula und der Veligerlarve der Mollusken sieht er die bei letztern und auch der Unioniden-Larve bestehenden gleichen Achsenbeziehungen an: die Achse der Schalendrüse oder Schale und die des Fußes stehen bei allen im rechten Winkel zueinander.

Eine Reihe von Arbeiten, die sich namentlich auf die biologischen Verhältnisse des Parasitismus der Anodonta-Larven beziehen, verdanken wir V. FAUSSEK. Seine Arbeiten behandeln vor allem den Umwachsungsprozeß der Epidermis um das Glochidium und die Ernährungsverhältnisse des letztern. Das Glochidium ergreift, wenn es zum parasitischen Leben übergeht, die Epidermis des Fisches, zerreißt diese vollständig und ergreift mit den Schalenhaken die bindegewebige Cutisschicht resp. einen darin liegenden Flossenstrahl. Die Epidermis beginnt an den Wundrändern zu wuchern und bekleidet schließlich das Glochidium, so daß letzteres in die Epidermis selbst zu liegen kommt.

Die Ernährung des Glochidiums erfolgt in der Weise, daß zunächst das eingeklammerte Epithel des Kiemenblattes oder Flossenstrahles sich allmählich auflöst; man sieht größere und hellere Kerne der Epithelzellen selbst darin sowie kleinere dunklere Leucocytenkerne. Eine große Anzahl von Leucocyten wandert in die Mantelhöhle aus, wo sie zerfallen und einen Detritus mit Chromatinkörnchen darin bilden. Die Leucocyten selbst sowie ihre Zerfallprodukte werden von den Zellen des Embryonalmantels verzehrt. Wir haben also eine intracelluläre Nahrungsaufnahme vor uns, die aus Leucocyten und deren Detritus besteht.

Oft kommt es nach FAUSSEK's Beobachtungen zu einem Zerfall des Glochidiums, wovon der larvale Muskel zuerst befallen wird. Die Muskelfasern agglutinieren und zerfallen in Sarcolyte. Die Zerstörung erfolgt durch ein übermäßiges Einwandern von Leucocyten.

Oft tritt auch eine enorme Wucherung der Epidermiszellen der Cyste ein. Die Cyste selbst vergrößert sich, ihre Wände werden dünner, und es entsteht eine Höhlung in der Cyste, die sich mit cytolytischem, leucocytenhaltigem Exsudat anfüllt. Später findet man darin auch Phagocyten mit aufgenommenen Partikelchen des Glochidiums. Die embryonalen

Mantelzellen des letztern zerfallen dann nach und nach, und schließlich füllt das ganze Glochidium der Zerstörung anheim. Zum Schlusse des Prozesses bemerkt man statt des Glochidiums in der Cystenöhle nur noch Detritus, der dicht mit Leucocyten erfüllt ist, außerdem als Rest des Glochidiums die klaffenden Schalen.

Im theoretischen Teile seiner Arbeiten stellt FAUSSEK die „auf fallende funktionelle Ähnlichkeit zwischen dem Chorionepithel der Säugetier-embryonen und dem Embryonalmantel der parasitierenden *Anodonta*-Larven“ fest und glaubt darin eine neue Stütze für die Auffassung zu sehen, „daß der Embryo bei der Viviparität sich wie ein Parasit dem Mutterleibe gegenüber“ verhalte. Die pathologische Veränderung, die das Glochidium im Corium der Flossenhaut hervorruft, vergleicht er mit der Bildung des „Nährbodens (Placenta)“ bei *Moina* zur Ernährung der Embryonen im Brutraume. Die Bildung des Nährbodens wird nach WEISMANN durch mechanische Einwirkungen der Embryonen auf den Brutraum verursacht. Genau dasselbe tut das Glochidium, indem es die Fischhaut pathologisch verändert, um sich Nahrung zu verschaffen.

Ferner ist noch die Arbeit von VOINEA, „Über die Entwicklung der Kiemen der Najaden“, zu erwähnen. Wie schon der Titel sagt, behandelt die Arbeit ganz speziell die Kiemen und zwar namentlich die Entwicklung der äußern Kiemen bei einem etwa 1 cm langen Tiere. Die innern Kiemen sind nur bis zu einem gewissen Zeitpunkte der Entwicklung verfolgt worden, da die jungen Muscheln nicht im Aquarium zu halten waren. VOINEA macht auch einleitende Bemerkungen über die Technik der Infektion und Dauer derselben, wobei er auf die verzögernde oder beschleunigende Wirkung der Temperatur aufmerksam macht. Auch Parasiten, die den Kulturen verhängnisvoll werden, erwähnt er kurz, er nennt besonders *Gyrodactylus elegans*, der nach meinen Beobachtungen nur den *Anodonta*-Larven besonders gefährlich wird. VOINEA hat nur *Anodonta* zu seinen Untersuchungen herangezogen.

Die Mitteilung von LATTEK, „Notes on Anodon and Unio“, ist mehr biologischen Inhalts. Der Verfasser macht Angaben über die Wanderung der Eier von dem Ovarium in die Kiemen, das Verhalten der Glochidien in den Kiemen und von ihrer Entleerung. Von den Glochidien nimmt er an, daß sie empfindlich gegen den Geruch der Fische seien, während die letztern einen starken Abscheu vor den Glochidien hätten. Bei den jungen Najaden beobachtete er die schon bekannte Fortdauer der Glochidiumschanle auf der definitiven Schale. Die Cilien, die sich am Fuße der jungen Najaden befinden, hält er für ein Orientierungsmittel. „to feel the way“. Beim Einziehen des Fußes werden die Cilien vollkommen starr, was auf eine Kontraktion der Fußepithelzellen zurückzuführen ist.

V. JHERING endlich macht in seinen beiden Abhandlungen nähere Angaben über die Systematik und Entwicklung der süd-amerikanischen Unioniden und Muteliden. Für letztere beschreibt er eine neue Larvenform, die Lasidium-Larve, während für die Glochidien der Unioniden Abweichungen von den europäischen festgestellt werden. Ein Parasitismus, wie bei letztern, ist nicht beobachtet worden.

Meine Aufgabe in vorliegender Arbeit soll die sein, die Organbildung der Unioniden vom Glochidium an bis zur ausgebildeten Muschel so eingehend wie möglich zu verfolgen. Die Arbeit wird gemäß dem Entwicklungsmodus in die parasitäre und postparasitäre Entwicklung zerfallen. Ich werde das parasitierende Glochidium als Larve und diese, sobald sie den Parasitismus aufgibt, als junge Muschel oder Najade bezeichnen.

### Material und Methode.

Für meine Untersuchungen zog ich die wichtigsten einheimischen Vertreter der Familie der Unionidae (Najades) heran. *Anodonta (piscinalis)* erwies sich wegen der Größe der Larven als günstigstes Objekt, weshalb ich sie auch in den Vordergrund stellen und *Unio* und *Margaritana margaritifera* damit vergleichen werde. *Anodonta piscinalis* fand ich in großen Mengen in der Nähe Marburgs im Schützenpfuhl, *Unio pictorum* und *tumidus* in einem kleinen Nebenarme der Lahn, ebenfalls ganz nahe bei Marburg, *Margaritana* dagegen im Hunsrück und in einigen Bächen des Spessarts (Jossa und Lohr).

Als Konservierungsflüssigkeiten bewährten sich am besten Sublimatessig und namentlich ZENKER'sche Lösung. Beide Flüssigkeiten sind auch insofern sehr günstig, als sie gleichzeitig vermöge ihres Gehaltes an Essigsäure den Kalk der Schalen auflösen, was namentlich bei ältern Larven und jungen Najaden wichtig ist. Bei den Larven wurden die Lösungen angewärmt angewandt, bei Glochidien jedoch und jungen Najaden heiß, um sie aufgeklappt oder in ihrer natürlichen Bewegungsstellung zu fixieren, was auch ganz gut gelang. Zur genauen Orientierung, was namentlich für die jungen Najaden in Betracht kommt, wandte ich die Nelkenölcollodium-Methode an. Die Larven sind sehr leicht zu orientieren, da sie in einer später zu erwähnenden, ganz bestimmten Stellung an Flossen oder Kiemen von Fischen haften.

#### I. Die Glochidien von *Anodonta*, *Unio* und *Margaritana*.

Für meine Untersuchungen war das Glochidium der Ausgangspunkt. Letzteres bildet das Endziel der embryonalen Entwicklung, die bekanntlich in den Kiemen der Muscheln vor sich geht, bei *Anodonta* und *Unio* in den äußern, bei *Margaritana* dagegen in den

innern sowohl wie äußern Kiemen. Die Zahl der Glochidien, die die Brutfächer der Kiemen ausfüllen, ist eine ganz enorme: SCHIERHOLZ schätzt sie bei großen Anodonten auf eine Million; bei *Margaritana* ist die Zahl noch eine viel größere, da die Glochidien bedeutend kleiner sind.

Die Brutzeit der Najaden ist von der Temperatur abhängig; im allgemeinen kann man sagen, daß sie bei *Unio* frühestens im März beginnt, zuweilen aber bei kaltem Wetter erst Ende Mai. Man findet dann bis Ende Juli Muscheln, die alle Stadien der Embryonalentwicklung enthalten. Bei *Anodonta* beginnen die einzelnen Tiere ihr Brutgeschäft fast gleichzeitig etwa Mitte August. Mitte Oktober sind dann fast sämtliche Anodonten mit reifen Glochidien erfüllt. Letztere werden jedoch jetzt noch nicht ausgestoßen, sondern überwintern in den Kiemen, ohne sich weiter zu entwickeln. Künstlich läßt sich jedoch auch während des Winters eine Fortentwicklung erzielen, indem man Fische mit den herausgenommenen *Anodonta*-Glochidien infiziert, ein Beweis dafür, daß die Glochidien nur wegen der Ungunst der Witterung des Winters in den Kiemen zurückgehalten worden. Die Brutzeit der Flußperlmuschel wird recht verschieden angegeben. v. HESSLING gibt als Beginn die letzte Hälfte des Juli bis erste des August an, SCHIERHOLZ dagegen Ende Mai. Nach meinen Beobachtungen fällt die Brutzeit in die Monate Juli und August, was mit den Beobachtungen v. HESSLING's übereinstimmt, und zwar laichen die Perlmuscheln während dieser Zeit zweimal hintereinander im Gegensatz zu *Anodonta* und *Unio*. Die Dauer einer Einzelbrut beträgt bei *Margaritana* bei sehr warmer Temperatur etwa 16 Tage, sie kann sich jedoch bei kälterer Temperatur auf fast 4 Wochen ausdehnen. Bei *Anodonta* beträgt sie fast regelmäßig 2 Monate. Bei *Unio* läßt sie sich sehr schwer feststellen, da die Muscheln alle nacheinander laichen; ich vermute aber, daß 4—6 Wochen eine annähernd richtige Angabe sein wird. Die Glochidien sowohl von *Anodonta piscinalis* als auch von *Unio* und *Margaritana* zeigen im Grunde denselben Bau, obwohl sie in bezug auf ihre Größe recht verschieden sind. Ein *Anodonta*-Glochidium mißt 0,35 mm in der Länge, das von *Unio* 0,29 und das *Margaritana*-Glochidium nur 0,0475 mm. Ich will zunächst kurz das Glochidium von *Anodonta piscinalis* beschreiben, wobei ich mich im wesentlichen an die Ausführungen LILLIE's halten werde.

Das Glochidium besitzt 2 gelbliche, dreieckig-abgerundete Schalen, die durch ein inneres Ligament an der Basis miteinander verbunden

sind. Das Ligament ist im Querschnitt auf den Figg. 9, 10, 13, 14 usw. (*l*) als kleines gebogenes Stäbchen zu erkennen. Von den beiden Schenkeln des Schalendreiecks ist der nach vorn zu gelegene der größere, ein Merkmal, welches für die Orientierung sehr nützlich ist. Die Schalen sind porös und ziemlich brüchig, obwohl sie dem Schneiden wenig Widerstand entgegensetzen. An der Spitze jeder Schale befindet sich bei *Unio* und *Anodonta*-Glochidien ein starker nach innen gebogener Haken (Fig. 3 *sh*), der wieder mit einer größeren Anzahl kleinerer Zähne versehen ist, die ebenfalls ihre scharfen nadelförmigen Spitzen nach innen gebogen haben. Einen Schnitt durch diese Haken läßt Fig. 29 *sh* erkennen; sie haben hier die Epidermis (*kl*) des Wirtes erfaßt. Die Schalenhaken bemerkt man ferner noch auf den Schalen der jungen Najaden (Fig. 32 *sh* und Fig. 49, 50 u. 51 *sh*). Die Schalenhaken sind beim Glochidium mit der Schale beweglich verbunden und mit spezieller Muskulatur oder Myocyten versehen. Mit diesen Haken heftet sich das Glochidium, wenn es zum parasitischen Leben übergeht, an seinen Wirt fest.

Die nahezu löffelförmig gestalteten Schalen (Fig. 1 u. 2) sind von den großen polyedrischen, vacuolisierten Zellen des embryonalen Mantels (Fig. 1 u. 2 *lm*) ausgefüllt und an ihren Rändern davon begrenzt. Etwas mehr als den vordern Raum der Schalen füllt der mächtige embryonale Adductormuskel (Fig. 1 u. 2 *lm*) aus, dessen Aufgabe es ist, die Schalen bei der geringsten Berührung blitzschnell zusammenzuklappen.

Auf den Mantelzellen sitzen die 4 Paar sehr empfindlichen Sinnesborstenbündel, die so angeordnet sind, daß 3 Paar im Bereich der Schalenhaken, 1 Paar zu beiden Seiten von dem Mundschilde liegen. Ein für die Glochidien sehr charakteristisches Organ ist die Larvenfadendrüse, über deren Entstehung schon in der Literaturübersicht nach LILLIE referiert wurde. Die Larvenfadendrüse sondert den Larvenfaden ab (Fig. 1 u. 2 *lf*), der 2--3mal den Adductormuskel umwächst und dann nach außen durchbricht. Im hintern Teile des Glochidiums liegen dicht zusammengedrängt die embryonalen Anlagen. Etwa in der Mitte nach hinten zu liegt der oft schon mit einem länglichen Spalte versehene Mundschild (Fig. 1 u. 2 *md*).

Noch weiter nach hinten liegt die Fußfalte (Fig. 1 *fw*) und seitlich von derselben die seitlichen Gruben (Fig. 1 *sg*). Die Fußfalte sowohl wie die seitlichen Gruben sind mit Wimpern dicht besetzt (Fig. 1 u. 2 *ff*), die bei den Glochidien der einzelnen Arten verschieden lang sind. Unter den embryonalen Anlagen sieht man das

Entodermsäckchen (Fig. 1 u. 2 *es*) liegen, welches fast immer schon bei *Anodonta*-Glochidien begonnen hat nach der Überwinterung sich zu differenzieren, indem es nach vorn zu mit dem Stomodäum in Verbindung tritt und außerdem ein Lumen sowie seitlich 2 Divertikel erhalten hat, die die Leberanlagen darstellen. Die Cerebralganglien sind immer (Fig. 28 *cg*), die Visceralganglien (Fig. 12 u. 21 *vg*) fast immer im *Anodonta*-Glochidium angelegt.

Seitlich von dem Entodermsäckchen liegen die mächtigen Mesodermflügel und getrennt davon als ectodermale Anlagen ganz im hintern Teile des Glochidiums die Elemente für Herz, Pericard und Niere (Fig. 20 *mz, hp*). LILLIE sieht diese Zellen für mesodermal an, ich habe jedoch in einer frühern Mitteilung schon dargelegt, daß ich in diesem Punkte LILLIE nicht zustimmen kann. Gewöhnlich haben sich letztgenannte Anlagen bei überwinterten *Anodonta*-Glochidien schon insoweit differenziert, als sich das Nierenbläschen abgesondert hat.

Das Glochidium von *Unio* gleicht dem von *Anodonta* sehr in der Gestalt, nur daß es etwas kleiner ist (0,29 mm) und die beiden Schenkel der Schale ziemlich gleichlang sind. Deutlich unterscheidet es sich vom *Anodonta*-Glochidium durch folgende Punkte: der Larvenfaden tritt ganz am vordern Ende heraus und ist kurz und dick; bei *Anodonta* kann er eine Länge von 15 mm erreichen, während er hier kaum 0,1—0,3 mm lang wird. Die embryonalen Anlagen sind weniger differenziert als die von *Anodonta*. Die Oralplatte hat noch keine wesentliche Einstülpung erfahren, sie liegt meistens noch platt dem Muskel auf; die seitlichen Gruben sind weniger tief. Es sind daher auch noch keine Ganglienanlagen vorhanden. Das Entodermsäckchen hat noch kein Lumen. Die Anlagen für Herz, Niere und Pericard stellen noch eine undifferenzierte ectodermale Wucherung dar (Fig. 6 *hn*). Zu erwähnen wäre vielleicht noch, daß die Mantelzellen deutlicher polyedrisch gestaltet sind als bei *Anodonta*.

Das Glochidium von *Margaritana margaritifera* nimmt eine Sonderstellung ein.

Schon die geringe Länge von nur 0,0475 mm ist auffällig.

Die Schalenschenkel sind fast völlig gleichgestaltet. Die Schalen sind sehr bauchig, so daß ein Glochidium mit geschlossenen Schalen eine rundliche Gestalt hat, statt wie *Anodonta* eine flache. Eigentliche Schalenhaken fehlen. Statt ihrer sieht man an den Spitzen der Schalen 6—7 nach vorn und innen zu gebogene Haken (Fig. 2 *sz*)

liegen, die nadelförmig auslaufen. Die Zähnchen bieten bei weitem nicht eine so große Sicherheit, das Glochidium an die Epidermis eines Fisches festzuhaften, wie die Schalenhaken von *Unio* und *Anodonta*. Der Larvenfaden (Fig. 1 u. 2 *lf*) entspricht dem von *Unio*, er ist auch hier kurz und dick und kommt vor dem embryonalen Muskel zum Vorschein. Zuweilen habe ich bei Glochidien, die noch in der Eihülle waren, bemerkt, daß der Larvenfaden hier keineswegs kurz war, sondern sich etwa  $1\frac{1}{2}$ —2mal innen an die Eihülle herumgelegt hatte. Ich habe derartig lange Larvenfäden nur einige Male beobachten können, dagegen habe ich sie bei freien Glochidien nie gefunden. Die Sinnesborstenbündel sind sehr schwach entwickelt und oft kaum sichtbar.

Der larvale Muskel (Fig. 1 u. 2 *lM*) ist im Vergleich zu *Unio* und *Anodonta* sehr schwach ausgebildet. Die embryonalen Anlagen dagegen nehmen mehr als die Hälfte der hintern Partie ein.

Eine weitere Eigentümlichkeit des *Margaritana*-Glochidiums ist die außerordentlich starke Bewimperung der Fußfalte und der seitlichen Gruben (Fig. 1 u. 2 *ff*). Die Wimpern der Fußfalte sind nahezu ebenso lang wie das Glochidium selbst. Diese langen Wimpern sowie die kleinern der seitlichen Gruben sind in beständiger lebhafter Bewegung, so daß häufig Glochidien davon in Rotation geraten und sich etwas fortbewegen. Auch in der Eihülle ist diese Wimperung schon vorhanden. Wahrscheinlich wird sie zur Locomotion und in geringem Maße vielleicht auch zur Atmung dienen, zumal die seitlichen Gruben ja die Anlagen der Kiemen darstellen. Die einzige Abbildung, die ich von einem Glochidium von *Margaritana* gefunden habe, ist von SCHIERHOLZ, doch hat es keine der von mir gefundenen Merkmale gemein, auch die geringe Größe hebt er nicht hervor. Da er ferner angibt, daß die von ihm untersuchten Perlmuscheln Ende Mai laichten, so vermag ich mir nicht zu erklären, woher dieser große Unterschied zwischen SCHIERHOLZ' Abbildung und der meinigen kommen kann.

Die Glochidium-Larve ist äußerst charakteristisch für unsere Unioniden, ebenso die Ablagerung der Brut in den äußern Kiemen letzteres gilt jedoch nur für *Anodonta* und *Unio*. Bei *Margaritana* findet man die Brut sowohl in den innern wie in den äußern Kiemen. Sie bildet daher gewissermaßen eine Zwischenstufe zwischen unsern und den südamerikanischen Unioniden und deren Verwandten, den Muteliden, bei denen die Brut nur in die innern Kiemen abgelagert wird.

Als Grund dafür gibt v. JHERING an, daß die Kiemen sowohl untereinander als auch mit dem Abdomen und dem Mantel verwachsen sind.

Für die südamerikanischen *Unio*-Arten hat v. JHERING keinen Parasitismus an Fischen nachweisen können; alle seine Bemühungen, diesen Punkt aufzuklären, ergaben ein negatives Resultat. Der Parasitismus ist also nur für die europäischen *Unio*- und *Anodonta*-Arten sicher nachgewiesen. — Für die nordamerikanischen Arten ist wenigstens teilweise ein Parasitismus beobachtet. Daß die südamerikanischen *Unio* nicht den gleichen Entwicklungsgang haben können wie die europäischen, glaubt v. JHERING deshalb annehmen zu können, weil bei ihnen, wie auch nach LEA bei den nordamerikanischen *Unio*, die Schalenhaken fehlen. Ein gleiches konnte ich aber auch bei *Margaritana* feststellen. Mehrere der von demselben Forscher untersuchten Arten ließen sogar den Larvenfaden vermissen, was ja auch SCHIERHOLZ schon bei *Anodonta complanata* nachgewiesen hat. Sowohl bei *Margaritana* wie auch bei *Anodonta complanata* ist trotz des Fehlens der Schalenhaken bzw. des Larvenfadens, der ja auch bei *Margaritana* und überhaupt den *Unio*-Arten sehr kurz ist, ein Parasitismus vorhanden. Da ja bekanntermaßen die Glochidien auch an Amphibien zu parasitieren vermögen, wäre es vielleicht nicht unmöglich, daß die südamerikanischen *Unio* an andern Tieren als gerade Fischen schmarotzen. Merkwürdig ist allerdings, daß den nordamerikanischen Glochidien auch die Sinnesborsten fehlen, trotzdem sie im übrigen den gleichen Bau haben wie die europäischen. Die Glochidium-Larven kommen in Europa und Nordamerika *Unio* sowohl wie *Anodonta* zu, letztere Art hält v. JHERING für eine von *Unio* abgeleitete Form; in Südamerika haben *Unio*, *Castalia*, *Cartalina* und wahrscheinlich *Lyria* eine Glochidium-Larve. Letztere ist also ein Hauptcharakteristikum für die Familie der Unioniden.

Die bisher zu *Anodonta* gestellte südamerikanische Gattung *Glabaris* hat eine ganz abweichende Larve, die v. JHERING als Lasidium-Larve bezeichnet. Er vermutet von ihr, daß sie für die Muteliden, zu denen auch *Glabaris* gehört, charakteristisch ist.

Die Lasidium-Larve hat noch eine unverkalkte, unpaare Schale, die nur das Mittelstück der Larve bedeckt, woraus man vielleicht nach v. JHERING schließen darf, daß die Lasidium-Larve noch nicht soweit entwickelt ist wie das Glochidium, also sich von einem Embryonalstadium mit noch unpaarer Schale abgeleitet hat. Die Lasidium-Larve besteht aus einem mit Wimpern bedeckten Vorder-



teile, dem Mittelteil mit der unpaaren Schale und einem mit 2 Büscheln von Greifborsten ausgestatteten Hinterende. Vom mittlern Körperteil entspringt ein breites „Byssusband“, welches noch, nachdem die Larve die Eihülle verlassen hat, beträchtlich an Länge zunimmt. Eingehendere Beziehungen der Lasidium-Larve mit dem Glochidium vermag ich nach diesen nicht sehr eingehenden Angaben v. JHERING's nicht festzustellen. Für die Muteliden ist ein Parasitismus ebenfalls nicht festgestellt.

## II. Übergang zum Parasitismus.

Sobald die Glochidien von *Unio* und *Margaritana* reif sind, werden sie ausgestoßen, während, wie schon erwähnt, diejenigen von *Anodonta* in den Kiemen erst überwintern. Das Ausstoßen der Glochidien aus den Kiemen erfolgt in Intervallen unter beständiger Ortsbewegung der Muschel. Die einzige Möglichkeit für das Glochidium sich weiter zu entwickeln ist nun der Parasitismus, dem es sich ja in so hohem Maße angepaßt hat. In der Regel ist der Wirt ein Fisch, was für natürliche Infektionen wohl immer der Fall sein dürfte. Doch sind auch andere Wirbeltiere des süßen Wassers, wie Kaulquappe, *Proteus* und *Axolotl*, für die Infektion geeignet obwohl nur bei letztern nach FAUSSEK der Parasitismus erfolgreich zu Ende geführt werden kann.

Die Glochidien parasitieren an allen möglichen Körperteilen des Fisches, so Kiemen, Kiemendeckel, Flossen und Lippen; am bevorzugtesten sind Kiemen und Flossen. Als ausschließlichen Kiemenparasiten kann man *Margaritana* bezeichnen; infolge ihrer Kleinheit kommt es äußerst selten vor, daß sich ein *Margaritana*-Glochidium an die Flossen heftet. Sie gelangen mit dem Atemwasser in die Kiemen, wo sie sich an die feinen Lamellen festheften. Da die Flußperlmuschel nur in Gebirgsbächen vorkommt, so werden die Glochidien mit dem Strudel aufgewirbelt, wobei ihnen ihre starke Bewimperung nur von Vorteil sein kann; vielleicht ist es ihnen dadurch überhaupt nur möglich, an die Kiemen zu gelangen, in diesem Falle wäre dann die starke Bewimperung nur eine Anpassung an die äußern Verhältnisse.

Infiziert man Fische mit *Anodonta*- oder *Unio*-Glochidien, so kommt es auf die Größe des Fisches an, ob eine Infektion überwiegend Kiemen oder Flossen betrifft, wenigstens bestätigt sich dies bei künstlichen Infektionen. In der Natur jedoch ist *Anodonta*

vermöge ihrer langen Larvenfäden auf die Infektion an Flossen angewiesen. während *Unio* mit dem nur kurzen Larvenfaden wohl kaum imstande sein wird, sich an Flossen festzuheften. Da die Glochidien in fließendem Wasser leben, werden sie mit dem Strome fortgerissen und kommen so mit dem Atemwasser der Fische an deren Kiemen.

Die Infektion läßt sich mit Leichtigkeit künstlich ausführen. In erster Linie muß man darauf achten, daß die Glochidien völlig reif sind. Man erkennt das daran, daß sie sich aus ihren Hüllen befreit haben und zuweilen, wenn sie ungestört im Wasser liegen, zu- und aufklappen. Die Glochidien werden aus den Kiemen durch leichtes Schütteln in einem mit frischem Wasser gefüllten Reagenzglas befreit und dann in flache Schalen gegossen, wohin man auch die zu infizierenden Fische setzt. In kurzer Zeit, oft schon nach 10—20 Minuten, werden dann die Fische hinreichend infiziert sein. *Anodonta*-Glochidien kann man ohne weiteres mit bloßem Auge an den Flossen erkennen; es ist daher leicht, der den günstigen Verlauf des Parasitismus hindernden Überinfektion vorzubeugen. Bei der Kiemeninfektion mit *Unio*- und *Margaritana*-Glochidien muß man von Zeit zu Zeit die Infektion unterbrechen, indem man die Fische herausnimmt und die Kiemen untersucht. Eine zu starke Infektion verursacht entweder den Tod des Fisches oder den der Glochidien, so daß man sehr vorsichtig mit der künstlichen Infektion sein muß, um günstige Resultate zu erzielen.

Die Festheftung des Glochidiums erfolgt in der Weise, daß fast regelmäßig die Schloßlinie parallel den Kiemenstrahlen ist. Zu dem Flossenstrahl steht sie jedoch, je nachdem das Glochidium den Strahl am Ende oder seitlich ergreift, senkrecht oder ebenfalls parallel. Es ist auf diese Weise sehr leicht, die Larven für Schnittserien zu orientieren.

Infolge der scharfen Haken und Zähne des Glochidiums wird durch das Anheften eine Verletzung der Epidermis des Fisches hervorgerufen. *Anodonta*-Glochidien fassen in der Regel einen Flossenstrahl, die beiden andern eine Kiemenlamelle. Sobald sich ein Glochidium angeheftet hat, hält es die Schalen andauernd so fest geschlossen wie möglich. Durch die entstandene Verletzung wird alsbald ein Heilungsprozeß angeregt. Die verletzten Epidermiszellen beginnen schnell zu wuchern, da ihnen jedoch das Glochidium als Hindernis im Wege steht, gleiten die neugebildeten Zellen an deren Schalen entlang und umwachsen es völlig, so daß das Glochidium

wie ein Fremdkörper im Gewebe ruht. Die Cystenbildung geht bei den großen *Anodonta*-Glochidien in etwa 10—12 Stunden vor sich. Die an den Kiemen parasitierenden Glochidien von *Unio* und *Margaritana* werden dagegen schon innerhalb weniger (2—4) Stunden mit einer Cyste umgeben. Die Cysten sind oft sehr dick und leicht als unförmige Klumpen an Flossen und Kiemen zu erkennen.

### III. Parasitäre Larvenperiode, vom Glochidium bis zur jungen Muschel.

#### Allgemeiner Überblick.

Bevor ich nun im einzelnen auf die Veränderungen bzw. die Weiterentwicklung der Glochidien als Parasiten eingehe, will ich zunächst einen kurzen Überblick geben. Während der ganzen Zeit des Parasitismus nimmt die Larve nicht an Größe zu, d. h. ein äußerlich sichtbares Schalenwachstum findet nicht statt. Die Umwandlung besteht in der Reduktion der larvalen Organe wie Larvenfaden, Sinneshaarbündel, embryonaler Muskel und Mantelzellen, die nun wie die beiden erstern ihren Zweck erfüllt haben oder wie die beiden letztern allmählich erst während der parasitären Periode funktionslos und durch neue gleichwertige Organe ersetzt werden. Reste des Larvenfadens sieht man in den Parasiten noch recht lange nach Beginn des Parasitismus, so z. B. in den Figg., 11, 20, 25 *br*. Von den Sinnesborstenzellen ist schon nach den ersten 12—24 Stunden kaum noch eine Spur vorhanden, was damit zusammenhängt, daß die embryonalen Mantelzellen schon gleich zu Beginn des Parasitismus eine eigentümliche Veränderung durchmachen. Sie senden zahlreiche protoplasmatische Fortsätze aus (Fig. 11, 29 *pf*), so daß der ganze Mantelkomplex jederseits aussieht wie ein „pilzförmiger Körper“, wie ihn BRAUN treffend bezeichnet hat. Diese Fortsätze, die noch weitere Modifikationen erleiden können, insofern sie bei Kiemeninfektionen ziemlich regelmäßig im Bereiche der Schalenhaken ventral ineinanderfließen (Textfig. A und Fig. 25 *lm*), dienen der Ernährung, solange noch der Darmkanal nicht ausgebildet ist. Der embryonale oder larvale Muskel, der im Glochidium so mächtig ausgebildet ist (für *Margaritana* Fig. 1, 2 *LM*) — bei *Anodonta*-Glochidium nimmt er die ganze vordere Hälfte des Glochidiums ein —, beginnt, sobald das Glochidium vom Wirte mit einer festen Cyste umgeben ist, sehr schnell zu zerfallen (Fig. 46 *LM*), um den vordringenden

embryonalen Organen und den neu sich anlegenden Muskeln Platz zu machen.

Wichtiger als die Reduktion der larvalen Organe ist die Neuanlage bzw. Weiterausbildung fast aller der der ausgewachsenen Muschel angehörigen Organe. Die ersten Veränderungen betreffen die Anlage des Verdauungskanals, des Entodermsäckchens und des Mundschildes. Letzterer bekommt eine spaltförmige trichterartige Einstülpung, wie sie in Fig. 28 *md* einer *Margaritana*-Larve, und weiter ausgebildet in Fig. 33 *md*, zu erkennen ist. Gleichzeitig mit dieser Mundeinstülpung streckt sich das Entodermsäckchen nach vorn in die Länge und legt sich dem Stomodäum an. Nunmehr hat auch der Fußwulst eine weitere beträchtliche Vergrößerung erfahren, er erhebt sich stumpfkegelförmig und drängt die nach hinten zu gelegene Mundeinstülpung in ihre definitive Lage. So wird der Fuß zum Regulator der so ganz paradox gelegenen vordern Embryonalanlagen. Die allmähliche Erhebung der Fußwülste (*fw* u. *f*) kann man in den Schnittfigg. 29, 31, 36 sowie in den Totalfigg. 5, 4 und 3 (Larven von *Margaritana*, *Unio* und *Anodonta*) erkennen. Nach hinten zu legt das sich immer mehr streckende Entodermsäckchen sich an das Ectoderm an. Bei der Bildung des Proctodäums ist eine ganz kleine ectodermale Einstülpung behilflich. Zu beiden Seiten des Mitteldarmes bilden sich die bei *Anodonta* schon im Frühjahrs-glochidium vorhandenen Lebersäckchen als seitliche Ausbuchtungen aus (Fig. 26 *ls*). Auch der Krystallblindsack wird bald als hintere rechtsseitige Aussackung des Magens bemerkbar. Verschiedene Stadien der Ausbildung erkennt man in den Figg. 44, 45 u. 51 *Kb*. Bei der spätern starken Entwicklung des Fußes legt sich der Dünndarm in eine nach hinten zu gerichtete Schlinge.

Die ectodermalen nervösen Anlagen liegen als paarige ansehnliche Verdickungen ihres Mutterbodens vor dem Stomadäum als Cerebralganglien (*Margaritana* Fig. 28 *cg*, *Unio* Fig. 25 *cg*), in dem sich erhebenden Fußwulste die Pedalganglien mit Otolithenblasen (Fig. 29 u. 31 *pg*, *ot*) und endlich im hintern Teile der Larve vor dem Proctodäum die Visceralganglien (Fig. 12, 30 *vg*).

An den äußern Rändern der seitlichen Gruben sieht man schon gleich nach Beginn der parasitischen Periode papillenartige Erhebungen entstehen, die die Anlagen der innern Kiemen darstellen (Fig. 12 *kp*). Ganz im hintern Teile des Glochidiums und der jungen Larve bemerkt man dorsal 2 paarig-symmetrische Wucherungen, die sowohl bei *Anodonta* wie auch bei *Unio* und *Margaritana* vorhanden sind (Fig. 6, 6a, 7,

19 *hn, hp, nz*). Sie sind die ersten Anlagen von Herz, Pericard und Niere. Aus diesen Wucherungen sondert sich zunächst die Niere als Bläschen ab (Fig. 10, 12, 20 *n*), der Rest löst sich allmählich vom Ectoderm los und umgibt entweder als Ring den Enddarm, wie es bei *Anodonta* der Fall ist (Fig. 21 *hp*), oder er macht, wie bei *Unio*, komplizierte Spaltungen und Wachstumsveränderungen durch, die schließlich zur Bildung von Herz und Pericard schon während des parasitischen Larvenlebens führen (Fig. 9—18 *hp, h, p*). Bei *Anodonta* bleibt in der Regel der Ring um den Enddarm bis zum Schluß des parasitischen Lebens indifferent und bildet dann durch Spaltungen Herz und Pericard (Fig. 21—24 u. 48 *hp, h, p*). Bei *Margaritana* war es mir wegen Mangels einer lückenlosen Serie von Larven sowie der Kleinheit des Objekts unmöglich, die Herz- und Pericardentwicklung bis ins einzelne zu verfolgen.

Im weitem Verlaufe der parasitären Entwicklungsperiode vollzieht sich nun zunächst die Bildung des definitiven Mantels. Er entsteht durch Umwandlung des larvalen Mantels, indem die neuen Zellen von allen Seiten heranwuchern, die larvalen Mantelzellen in sich aufnehmen und so den larvalen Mantel auf einen immer kleinern Raum beschränken, bis er schließlich ganz durch den definitiven Mantel abgelöst ist, was gegen Ende des Parasitismus eintritt. Das immer weitere Vorrücken des definitiven Mantels zeigen die Figg. 29—31 und 33 *lm, dm*. Der larvale Muskel beginnt bald nach dem Beginn des Parasitismus der Larven zu zerfallen. Seine Zerfallprodukte werden durch die sich immer mehr nach vorn zu ausbreitenden definitiven Organe resorbiert. Schon ziemlich früh, wenn der larvale Muskel noch zum Teil unversehrt ist, beginnt bei *Anodonta* der hintere Muskel sich zuerst zu bilden, während bei *Unio* der vordere zuerst angelegt wird. Etwas später, allerdings meistens nur sehr wenig, kommt bei *Anodonta* der vordere (Fig. 46 *vs*) und bei *Unio* der hintere Adductormuskel (Fig. 16 *hs*) ebenfalls zur Anlage. Von beiden Muskeln entstehen dann durch Abspaltung schon recht bald die Retractoren des Fußes.

An der ventralen Seite der Larve vollziehen sich alsbald ebenfalls weitere Veränderungen, die hauptsächlich das Nervensystem betreffen. Die Ganglien beginnen sich loszulösen, und indem sie einander spindelförmige Zellen entgegen senden, kommen die Commissuren zustande (Fig. 26, 34 *cg*). Seitlich vom Pedalganglion sieht man auch schon die Otocysten liegen, die aus einer Ectoderm-einstülpung hervorgegangen sind. Man erkennt sie deutlich in den

Figg. 31, 32 *ot.* Schon bald nach der ersten Anlage des Pedalganglions bildet sich ganz wenig weiter nach hinten zu die Fußdrüse aus (s. Fig. 36 *by*), während im vordern Teile des Fußes das Mesenchymgewebe auftritt.

Der Fuß erhebt sich, wie schon gesagt, zuerst als stumpfkegelförmiger Zellenkomplex im hintern Teile der Larve. Er breitet sich dann nach vorn zu bedeutend aus und weist gleichzeitig auch ein Längenwachstum auf. Er füllt bei nahezu reifen Larven fast den ganzen Mantelraum aus; seine Gestalt läßt die Totalfigur 3 *f* deutlich erkennen. Er ist hier ungefähr soweit ausgebildet in seiner kontrahierten Form, wie ihn die junge Najade beim Verlassen der Cyste aufweist. Die nach vorn zu gebogene abgerundete Partie wird später die freibewegliche kontraktile Spitze, wie sie die Totalfigur 51 *f* zeigt; diese Form des Fußes ist sehr geeignet, eine schnelle Fortbewegung im Schlamme auszuführen.

Die Kiemenpapillen erfahren eine Vermehrung während der parasitischen Larvenperiode. Wir finden bei der reifen Larve deren 3, die jederseits vom Fuße im hintern Teile des Parasiten gelegen sind (Fig. 3 *kp*). Sie sind dicht mit Wimpern besetzt, wie auch die vordere Partie des Fußes und die erst ganz schwach angelegten Mundlappen (Fig. 33 *ml*).

Eine reife Larve ist also mit allem ausgestattet, was sie zum freien, selbständigen Leben gebraucht. Sie hat ein wohlausgebildetes Locomotionsorgan, welches sie im Gegensatz zu den alten Muscheln befähigt, sich recht lebhaft fortzubewegen, einen fast vollständig ausgebildeten Darmtractus, sämtliche Ganglien und als Atmungsorgane eine Reihe von Kiemenpapillen. Es fehlen der reifen Larve vor allem die Mundlappen, die gerade angelegt sind, der Atemsipho, ein vollständig ausgebildetes Blutkreislaufsorgan, eine funktionsfähige Niere, die Geschlechtsorgane, die noch nicht einmal in der Anlage vorhanden sind, und die äußern Kiemen und die definitive Schale. Wir werden im weitem, wenn die junge Najade zur Besprechung kommt, sehen, wie auch diese fehlenden Organe gebildet werden und wie das scheinbar so absonderlich gebildete Glochidium in eine junge Muschel umgewandelt wird.

Nachdem ich so einen kurzen Überblick über die Organbildung während der parasitären, larvalen Entwicklungsperiode der Unioniden gegeben habe, kann ich zur nähern Besprechung der einzelnen Organe übergehen.

## Larvaler und definitiver Mantel.

Wie wir bei Beschreibung des Glochidiums gesehen haben, füllen die larvalen Mantelzellen die ganze Schalenhöhlung aus. Die larvalen Zellen sind ziemlich groß und mit Vacuolen durchsetzt. Ihre Kerne sind größer als die des eigentlichen embryonalen Gewebes und färben sich blasser. Auf den Mantelzellen sitzen, wie schon erwähnt, die Sinneszellen und Borsten. Diese haben jetzt, ebenso wie der Larvenfaden, ihren Zweck erfüllt, nachdem das Glochidium encystiert ist. Sinnesbasalzellen sowohl wie der Larvenfaden werden zunächst resorbiert. Vom Larvenfaden sieht man noch lange Zeit hindurch mehr oder weniger gut erhaltene Reste in der Larve liegen (Fig. 6a, 8, 11 etc. *l* u. *b*; Taf. 13). Die larvalen Mantelzellen selbst erfahren sogleich nach der Anheftung des Glochidiums an den Fisch eine merkwürdige Veränderung; sie senden nämlich pseudopodienartige Fortsätze aus, die BRAUN zuerst beschrieb und als pilzförmige Körper bezeichnete (Fig. 11 u. 29 *pf*, Taf. 13 u. 15). Derselbe Forscher erkannte auch zuerst den Zweck der larvalen Mantelzellen, der, wie FAUSSEK im einzelnen nachgewiesen hat, darin besteht, die Larve zu ernähren, solange noch kein Darmtractus ausgebildet ist. Da durch die Verletzung des Fisches reichlich Leucocyten, lymphatische Flüssigkeit und abgestorbene Zellen des ergriffenen Epithels in die Mantelhöhle der Larve hineingelangen, so können diese Stoffe leicht durch die pseudopodienartigen Fortsätze aufgenommen werden und so der Ernährung dienen. Auf Schnitten kann man immer reichlich Nährmaterial in den Mantelzellen liegen sehen (Fig. 11 *lc*, Taf. 13). Meiner Meinung nach kommen diese Fortsätze der Mantelzellen nicht willkürlich, sondern ganz mechanisch zustande. Denn sofort nach der Anheftung an den Fisch beginnt das embryonale Gewebe lebhaft zu wuchern, so daß die Mantelzellen einen immer kleinern Raum übrig behalten. Zunächst werden die letztern nur durch das nach vorn zu drängende embryonale Gewebe zusammengedrückt. Es entstehen daher nur wenige Fortsätze am Grunde der Mantelhöhle (Fig. 11 *pf*). Später jedoch beginnen auch die Zellen von den Schalenrändern und von innen heraus zu wuchern, so daß nun die embryonalen Zellen zu dem eigentümlichen pilzförmigen Körper (Fig. 29 *lm*, Taf. 15) zusammengedrückt werden. Die Zellen, die von allen Seiten herbeiwuchern, sind nichts anderes als die definitiven Mantelzellen. Letztere gehen unmittelbar aus den larvalen hervor, indem sie gewissermaßen von dem herandrängenden neuen Gewebe

verzehrt werden. Man kann auf Schnitten überall ganz deutlich diesen Übergang verfolgen (Fig. 29, 30, 31 *lm* u. *dm*, Taf. 15 u. 16). Nach FAUSSEK nehmen an der Resorption der larvalen Mantelzellen auch Mesodermzellen teil, was er als eine Art Phagocytose ansieht. Ich habe nichts dergleichen beobachten können. Bei der Kiemeninfektion kommt es im weiteren Verlaufe des Parasitismus sehr häufig zu einer völligen, zeitweiligen Verschmelzung der beiden larvalen Mantelhälften, so daß die Larve gegenüber dem Fische vollständig abgeschlossen ist, wie dies auch schon SCHIERHOLZ beobachtete. Diese Verhältnisse sind in den Figg. 25 u. 28 *lm*, Taf. 14 u. 15 dargestellt, besonders deutlich aber sind sie in der Textfig. A *lm* zur Anschauung gebracht. Man sieht, wie die in der Medianlinie verschmolzenen larvalen Mantelzellen die Kiemenlamelle (*kl*) förmlich umflossen haben; an der linken Seite der Figur rücken die definitiven Mantelzellen (*dm*) gegen den larvalen Mantel vor.

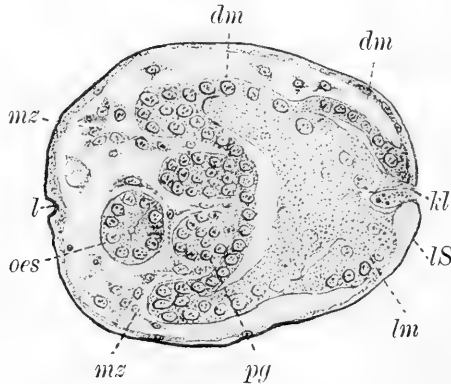


Fig. A.

Querschnitt durch eine *Unio*-Larve. 14 Tage nach der Infektion, um die Verschmelzung der Mantelzellen zu zeigen. 440:1.

Erklärung der Abkürzungen s. die Tafelerklärung.

In den Kiemen ist die Ernährung der Larve eine derart günstige, daß die larvalen Zellen so mit Nährstoffen angefüllt werden, daß sie nicht mehr von den sich neubildenden Zellen aufgenommen werden können; infolgedessen kommt es zu einer Überfüllung des larvalen Mantels, und seine Zellen verschmelzen. Gleichzeitig wird damit nun auch vorläufig ein allzu großer Andrang von Blutkörperchen (Leucocyten) usw. verhindert, da eine Überhäufung des



Larvengewebes mit Leucocyten unfehlbar zum Tode der Larve führt. Letztere wird von den giftigen Derivaten der zerfallenden Leucocyten abgetötet und dann vom Fische resorbiert. — Während nun die larvalen Mantelzellen einen Abschluß bewirkt haben, beginnt der definitive Mantel immer weiter heranzuwachsen, bis seine Zellen in der Mitte von allen Seiten her zusammentreffen. Damit wird der verschmolzene larvale Mantelzellenkomplex losgelöst. Er beginnt dann zu zerfallen und dient der Larve, die mittlerweile zu einer Najade herangewachsen ist, in den ersten Tagen des freien Lebens noch zur Nahrung. Die definitiven Mantelzellen zeigen einen sehr regelmäßigen Bau, sie bilden in der Gegend des Mantelrandes ein schönes hohes Cylinderepithel (Fig. 24 *dm*, Taf. 14), das mit Wimpern dicht besetzt ist.

#### Fuß und Byssusdrüse.

Der Fuß spielt eine der wichtigsten Rollen in der Verschiebung der embryonalen Anlagen vom hintern Teile des Glochidiums aus bis in ihre allmähliche definitive Lage. Der Fußwulst im Glochidium liegt hinter der Oralplatte. Seine Zellen beginnen sofort nach der Anheftung des Glochidiums an den Fisch sich lebhaft zu vermehren, und zwar nach allen Seiten hin. Dadurch wird die Oralplatte, der nunmehrige Mund, nach vorn zu geschoben, die Fußanlage selbst aber nimmt die Form eines stumpfen Kegels an, wie es bei *Anodonta* der Fall ist, oder er spitzt sich etwas zu, wie wir es bei *Unio* sehen (s. Schema in: Zool. Anz., Vol. 32, p. 698). Gleichzeitig treten nun auch die Mantelfalten auf, zuerst die seitliche, dann die hintere und ganz zuletzt die vordere, ganz ähnliche Verhältnisse, wie wir sie bei *Dreissensia* (MEISENHELMER) haben. Von diesen Mantelfalten, namentlich den seitlichen, geht dann auch, wie schon beschrieben, das definitive Mantelepithel aus. Im vordern Teile ist die Bildung der Mantelfalte vorerst unmöglich, da hier noch der embryonale Muskel vorhanden ist. Das Längenwachstum nimmt schon während des Larvenlebens bedeutend zu, so daß der Fuß fast den ganzen Mantelraum ausfüllt (Fig. 3 u. 4). Vorerst ist der Fuß noch recht abweichend von dem typischen, beilförmigen Fuße der Lamellibranchiaten gebaut. Wir haben hier den ursprünglichen Kriechfuß mit Kriechrinne und langer kontraktile Spitze, die am vordern Ende dicht mit Wimpern besetzt ist. In Funktion tritt der Fuß zuerst bei der Sprengung der Cyste und in der ersten Zeit der freilebenden jungen Najaden.

Von den innern Gebilden des Fußes interessieren vor allem die Pedalganglien mit Otocysten, auf die später eingegangen werden soll, und das Mesenchym und die Byssusdrüse. Das Mesenchym des Fußes besteht aus Bindegewebe und Muskelfasern, die reichverzweigt im ganzen Fuße liegen (Fig. 32 *ms*). Im vordern Teile des Fußes befinden sich eine ganze Anzahl von kontraktilen Fasern und Bindegewebe. Auf jungen Stadien kann man erkennen, daß reichlich Mesodermzellen in den Fuß einwandern, was besonders deutlich in Textfig. A *ms* zu erkennen ist. Die Mesenchymmasse ist am größten im hintern Teile des Fußes und ist hier bindegewebiger Natur. Von diesem Bindegewebe konnte ich mit ziemlicher Bestimmtheit feststellen, daß es ausschließlich aus dem Mesoderm stammt; ob auch die kontraktilen Fasern im vordern Teile des Fußes mesodermal sind oder ob sie teilweise aus dem Ectoderm stammen, konnte ich nicht mit absoluter Gewißheit feststellen, wahrscheinlich ist es, daß auch das Ectoderm an ihrer Bildung teilnimmt.

MEISENHEIMER leitet bei *Dreissensia* das gesamte Mesenchym des Fußes aus dem Ectoderm her. Bei *Limax maximus* nimmt derselbe Autor eine Beteiligung von Körperepithelzellen an der Bildung des Mesenchymgewebes des Fußes an, jedoch mit einer gewissen Reserve.

Ein wichtiges Organ im Fuße ist die Byssusdrüse. Sie entsteht als paarige ectodermale Anlage der Mittellinie des Fußes, kurz nachdem sich die Pedalganglien in das Innere des Fußes verlagert haben. Die Anlagen der Byssusdrüse entstehen unmittelbar hinter den Pedalganglienanlagen. Sie liegen sehr dicht zusammen, wachsen bald mächtig an und werden zu paarigen, drüsigen Schläuchen, die sich fast bis in die Fußspitze hinein erstrecken (Fig. 51 *by*, Taf. 16). Die Mündung dieser beiden Schläuche wird durch Verwachsung derselben an der Stelle, wo sie angelegt sind, gebildet (Fig. 36 *by*, Taf. 15). Die Zellen der Byssusdrüse haben einen secernierenden Charakter, sie sind entgegen anderer Annahme noch bei der jungen Najade funktionsfähig. Sie sondern eine schleimige Masse, oft auch Fäden ab, um so das Kriechen zu erleichtern. Bei *Cyclos* (ZIEGLER) ist die Anlage der Byssusdrüse ebenfalls eine paarige, später jedoch verlagern sich die beiden Drüsenanlagen in den Fuß hinein, so daß ein einheitliches Gebilde zustande kommt, welches noch als Zeichen seiner einstigen paarigen Anlage 2 Zipfel zeigt. Andere Autoren, so DREW bei *Yoldia*, SIGERFOOS bei *Xylotrya* und MEISENHEIMER bei *Dreissensia*, geben eine ein-

heitliche Anlage der Byssusdrüse an. Bei *Yoldia* wird die Drüse nicht mehr völlig ausgebildet, bei *Xylotrya* funktioniert sie nur einige Zeit, und nur bei *Dreissensia* dient sie noch ihrem eigentlichen Zwecke.

### Kiemen.

Von eigentlichen Respirationsorganen ist bei dem Glochidium noch nichts zu erkennen. Die Atmung, wenn überhaupt schon eine vorhanden ist, wird wahrscheinlich durch die aktive Wimperbewegung der seitlichen Gruben und des Fußwulstes bewirkt. In der Tat bilden ja auch die seitlichen Gruben die Anlagen der Kiemen, die zuerst in Form einer Papille jederseits vom Fuße im hintern Teile der Larve auftreten. Diese Papillen stellen zunächst nichts weiter dar als eine Hervorwölbung des definitiven Mantel-epithels (Taf. 13, Fig. 12 u. 13 *kp*). Bis zum Ende des parasitischen Lebens entstehen 3 Paar solcher Papillen. Durch die schon mehrfach erwähnte Verlagerung der embryonalen Organe; besonders des Mundes und der Fußanlage, nach vorn, werden auch die seitlichen Wülste mitgenommen. Wir sehen die erste Kiemenpapille sich in eine Leiste fortsetzen, die sich bis zum Munde erstreckt (Fig. 49, 50, 51, Taf. 16). Hinter dem zuerst gebildeten Kiemenpapillenpaare entstehen nun nacheinander die übrigen, so daß die vordern immer weiter vorrücken. Nach und nach verändern die Kiemenpapillen auch ihre ursprüngliche Querrichtung zur Längsachse des Körpers in eine schräge und beginnen sich umzufalten, doch dies geschieht erst bei freilebenden Najaden. Das Epithel der Kiemenpapillen ist dicht mit Wimpern besetzt; das letzte Paar berührt sich mit den Spitzen sehr nahe, so daß ihre an der Spitze sich befindenden Wimpern, die sehr lang sind (Fig. 24 *kp*, Taf. 14), ineinander reichen.

Im großen und ganzen habe ich im Vorgehenden die Resultate von VOINEA über die Entwicklung der Kiemen der Najaden nur bestätigen können.

Die Bildung der Kiemen geht bei andern Lamellibranchiern in gleicher Weise vor sich, so z. B. bei *Cyclas* (nach ZIEGLER) und *Teredo* (nach HATSCHKE), doch kommt es hier schon sehr früh zur Bildung der Kiemenfalte, die wir bei den Najaden nur an den äußern Wülsten der seitlichen Gruben angedeutet wiederfinden.

SCHIERHOLZ gibt bei reifen Larven nur 2 Paar Papillen an, die er im Gegensatze zu BRAUN, der das eine Paar für das äußere, das andere für das innere Blatt ansah, ganz richtig als beide zum innern

Blatte gehörig angibt. Daß, wie er dann beobachtete, sich die hintere Papille in 2 neue teilt, ist nur insofern richtig, als hinter der 2. Papille eine neue, getrennt von letzterer, sich bildet. Seine Vermutung, daß die vordere Papille ein gleiches tun werde, ist nach meiner Ausführung schon widerlegt. Ich habe außerdem stets schon das 3. Papillenpaar bei reifen Larven wahrnehmen können.

### Darmkanal.

Der Darmkanal besteht aus drei verschiedenen Abschnitten: Vorderdarm, Mitteldarm mit Leberanhängen und Enddarm. Schon bei dem Glochidium haben wir die Anlage des Stomodäums in der Oralplatte sowie die des Mitteldarmes in dem Entodermsäckchen, das ja, wie gezeigt wurde, bei den verschiedenen Glochidien der Najaden-Arten verschieden weit ausgebildet ist. Bei *Anodonta* ist im Entodermsäckchen schon ein Lumen sowie die Ausbuchtungen der Leberdivertikel zu erkennen. Vom Enddarme ist noch nichts vorhanden; er entsteht wie das Stomodäum aus dem Ectoderm durch eine allerdings nur ganz schwache Einstülpung, was den Untersuchungen von SCHIERHOLZ und F. SCHMIDT widerspricht. ZIEGLER gibt für *Cyclas* ebenfalls kein ectodermales Proctodäum an. Dagegen findet er sich bei fast allen andern untersuchten Muscheln, so bei *Teredo*, *Dreissensia*.

Gleich nach der Encystierung des Glochidiums beginnt der Vorderdarm sich einzustülpen unter gleichzeitiger Wanderung zum vordern Ende des Glochidiums. Er tritt schon früh mit dem sich beträchtlich in die Länge streckenden Entodermsäckchen in Verbindung. Das Stomodäum erreicht eine bedeutende Größe und stellt sich als ein sich verengender Schlauch dar. Die Wände bestehen aus hohem Cylinderepithel, das später bei der ausgebildeten Larve mit Wimpern dicht besetzt ist. Die Zellen selbst haben reichlich Vacuolen im Innern (Fig. 33 *md*, Taf. 15), sie sind also jedenfalls secernierend. Über die Ausbildung des Mitteldarmes kann ich schnell hinweggehen, da sie nicht viel Neues im Vergleich zu den Untersuchungen an andern Lamellibranchiern bieten. Die Hauptbestandteile des Mitteldarmes sind Magen mit Leberanhängen und der Dünndarm, der allerdings so völlig in den Enddarm übergeht, daß man beide nicht trennen kann. Magen dagegen und Dünndarm sind schon bald merklich voneinander abgesetzt. Eng mit dem Magen hängt die Entwicklung der Leber zusammen, die zu beiden Seiten des Mitteldarmes sich als 2 Ausbuchtungen anlegt.

Diese Ausbuchtungen nehmen bald bedeutend an Größe zu, so daß sie wie 2 mächtige Lappen zu beiden Seiten des Magens liegen (Fig. 3, 49, 50, 51 *ls*). Die Magenzellen sowohl wie namentlich die Leberzellen sind reich mit Vacuolen durchsetzt (Fig. 33, 40 *ls*, Taf. 15). In das Lumen der Leber senden die Zellen abgerundete protoplasmatische Zellfortsätze. Die Magenzellen bestehen aus abgeplatteten Epithelzellen (Fig. 32, 44 *ma*), die bei ältern Larven mit einem feinen Wimperkleide dicht besetzt sind und eine feine Cuticula haben. Diese Bewimperung ist nach den Angaben der Autoren bei fast allen Muscheln vorhanden; MEISENHEIMER konnte ein Flimmerepithel bei *Dreissensia* nicht nachweisen. Schon sehr früh, wenige Tage nach der Encystierung, entsteht am Magen eine rechtsseitige Ausbuchtung (Fig. 44 *Kb*), die nach außen hin stärker konturiert erscheint und sich innen mit langen, dichten Wimpern bedeckt; es ist dies die Anlage des Krystallstielblindsackes. Der neuangelegte Blindsack sondert schon bald eine homogene Masse ab, die sehr mächtig wird und auch noch in den Magen hineinragt (Fig. 45 *K*).

Der Dünndarm, der zuerst ein einfaches Rohr war, erleidet im Laufe der weitem Entwicklung eine Reihe von bedeutenden Lageverschiebungen. Zunächst rückt die in der Medianebene gelegene Einmündung in den Magen allmählich nach rechts, unter gleichzeitigem bedeutenden Längenwachstum des Darmes, wodurch eine Schlinge zustande kommt, die sich in den Fuß hinein verlagert; die übrigen Windungen des Dünndarmes kommen erst in der jungen Najade zur Ausbildung. Histologisch ist Dünn- wie Enddarm fast gleichartig gebaut. Das Epithel ist ein plattenförmig angeordnetes und erträgt eine bedeutende Erweiterung, was man nach reichlicher Nahrungsaufnahme sehr gut erkennen kann. Ein Flimmerepithel ist auch im Dünndarm vorhanden. In dem Teile, der etwa dem Rectum entspricht, sieht man eine eigentümliche Rinne ausgebildet, die ventral liegt und sehr starke Wimpern trägt (Fig. 37, 38 *ed*). Wahrscheinlich dienen diese dazu, die Excremente nach außen zu schaffen.

#### Ernährung der Larve.

Über die Ernährung der *Anodonta*-Larven hat FAUSSEK sehr eingehende Untersuchungen gemacht, deren Resultate ich im großen und ganzen bestätigen kann. Da sich jedoch meine Beobachtungen auch auf *Unio* und *Margaritana* beziehen, wo etwas abweichende Verhältnisse obwalten, so will ich noch einmal an der Hand der

FAUSSEK'schen Arbeiten darauf eingehen. Wie ich schon gezeigt habe, zerreißen die Glochidien, wenn sie sich an einen Fisch anheften, dessen Epidermis und klemmen einen Teil derselben zwischen ihre Schalen vermittelt der Schalenhaken ein. Durch die Verletzung entsteht nun zunächst eine Wucherung der Epidermis, die zur Encystierung des Glochidiums führt. Die eingeklemmten Epidermiszellen dagegen zerfallen und werden von den Zellen des embryonalen Mantels aufgenommen. Vom Fische werden nun auch Leucocyten zu der Wundstelle befördert, die in die Mantelhöhle der Larven einwandern, hier einem Zerfalle unterliegen, dessen Produkte von den Mantelzellen ebenfalls verzehrt werden. Auch ganze Leucocyten werden von den Mantelzellen aufgenommen (Fig. 11 *lc*, Taf. 13). FAUSSEK bezeichnet dies als „einen Fall von einer phagocytären resp. cytolytischen Verteidigungsreaktion seitens der Leucocyten, die aber zu nichte wird und von dem überfallenden Parasiten zu seinen Gunsten exploitiert wird“. Er findet in diesem Falle intracellulärer Nahrungsaufnahme durch Zellen ectodermalen Ursprungs ein Analogon in der Nahrungsaufnahme seitens der ectodermatischen Zellen der Chorionzotten während der intrauterinen Entwicklung bei einigen Säugetieren.

Die intracelluläre Nahrungsaufnahme durch die Mantelzellen dauert indessen nur, solange der Darmkanal noch nicht ausgebildet ist. Sobald dieses jedoch erfolgt ist — oft schon nach wenigen Tagen des parasitischen Lebens —, beginnt die Nahrungsaufnahme durch den Mund. Die Nahrung besteht jetzt aus lymphatischer Flüssigkeit, Leucocyten und den zerfallenden Mantelzellen, soweit sie nicht zum Aufbau des definitiven Mantels verwandt wurden.

Ein interessanter Fall ist nun die Zerstörung der Larven in den Cysten während des Parasitismus. FAUSSEK führt diese Zerstörung auf eine entzündliche Reaktion an der beschädigten Stelle zurück, die sich in Anhäufung von lymphatischer Flüssigkeit und zugrundegehenden Leucocyten äußert. Diese Flüssigkeit übt unter gewissen Umständen eine giftige Wirkung auf das Glochidium aus. Letzteres zerfällt und löst sich gewissermaßen in der Flüssigkeit des entzündlichen Ödems auf. Von der Zerstörung wird der Schließmuskel zuerst betroffen, dessen einzelne Fasern verkleben, worauf dann der ganze Muskel in einzelne Stücke zerfällt. Dieser Prozeß findet jedoch, wie ich beobachten konnte, immer statt (Fig. 46 *lm*, Taf. 16), wenn auch nicht in dem extremen Maße, wie FAUSSEK es für zugrundegehende Larven abbildet, und scheint mir ein normales

Absterben eines larvalen Organs zu sein, welches seine Funktion erfüllt hat. Denn die Larve, die fest von der Cyste umgeben ist, braucht diesen Muskel nicht mehr zum Zusammenhalten der Schalen.

Eine andere Art des Zerstörungsprozesses, der nach FAUSSEK bei *Anodonta* seltner ist, ist das massenhafte Eindringen von Leucocyten in die Cyste und Mantelhöhle des Glochidiums „als eine dicke Masse von kleinzelligem Infiltrat“, wie es FAUSSEK bezeichnet. Diese Massen von Leucocyten zerfallen sehr schnell, und ihr Detritus tötet die Larve schon nach ganz kurzer Zeit, so daß man in der Cyste nichts mehr als eine dichte Masse von Leucocyten und zerfallenen Zellen, von der Larve aber nur noch die Schale bemerkt. Dieser Vorgang ist allerdings bei *Anodonta* selten, weil er sich in den Kiemen abspielt; *Anodonta* ist aber meistens an Flossen und Kiemendeckel encystiert. Viel häufiger findet man ihn bei *Unio* und noch mehr bei *Margaritana margaritifera*.

Bei letzterer Larve und auch gelegentlich bei *Unio*-Larven findet häufig eine Zerstörung durch Kiemenparasiten des Fisches statt, z. B. durch *Costia necatrix* und *Cyclochaeta domerguei*. Ich bin darauf schon in einer kurzen Mitteilung eingegangen, werde aber vielleicht diese Verhältnisse noch zum Gegenstand eingehender Untersuchungen machen.

### Ganglien. Otolithenblase.

Sämtliche Ganglien und Sinnesorgane der Najaden wie auch der übrigen Lamellibranchier sind ectodermaler Herkunft. Im Glochidium ist von den 3 typischen Ganglienpaaren der meisten Muscheln, Cerebral-, Pedal- und Visceralganglion, noch wenig vorhanden. Bei *Anodonta* ist das Cerebralganglion und auch bei manchen Glochidien das Visceralganglion unzweifelhaft schon angelegt. Dagegen läßt sich im *Unio*-Glochidium sowohl wie beim Glochidium von *Margaritana* noch nichts von Anlagen des Nervensystems nachweisen. Letztere treten hier erst während des parasitischen Lebens auf, allerdings in derselben Weise wie bei *Anodonta*.

Das Cerebralganglion entsteht bei allen 3 Glochidien zuerst als eine mächtige paarige Anlage, die unmittelbar vor und seitlich von der Mundeinstülpung gelegen ist (Fig. 25 u. 26 auf Taf. 14 und Fig. 28 auf Taf. 15 *cg*). Die Figg. 25 u. 28 zeigen ganz frühe Anlagen des Cerebralganglions, wo soeben die Verdickung der ectodermalen Zellschicht stattfindet. Diese Verdickungen nehmen dann stetig zu; gleichzeitig bildet sich, ohne daß die Anlagen sich los-

lösen, die Commissur (Fig. 26 *cg*, Taf. 14). Diese Commissur kommt dadurch zustande, daß Zellen der Anlage sich entgegen wachsen unter Zuhilfenahme des zwischen den Anlagen gelegenen Ectoderms. Erst nachdem die Ganglien nebst Commissur schon eine ziemlich weite Differenzierung erfahren haben — in den Ganglien selbst bemerkt man schon die Körnchensubstanz, und die Commissur zeigt faserige Beschaffenheit —, kommt es zur Loslösung der Gesamtanlage (Fig. 34 *cg*, Taf. 15). Die Cerebralganglien nehmen eine bedeutende Größe an; sie sind bei der jungen Najade unmittelbar dorsal von der Mundöffnung gelegen. Man erkennt sie sehr deutlich in Fig. 49, 50, 51 *cg*, Taf. 16). Die Pleuralganglien sind anfangs ebenfalls noch vorhanden (Fig. 35 *pcg*, Taf. 15), sie liegen den Cerebralganglien dicht an und verschmelzen bald mit diesen. Ähnliche Verhältnisse der Cerebralganglienbildung haben wir bei *Cyclas*, wo Velum und Scheitelplatte, die ja auch bei den Najaden nicht mehr vorhanden sind, fehlen. Bei den meisten bekannten Muschellarven, die eine Scheitelplatte haben, geht das Cerebralganglion aus dieser hervor.

Zu den Sinnesorganen rechne ich auch die Mundlappen, die bei Muscheln mit Scheitelplatte aus der Scheitelgrube hervorgehen. Sie haben allerdings ihre Funktion als Sinnesorgane wohl meistens aufgegeben und dienen dazu, die Nahrung herbeizustrudeln; ob sie auch, wie manche Autoren vermuten, zur Atmung mit dienen, vermag ich nicht zu entscheiden. Jedenfalls ist es nicht aufrechtzuerhalten, daß man sie als modifizierte Kiemen auffaßt, denn ihre Bildung erfolgt ganz unabhängig von letztern. Bei den Najaden werden die Mundlappen erst gegen das Ende des parasitischen Lebens angelegt, als eine verdickte Leiste, die den Mund zu beiden Seiten und vorn begrenzt (Fig. 33 *ml*, Taf. 15). Diese Leiste verbreitert sich seitlich vom Munde bedeutend und erfährt eine Einstülpung, wodurch jederseits 2 Leisten entstehen (Fig. 34 *ml*). Diese paarigen Leisten vergrößern sich alsbald bedeutend und wachsen zu den Mundlappen heran. Sie sind dicht mit Wimpern bedeckt, die lebhaft und kräftig flimmern. Die Entwicklung der Mundlappen bei *Cyclas*, nach den Beobachtungen von ZIEGLER, ist der von den Najaden sehr ähnlich. Auch hier ist ihre Entwicklung im Vergleich zu den übrigen Muscheln, deren Larven eine Scheitelplatte haben, eine sehr abgekürzte. Die Anlage des Visceralganglions ist ziemlich schwierig zu verfolgen, da in der Gegend, wo es sich anlegt, sehr viele Zellelemente zusammentreffen. Das Visceralganglion wird erst angelegt, nachdem das Cerebralganglion schon weit ausgebildet ist. Die ersten An-



lagen treten bald nach Beginn des parasitischen Lebens auf als paarige Verdickung des Ectoderms. Ich vermute sehr stark, daß die Höhlungen der seitlichen Gruben Anteil an der Bildung des Visceralganglions haben, wenigstens läßt es sich bei *Anodonta* mit ziemlicher Sicherheit sagen. Während aus den äußern Wülsten der seitlichen Gruben die Kiemenpapillen entstehen (Fig. 12 *kp*), verdicken sich gleichzeitig die Gruben selbst an ihrem am meisten nach innen zu gelegenen Teile und bilden so die Anlage der Visceralganglien (Fig. 12, 15, 21 *vg*). Im Gegensatz zum Cerebralganglion kommt es beim Visceralganglion, solange es noch dem Ectoderm anhängt, zu keiner Commissurenbildung (Fig. 30, 18 *vg*). Die beiden Anlagen lösen sich also getrennt los und zwar erst gegen Ende des parasitischen Lebens. F. SCHMIDT ist durch diese Tatsache getäuscht worden, er gibt nämlich an, daß sie sich erst gegen Ende des parasitischen Lebens anlegen. Die Commissuren kommen in der Weise zustande, daß beide Ganglien einander Zellen entgegensehenden, die sich schließlich treffen und verschmelzen. In Fig. 24, Taf. 14 sehen wir das Visceralganglion völlig mit Commissur ausgebildet. In bezug auf die Anlage des Visceralganglions herrscht eine große Übereinstimmung bei allen untersuchten Muscheln.

Wenden wir uns nun dem letzten der 3 Ganglienpaare, dem Pedalganglion, zu. Schon in einer frühern Arbeit über „Die postembryonale Entwicklung von *Unio pictorum* und *tumidus*“ habe ich auf die verschiedenen Beziehungen hingewiesen, die bei *Anodonta* einerseits und *Unio* und *Margaritana* andererseits in bezug auf die Pedalganglien herrschen. Die Entwicklung der Ganglien selbst dagegen bleibt sich bei den 3 Muschellarven im Prinzip gleich. Die Pedalganglien sind ebenfalls ectodermale Verdickungen (Fig. 29 *pg*), die sich später von ihrem Mutterboden loslösen und ins Innere des Fußes verlagert werden (Fig. 31 *pg*). Sie liegen hier als mächtige kompakte, auf Schnitten oval aussehende Zellenmassen. Nach und nach findet im Innern die Absonderung der Körnchensubstanz statt, und die Ganglien verschmelzen mit einem Teil ihrer innern dorsalen Seite miteinander, wodurch dann eine Commissur zustande kommt (Fig. 32 *pg*). Sobald die Pedalganglien sich vom Ectoderm losgelöst haben, beginnen auch die Otocysten sich zu bilden und zwar als seitlich vom Fuß gelegene Einstülpungen, die in der soeben gebildeten Mantelfalte auftreten (Fig. 31 *ot*). Diese Einstülpungen schnüren sich dann ab und lagern sich jederseits an die Pedalganglien an (Fig. 32 *ot*). Nach und nach werden die Zellen der Otocyste innen

abgeplatteter, so daß sich eine Otocyste als ein dünner Zellenring im Schnitt darstellt. Das Verdienst, die nervösen Organe, ausgenommen das Pleuralganglion, welches bisher nicht festgestellt war, und das Visceralganglion zum Teil richtig abgeleitet zu haben, gebührt F. SCHMIDT. Er erkannte zuerst, daß alle Ganglien ectodermaler Natur sind.

#### Larvale und definitive Muskeln.

Das mächtigste Gebilde im Glochidium ist der larvale Muskel, dessen überwiegende Stärke im Vergleich zu den ganz zurückgedrängten embryonalen Anlagen ohne Zweifel auf die Anpassung an das parasitische Leben zurückzuführen ist. Nach LILLIE's Untersuchungen ergibt sich, daß der Adductormuskel und die Myocyten gleichen Ursprung haben. Sie sind denn auch in ihren ersten Entwicklungsphasen histologisch ganz identisch. Da nun der alte larvale Muskel keinen Anteil hat an der Bildung des neuen definitiven, so schließt LILLIE: the larval adductor is merely an accumulation of myocytes. Außerdem sind auch noch von LILLIE genauer beschriebene kleinere Myocyten im Glochidium vorhanden; ob diese sowie der larvale Schließmuskel mit den Retractormuskeln der Trochophoralarve verglichen werden können, vermag ich nicht zu sagen. Der larvale Muskel füllt im Glochidium den ganzen vordern Teil aus. Er dient dazu, die Schalen kräftig zuzuklappen, damit im Falle, daß ein Glochidium mit einem Fische in Berührung kommt, es sich mit seinen Haken in die Epidermis desselben einschlagen kann. Der Muskel muß dann so lange kontrahiert bleiben, bis sich eine vollkommene Cyste um das Glochidium gebildet hat. Der embryonale Muskel besteht aus einer Menge locker aneinander liegenden glattfasrigen Zellen mit kleinen länglichen Kernen. Die Insertionsstellen sind gedrängt-oval und schon beim lebenden Glochidium als helle Flecken an der Schale gut zu erkennen. Die Kontraktion des Muskels kann auf zweierlei Weise erfolgen; entweder durch die Berührung des Larvenfadens oder der Sinneshaarbündel. Daß die Berührung des Larvenfadens einen Reiz auslösen muß, ist leicht verständlich, da er den Muskel 2- bis 3mal umschlungen hat. Wie die Sinneshaarbüschel wirken, ist erst von LILLIE nachgewiesen worden; er fand, daß die Zellen, die die Sinneshaare tragen, mit langen Fortsätzen versehen sind, die an die Muskelzellen herangehen und so den Reiz, den die Sinneshaare empfangen, auf den Muskel übertragen. Larvenfaden wie Sinneshaarbüschel mit-

samt ihren Basalzellen schwinden, sobald sie ihren Zweck erfüllt haben, d. h. wenn das Glochidium einen Wirt gefunden hat. Alle diese Teile werden allmählich resorbiert. Reste des Larvenfadens kann man noch tagelang nach Beginn des Parasitismus im Glochidium auffinden.

Am längsten bleibt, wie gesagt, von diesen provisorischen Organen der Muskel bestehen; erst wenn das Glochidium ganz fest in der Cyste geborgen ist, beginnt er zu schwinden und zwar schrittweise von hinten nach vorn zu, unter stetigem Nachdrängen der bislang auf den hintersten Teil der Larve beschränkten embryonalen Anlagen. Der Behauptung von SCHIERHOLZ, die starkwuchernden embryonalen Anlagen brächten den Muskel zum Zerreißen, kann ich nicht zustimmen, denn die Anlagen befinden sich gewöhnlich in einiger Entfernung des zerfallenden Muskelgewebes. Dieser Zerfall kommt dadurch zustande, daß die einzelnen Fasern untereinander verkleben und dann zahlreiche untereinander nicht verbundene längliche Plasmastücke bilden, in denen man noch sehr lange Kerne wahrnehmen kann. In den zerfallenden Muskelzellen findet man zahlreiche Leucocyten, die, wenn sie überhand nehmen, verursachen, daß sämtliche Muskelfasern in noch stärkerem Maße agglutinieren und schließlich die Larve selbst zugrunde gerichtet wird. Gelangen die Leucocyten des Fisches nur in mäßiger Anzahl in die Larve, wie es normalerweise der Fall ist, so geben sie die Ursache ab für den regelrechten Zerfall des Muskels, der durch ihren Detritus — man sieht häufig Zerfallprodukte der Leucocyten in der Larve liegen — zustande gebracht wird.

Schon während des Zerfalles des embryonalen Muskels kommt es zur Bildung eines definitiven Muskels, bei *Anodonta* merkwürdigerweise zuerst des hintern, was schon von F. SCHMIDT und BRAUN gesehen wurde. Der Muskel entsteht hinter dem Visceralganglion über dem Enddarme (Fig. 16, Taf. 14 und Fig. 47 u. 48 *hs*, Taf. 16). Seine erste Anlage läßt sich ziemlich schwer verfolgen, da sich an seiner Entstehungsstelle eine ganze Reihe von Organen häufen; ich glaube aber mit einiger Sicherheit sagen zu können, daß er seinen Ursprung von lockern Mesenchymzellen nimmt, die sich strangförmig anordnen und von einer Schale zur andern miteinander in innige Verbindung treten.

Bedeutend leichter ist die Bildung des vordern Adductor-muskels zu verfolgen. Er entsteht ganz im vordern Teile der Larven, ziemlich weit dorsal (Fig. 46 *vs*, Taf. 16), aus zerstreuten

Mesenchymzellen auf dieselbe Weise wie der hintere Muskel. Der larvale Muskel, dessen Zerfallprodukte allerdings noch in der Gegend liegen, wo der neue Muskel sich entwickelt (Fig. 46 *LM*), nimmt keinen direkten Anteil an der Bildung des neuen Muskels, wie auch schon von andern Autoren (BRAUN und F. SCHMIDT im Gegensatze zu SCHIERHOLZ) festgestellt worden ist.

Bei *Anodonta* wird der vordere Muskel zuletzt angelegt, im Gegensatze zu allen andern Muscheln, außer *Cyclas* nach ZIEGLER'S Angaben, während bei *Unio* ganz normal der vordere Muskel ein ganz wenig früher zur Ausbildung kommt, gewiß eine merkwürdige Verschiedenheit bei so nahe verwandten Arten. Bei Muscheln mit typischer Trochophora, wie z. B. bei *Dreissensia*, legt sich der vordere Schließmuskel schon mit den larvalen Retractor-muskeln zusammen an. Auch bei Muscheln, die den vordern Muskel zurückgebildet haben, kommt dieser doch noch zuerst zur Anlage. Erst viel später wird dann der hintere Adductor-muskel angelegt. Die Retractoren, die für die Bewegung des Fußes wichtig sind, entstehen, wie auch bei andern Lamellibranchiaten, durch Abspaltung einiger Muskelzellen, die sich gesondert an der Schale festheften, dann konvergierend den Enddarm umgeben (Fig. 13, 32 u. 51 *rf*) und in den Fuß übergehen.

#### Niere, Herz und Pericard.

Über die Entwicklung von Niere, Herz und Pericard bei den Unioniden war bislang sehr wenig bekannt. Die eingehendsten Angaben darüber macht F. SCHMIDT. Er leitet die Niere ganz richtig von Zellengruppen ab, die „jederseits im Embryo vorhanden, zwischen den seitlichen Gruben und dem hintern Schalenrande durch die Leibeshöhle ziehen“. Von der Anlage des Herzens sagt F. SCHMIDT nur, daß er glaubt, eine Anzahl von Zellen, die, der Lage des Herzens beim ausgebildeten Tiere entsprechend, um den Enddarm herum in Form einer Blase angeordnet sind, als Herz deuten zu müssen. Er hat das Ruhestadium in der Entwicklung des Herzens und des Pericards bei *Anodonta*, die ringförmige Anlage um den Enddarm, hier richtig gedeutet, das ist aber auch alles, was er darüber in seiner Arbeit sagt. Über die Herkunft dieser Anlage gibt er nichts an. Dagegen leitet er die Anlage der Niere vom Mesoderm ab, eine Deutung, die LILLIE unterstützt hat, die von mir aber nicht aufrecht erhalten werden kann, wie ich schon in einer vorläufigen Mitteilung dargetan habe.

SCHIERHOLZ bestätigt lediglich die Angabe SCHMIDT's über die Herzanlage; er stellt sie als unzweifelhaft hin, da später an der Stelle dieser Anlage Herzkontraktionen wahrzunehmen sind.

Auch der Angabe SCHMIDT's über die Niere kann SCHIERHOLZ nur zustimmen. Was er dann über den Pericardialraum sagt, der sich zwischen Leber und Niere befinden soll, hufeisenförmig den obern Abschnitt des Enddarmes umgibt und dessen seitliche Ausläufer in die Kiemenpapille enden sollen, ist mir ziemlich unklar geblieben. Nach den Figuren, die er gibt, muß ich annehmen, daß es sich nicht um Entwicklungsstadien, wenigstens nicht um jüngere, handelt, sondern um nahezu reife Larven. Der „Herzstrang“ ist die noch undifferenzierte Anlage von Herz und Pericard, dagegen werden die von ihm als Pericard gedeuteten bläschenartigen Gebilde, die auch ich häufiger gesehen habe (Fig. 21 *mz*, Taf. 14), mit lockern Mesodermzellen zu identifizieren sein.

LILLIE stützt sich in seiner Arbeit auf die Befunde SCHMIDT's, ohne sie, da er nur die Embryonalentwicklung behandelt, nachprüfen zu können. Er leitet vom primären Mesoblast 2 starke Flügel von Zellenmassen ab, die vom Entodermsäckchen bis zur äußern Körperwand laufen. Später machen diese Zellenmassen eine Wandlung durch. „They soon fall into a clump of small cells (SCHMIDT, SCHIERHOLZ) which are destined to form the pericardium, nephridia, and perhaps other mesoblastic structures.“ An einer andern Stelle seiner Arbeit geht er nochmal auf den Mesoblast ein, wie er sich im ausgebildeten Glochidium darstellt. Er liegt hier ebenfalls paarig und reicht von den hintern Wällen der seitlichen Gruben bis zum hintern Ende des Embryos. Das Mesoderm hat hier aber eine Spaltung erfahren. Er sagt: „A special wing of the mesoblast may be seen on each side behind the lateral pits. According to SCHMIDT, these cells are the fundament of the organ of BOJANUS (the nephridia).“

Wenn ich auf meine eignen Untersuchungen über diesen Punkt eingehe, so muß ich zunächst bemerken, daß von LILLIE, nach den Angaben SCHMIDT's, die erste Entwicklung der Niere richtig angegeben wird. Wie ich jedoch im weitem zeigen werde, gehen auch Herz und Pericard aus denselben Zellenanhäufungen hervor. Darin aber kann ich LILLIE nicht zustimmen, wenn er sagt, daß der gesamte primäre Mesoblast später das Pericard und die Nieren, vielleicht auch andere mesodermale Bildungen liefere. Ohne zunächst über die Herkunft der Zellenhaufen, die nach LILLIE und SCHMIDT die Nieren bilden, etwas zu sagen, findet man schon in den *Anodonta*-

Glochidien im Frühling eine deutliche Differenzierung in den genannten Zellen, die, wie die Untersuchung auch der folgenden ältern Stadien ergibt, die Nierenzellen darstellen (Fig. 19 *nc*, Taf. 14). Schon kurz nachdem sich die Glochidien an den Wirt festgesetzt haben, lösen sich die Nierenzellen als kleines Bläschen los und lassen einen beträchtlichen Rest undifferenzierter Zellen derselben Anlage zurück (Fig. 20 *n* u. *hp* Taf. 14), die, wie ich zu zeigen gedenke, Herz und Pericard bilden.

Was nun die Herkunft dieser Herz-Pericard-Nierenanlage (Nierenanlage nach SCHMIDT und LILLIE) betrifft, so deutet LILLIE sie als abgelösten Teil der Mesodermanlage; danach wären also Herz und Pericard sowohl als auch die Niere mesodermaler Herkunft. Ich habe nun die LILLIE'sche Anlage der Nieren vom Glochidium an weiter zurückverfolgt und konnte sie als eine Anlage von einigen ganz wenigen Zellen in Embryonen nachweisen, bei denen gerade die Invagination des embryonalen Mantels vor sich ging. Diese Zellen bilden einen von dem Ectoderm nicht zu scheidenden Bestandteil, z. T. sind sie auf diesem frühen Stadium selbst noch vergrößerte Ectodermzellen. Ich habe in Fig. 6 *hn* einen Teil eines solchen Querschnittes dargestellt. Man erkennt deutlich, daß die Zellen nichts mit dem Mesoderm zu tun haben. Im ausgereiften Glochidium stellen diese ectodermalen Zellwucherungen schon eine beträchtliche Masse dar, die aber noch undifferenziert ist (abgesehen vom überwinterten *Anodonta*-Glochidium, wo sich schon die Nierenzellen erkennen lassen) und sowohl bei *Unio* als auch bei *Margaritana* und *Anodonta* sich vorfindet (Fig. 6, 7, 19 *hn* u. *hp*). Die Zellenhaufen sind hier noch in engster Verbindung mit dem Ectoderm. Nirgends habe ich einen Zusammenhang mit den Mesodermflügeln, die in unmittelbarer Nähe, nur etwas weiter nach vorn, in der Larve liegen, feststellen können. Die ectodermale Anlage von Niere, Herz und Pericard ist der von *Cyclas* nach MEISENHEIMER's Untersuchungen außerordentlich ähnlich. Man vergleiche nur in seiner Arbeit fig. 1 u. 2 (*mg*) mit meinen Figg. 6, 6a, 7 u. 19. Auch hier ist die Anlage von Niere, Herz und Pericard sowie auch der Geschlechtszellen rein ectodermal, sie entsteht auch hier als paarige Anlage im hintern Teile des Embryos zu beiden Seiten des Enddarmes. Die soeben erwähnten Anlagen von Niere, Herz und Pericard sind bei den 3 von mir untersuchten Muschelarten, *Unio*, *Margaritana* und *Anodonta* (Fig. 6, 7 u. 19), ganz die gleichen. Sie entstehen jedesmal als ectodermale Wucherungen jederseits vom Enddarm im

hintern Teile des Glochidiums; die seitlichen Gruben bilden die vordere Grenze der Anlagen. Die Figg. 6, 6a u. 7 zeigen solche ectodermale Anlagen (*hn*) bei *Unio* (Fig. 6 u. 6a) und *Margaritana* (Fig. 7). Fig. 6a stellt einen Querschnitt durch ein noch nicht ganz ausgebildetes Glochidium dar. Das Entodermsäckchen hat sich noch nicht in die Länge gestreckt, so daß vom Enddarm nichts vorhanden ist. Daß die Zellen der ectodermalen Anlage in lebhafter Vermehrung sind, zeigen häufig anzutreffende Mitosen. Ein ganz ähnliches Bild ergibt die Fig. 6, die dieselben Verhältnisse bei einem jungen Embryo von *Unio* zeigt. Fig. 6 ist von einem Embryo, der gerade in Umwandlung zum Glochidium begriffen ist, d. h. bei dem sich die embryonalen Mantelzellen ins Innere hinein verlagern. Die Anlage von Niere, Herz und Pericard besteht hier nur aus einigen wenigen Zellen, die einerseits eng im Zusammenhange mit den ectodermalen Zellen stehen, die den Schalen angelagert sind, andererseits sich aber scharf von den sie nach innen zu begrenzenden Mesodermzellen abheben. Fig. 19 ist ein ähnlicher Querschnitt durch ein Glochidium von *Anodonta*, das zum Parasitieren reif ist. Die beiderseitigen Wucherungen (*hp*, *nz*) haben an Masse zugenommen, außerdem bemerkt man schon eine Sonderung der Nierenzellen (*nz*) von den Herz- und Pericardzellen (*hp*).

Die weitere Entwicklung von Niere, Herz und Pericard von *Margaritana* konnte nicht ins Einzelne hinein verfolgt werden, da mein Material nicht lückenlos war, neues aber schwer zu erreichen ist; dann aber war auch die Kleinheit des Objekts der Untersuchung hinderlich. Soweit ich die Verhältnisse beurteilen kann, ist, wie auch in bezug auf die übrigen Organe, die Entwicklung der genannten Verhältnisse denen von *Unio* sehr ähnlich.

Die Entwicklung von Niere, Herz und Pericard ist bei *Unio* und *Anodonta* so verschieden, daß ich beide Arten getrennt in bezug auf diese Verhältnisse behandeln will.

### *Unio.*

Die erwähnte ectodermale Wucherung, die die Nieren, Herz und Pericardanlage darstellt, beginnt im Gegensatze zu *Anodonta* sich erst kurz bevor das Glochidium zum Parasitieren reif ist, zu bilden. Im fertigen Glochidium stellt sie eine Zellenleiste von etwa 10—15  $\mu$  Länge dar, die nach vorn und hinten zu sich abflacht und zwar

vorn unvermittelter als hinten. Die beiderseitigen Anlagen, wie wir sie in Fig. 6 u. 6a *hn* sehen, bilden zunächst eine kompakte Masse von Zellen, die noch in keiner Weise voneinander differenziert sind. Eine Differenzierung tritt hier überhaupt erst ein, wenn das Glochidium sich an einen Wirt angeheftet hat, dann aber ziemlich unvermittelt. Von dem Augenblicke an, wo das Glochidium zu einem Parasiten geworden ist, beginnen die Zellenwülste sich namentlich in ihrer vordern stärkern Hälfte etwas zu lockern, ohne sich aber vom Ectoderm loszulösen. Bald bemerkt man auch ganz im vordern Teile der Anlage eine viel größere Zelle mit hellem bläschenförmigen Kerne, die, um es vorwegzunehmen, die erste Nierenzelle ist. Zur Verdeutlichung des Vorgesagten möge Fig. 8 dienen, die einen Teil eines Querschnittes darstellt, der die vordere Hälfte der Nieren-, Herz- und Pericardanlage getroffen hat. Der Enddarm (*ed*) reicht gerade bis in diese Gegend hinein, er ist noch eben angeschnitten, rechts davon liegt die Herz-, Pericard- und Nierenanlage. In dem Zellenkomplexe dieser Anlage zeichnet sich eine Zelle durch einen ganz besonders großen Kern aus, es ist die erste Nierenzelle (*nz*). Die übrigen Zellen der Anlage (*hp*) haben sich etwas in ihrem Verband gelockert, ohne jedoch ihren Zusammenhang mit dem Ectoderm verloren zu haben. Verfolgen wir nun zunächst das weitere Schicksal der Nierenzelle (*nz*). Schon wenige Stunden nach Beginn des Parasitismus sondert sich die Nierenzelle immer mehr ab. In Fig. 9 *nz* hat sie sich schon fast vollständig losgelöst. Die Nierenzelle teilt sich dann häufiger, bildet einen Haufen von 4—5 Zellen, die sich gänzlich von der ursprünglichen Anlage lösen. Solche Stadien der Nierenentwicklung stellen die Figg. 10 und 12 (*n*) dar.

Von jetzt an geht die Entwicklung der Nieren ihren eignen gesonderten Weg. Da sie bei *Unio* wie bei *Anodonta* die gleiche ist, so werde ich sie später zusammenhängend betrachten.

Die Herz-Pericardanlage (*hn*), wie wir sie in Fig. 8 sehen, hat deutlich eine Trennung in 2 Zellenstränge erfahren, die beiderseits vom Enddarme diesem zustreben. Der eine der Zellenstränge verläuft mehr dorsal, der andere mehr ventral. Diese Zellenstränge wachsen beständig dem Enddarme zu, bis sie diesen erreichen. Fig. 11, ein Schnitt durch eine etwas ältere Larve als die in Fig. 8 dargestellte, zeigt, wie die Zellenstränge, namentlich die links vom Enddarme (*ed*) gelegenen, eben an diesen heranreichen. Nach der Schale zu verschwinden die Stränge in der gemeinsamen Anlage von



Herz und Pericard, die sich noch nicht vom Ectoderm getrennt hat. Der Zusammenhang mit dem Ectoderm geht nun in den folgenden Stadien sehr schnell verloren. In Fig. 10 ist die Trennung eine vollständige geworden, jedoch liegt hier die Herz-Pericardanlage noch ganz dicht dem Ectoderm an. Weiter vorgeschritten ist sie schon in Fig. 12, wo sie schon ziemlich weit vom Ectoderm abliegt. Sie steht hier allerdings noch durch eine schaumartige protoplasmatische Masse mit dem Ectoderm stellenweise in Verbindung. In dem Maße, wie die Herz-Pericardanlage (*hp*) vom Ectoderm abrückt und sich an den Enddarm heranlagert, umwachsen die vorgenannten beiden Zellenstränge den Enddarm vollständig, so daß schließlich die beiden dorsalen wie auch die ventralen miteinander verschmelzen und den Enddarm einschließen. Damit wäre also ein Zellenring um den Enddarm geschaffen, der dem spätern Herzen entsprechen würde. Zur Erläuterung dieser Verhältnisse mögen die Figg. 12 u. 13 dienen. Die Herz-Pericardanlagen (*hp*) haben sich in Fig. 12 vollständig vom Ectoderm abgelöst. Sie liegen beiderseits vom Enddarme in Form von Strängen, die sich schon um erstern herumlegen. Man sieht namentlich links vom Enddarme die Spaltung des Stranges, wie sie schon in Fig. 11 u. 8 aufgetreten war. Die eine Hälfte des gespaltenen Stranges hat schon dorsal den Enddarm fast gänzlich umschlossen, während die andere Hälfte sich erst anschiebt, auch ventral denselben zu umgeben. In Fig. 13 ist diese Umwachsung des Enddarmes (*ed*) vollständig geworden, und somit ist das Herz (*h*) angelegt. Gleichzeitig bemerken wir links vom Enddarme (die rechte Seite ist nicht günstig getroffen), daß die Trennung der ursprünglichen Anlage in einen obern und untern Strang vollständig geworden ist, ohne daß die Stränge ihre Verbindung mit dem nunmehrigen Herzen (*h*) verloren haben. An dem obern Strange (*p*) fällt auf, daß er sich dorsalwärts umzubiegen beginnt und damit den ersten Schritt zur Bildung des Pericards tut. Noch deutlicher zeigen sich diese Verhältnisse in der nächsten Fig. 14, wo die Umbiegung der beiden dorsalen Stränge so weit vorgeschritten ist, daß sie schon die ectodermale dorsale Schalenaukleidung erreicht haben. Die ventralen Stränge haben sich beiderseits vom Enddarme verdickt, im übrigen haben sie noch keine Veränderung erlitten. Die beiden obern dorsalen Stränge lassen sich leicht in ihrer weitem Entwicklung verfolgen. Sie wachsen beständig weiter, bis sie sich dorsal vom Enddarme treffen und dann verwachsen. Auf diese Weise kommt es zur Bildung der obern Pericardialhöhle. In der Tat sind die dorsalen

Stränge in Fig. 15 schon deutlich weiter entwickelt als in Fig. 14. Das umgebogene freie Strangende (*p*), rechts vom Enddarme gelegen, hat schon nahezu die Medianlinie der Larve erreicht. Eine Reihe von Mitosen deuten das beständige weitere Wachstum an. In Fig. 17 ist diese Umwachsung vollständig geworden, und die obere Pericardialhöhle (*p*) ist fertig. Die Fig. 16 zeigt namentlich das Herz (*h*) deutlich. Sie stellt einen Querschnitt durch eine Larve dar, die mit der in Fig. 15 veranschaulichten ziemlich gleichaltrig ist. Der Schnitt ist etwas mehr nach vorn zu gelegen als der in Fig. 15 dargestellte. Das Herz (*h*) zeigt rechts vom Enddarme (*ed*) 2 große Zellen, die sich gegenüberliegen. Die eine gehört dem obern, die andere dem untern Herzstrange an. Sie bilden die erste Andeutung des spätern Herzvorhofes (*vh*). Die Bildung der untern Pericardialhöhle ist weniger leicht zu verfolgen, weil dieselbe auf einen sehr engen Raum beschränkt ist. Der ventral vom Enddarme (*ed*) gelegene Strang (Fig. 14) hat an seinen beiden Enden an Masse bedeutend zugenommen. Er streckt sich nun im Laufe der weitem Entwicklung etwas in die Länge (Fig. 15), worauf weniger ein Wachstumsprozeß, sondern eine Spaltung stattfindet, wie diese zuerst in Fig. 15 angedeutet ist. Sie tritt zuerst an jeder Seite des Enddarmes auf, wie wir es in Fig. 15 sehen, und erstreckt sich dann nach beiden Seiten nach außen fortschreitend durch den ganzen Strang. In Fig. 17 ist diese Spaltung des untern Stranges besonders deutlich getroffen. Links vom Enddarme (*ed*) liegen die beiden abgespaltenen Stränge noch ganz nahe aneinander, während sie rechts schon einen größern Abstand gewonnen haben. Die Höhle, die somit unterhalb des Enddarmes gebildet wird, ist die untere Pericardialhöhle. Ein letztes fertiges Stadium ist in Fig. 18 dargestellt. Es ist ein Schnitt durch eine reife Larve, die sich gerade anschickte, ihren Wirt zu verlassen. Herz und Pericard sind hier schon ebenso ausgebildet wie bei der erwachsenen Muschel. Den Enddarm umgibt als zarte Zellenmembran das Herz (*h*); beiderseits vom Enddarme liegen die beiden Vorhöfe. Ventral liegt die untere Pericardialhöhle dicht der Niere an, während man dorsal die größere obere Pericardialhöhle bemerkt.

#### *Anodonta.*

Die erste Anlage von Niere, Herz und Pericard ist bei *Unio* und *Anodonta*, wie ich schon dargetan habe, ganz die gleiche; sie

stellt eine paarige ectodermale Wucherung dar, die im hintern Teile des Embryos bzw. der Larve jederseits vom Enddarme gelegen ist. Bei reifen überwinterten *Anodonta*-Glochidien ist die Wucherung schon ziemlich mächtig, meistens erkennt man schon die erste Nierenzelle in ihr. Einen Querschnitt durch ein solches Glochidium stellt Fig. 19 dar. Der Enddarm ist in diesem Stadium noch nicht soweit ausgebildet, als daß er auf einem solchen durch die hintere Region des Glochidiums geführten Schnitte getroffen werden könnte. Die mächtigen Mesodermflügel (*mz*) sind noch eben in ihrem posterioren Teile getroffen worden, sie liegen dicht den larvalen Mantelzellen (*lm*) an. Seitlich von den Mesodermzellen, jedoch scharf getrennt von ihnen, liegen die beiden Nieren-, Herz- und Pericardanlagen (*nz*, *hp*), die noch in inniger Verbindung mit dem Ectoderm der Körperwand sind. In ihnen haben sich schon, genau wie bei *Unio* (vgl. Fig. 8 *nz*), einige Zellen mit großem hellen Kern (*nz*) herausgesondert, die als die ersten Nierenzellen anzusehen sind. Letztere lösen sich auch bei *Anodonta*-Larven bald aus dem Zellenverbände los, wie es z. B. schon in Fig. 20 (*n*) geschehen ist. Die übrig bleibenden Zellenhaufen (*hp*) vermehren sich nun beständig, was man an den Mitosen in Fig. 20 (*hp*) sieht. Gleichzeitig streben sie dem nun schon weiter ausgebildeten Enddarme (Fig. 20 *ed*) zu. Fig. 20 bringt außerdem besonders die mächtigen Mesodermflügel (*mz*) zur Veranschaulichung. Diese kompakten Haufen von Mesodermzellen lösen sich alsbald auf und verstreuen sich in Form von einzelnen unregelmäßig gestalteten Zellen in dem Raume, der zwischen der Körperwand und der Mantelhöhle liegt. Wir sahen, daß die Herz-Pericardzellen (*hp*) sich in Fig. 20 schon ganz nahe an den Enddarm herangelagert hatten, ja diesen zum Teil umwachsen haben. Diese Umwachsung nimmt nun beständig zu, bis die Herz-Pericardzellen schließlich den Enddarm in Form eines dicken Zellenringes umgeben (Fig. 21). Diese ganzen Prozesse, die zur Bildung des Zellenringes (*hp*) führen, spielen sich in den ersten Tagen des parasitären Lebens der Larve ungemein schnell ab. Dann aber ist während der ganzen Dauer des Parasitismus keine weitere Veränderung an ihm wahrzunehmen. Dieser Zellenring stellt also gewissermaßen ein Ruhestadium einer Masse von Zellen dar, die im gegebenen Moment, wo ihre Funktion nötig wird, sich schnell entfalten kann. Sobald nämlich die Zeit herankommt, wo das Larvenstadium beendet ist und die Larve sich anschickt, die Cyste zu verlassen, wird aus dem bisher latenten Zellenring ungemein schnell Herz und Pericard gebildet und zwar durch

einen sehr einfachen Prozeß, den der Spaltung, wie wir ihn in ähnlicher Weise bei *Dreissensia* (nach MEISENHEIMER) wiederfinden, wo sich auch Herz und Pericard um den Enddarm herum als Ring anlegt. Die Differenzierung dieses Ringes durch Spaltung erfolgt von beiden Enden von vorn und hinten her zu gleicher Zeit, jedoch schreitet sie vorn etwas schneller voran als hinten. Eine eben beginnende Spaltung des Ringes bemerkt man in Fig. 22 (*hp*). In der Partie rechts vom Enddarme ist durch die Spaltung schon ein deutliches Lumen entstanden, während sie an der linken Seite sich soeben erst anbahnt. Sehr deutlich zeigt diese Verhältnisse in ähnlicher Weise auch Fig. 48, Taf. 16 (*hp*). Deutlich ist die Spaltung schon in Fig. 23 (*h, p*) zu erkennen. Das Herz (*h*) ist hier durch die abgespaltene innere Partie des Ringes angedeutet, während der äußere Teil das Pericard (*p*) bildet. In Fig. 23 erkennt man auch, wie die Herzvorhöfe sich bilden. Linksseitig vom Enddarme (*ed*) sind der Herz- und Pericardring im Begriff, sich parallel zur Länge des Enddarmes durchzuschneiden, womit dann auch schon die obere und untere Pericardialhöhle angedeutet ist. Die Vorhöfe sind zunächst nur noch wenig ausgeprägt; erst bei der jungen Najade erfährt der als Kammer erweiterte Teil des Herzens (Fig. 24 *h*) seitlich vom Enddarme eine Einbuchtung, meist nur in Form einer Zelle (Fig. 24 *vh*), wodurch dann schließlich die Klappen entstehen. Fig. 24, die einen Querschnitt durch eine 4 Tage freilebende Najade darstellt, zeigt Herz und Pericard in einer den alten Muscheln schon fast ganz gleichen Ausbildung.

---

Wir kennen jetzt die Entwicklung von Herz, Pericard, Niere und Genitalorganen von einer ganzen Reihe von Mollusken genauer, so von 4 Muscheln, *Dreissensia*, *Cyclas*, *Anodonta* und *Unio*, von einem Prosobranchier, *Paludina*, und 2 Pulmonaten, *Limax* und *Planorbis*. Wenn wir zunächst bei diesen Mollusken den Ursprung der Herz-, Pericard- und Nierenanlage in Betracht ziehen, so finden wir, daß er ectodermal ist, nur *Planorbis* macht insofern eine Ausnahme, als auch die Mesodermzellen einen Anteil haben. Die Anlage ist durchweg paarig, wie die nach OTTO u. TÖNNIGES vervollständigte Tabelle (s. unten) zeigt. Eine Ausnahme macht, wenn wir zuerst die Lamellibranchiaten betrachten, *Dreissensia*. Hier entsteht

die Anlage symmetrisch, aber unpaar und wird erst sekundär wieder paarig. Die unpaare Anlage befindet sich in der Medianlinie des Körpers, und erst wenn die Teilung eingetreten ist, lagern sich die nunmehr paarigen Anlagen symmetrisch und dorsal über dem Darne an. Bei *Cyclas* haben wir von Anfang an eine paarige Anlage, die zu beiden Seiten des Enddarmes liegt, genau wie auch bei *Anodonta* und *Unio*. Während sich nun bei den letztern beiden Muscheln wie auch bei *Dreissensia* und den erwähnten Gastropoden zuerst die Niere aus der Anlage heraussondert, treten bei *Cyclas* abnorm früh die Genitalzellen zuerst auf, denen dann die Nierenzellen folgen. Bei allen genannten Mollusken geht dann die Bildung von Herz und Pericard vor sich. Ich habe diese Verhältnisse schematisch in den Textfigg. B—E darzustellen versucht.

	<i>Paludina</i>	<i>Planorbis</i>	<i>Limax</i>	<i>Dreissensia</i>
Cöloanlage	Paarig-symmetrisch	Angedeutet paarig-symmetrisch	Unpaarig-asymmetrisch	Unpaarig-symmetrisch
Zeitliche Sonderung der Organe	1. Niere 2. Herz und 3. Pericard 4. Genitalzellen	1. Niere 2. Herz und 3. Pericard 4. Genitalzellen?	1. Niere 2. Herz und 3. Pericard 4. Genitalzellen?	1. Niere 2. Herz und 3. Pericard 4. Genitalzellen

	<i>Anodonta</i>	<i>Unio</i>	<i>Cyclas</i>
Cöloanlage	Paarig-symmetrisch	Paarig-symmetrisch	Paarig-symmetrisch
Zeitliche Sonderung der Organe	1. Niere 2. Herz und 3. Pericard 4. Genitalzellen?	1. Niere 2. Herz und 3. Pericard 4. Genitalzellen?	1. Genitalzellen 2. Niere 3. Pericard und 4. Herz

Der einfachste Modus der Entwicklung von Herz und Pericard ist der von *Dreissensia* (Textfig. Ba—c). Die paarig-symmetrisch gewordenen Anlagen bilden zunächst einen Ring um den Enddarm (Textfig. Ba), der die Elemente von Herz und Pericard in sich vereinigt. Letztere bilden sich nun durch einfache Spaltung dieses an den Seiten nicht geschlossenen Ringes (Textfig. Bb), worauf dann

die dem Enddarme am nächsten liegenden abgespaltenen Zellen das Herz, die übrigen das Pericard abgeben. Textfig. Bc zeigt diese Verhältnisse. Ganz ähnlich gestalten sich auch diese Vorgänge bei *Anodonta*. Auch hier entsteht aus der schon ursprünglich paarig-symmetrischen Anlage zuerst ein Zellenring (Textfig. Ca), der aber

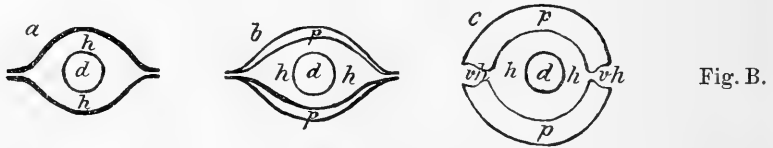


Fig. B.

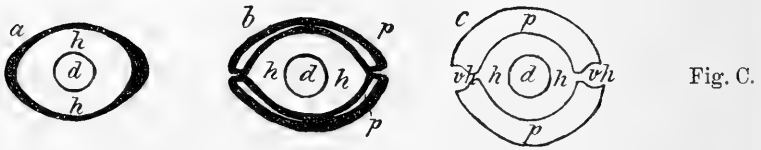


Fig. C.

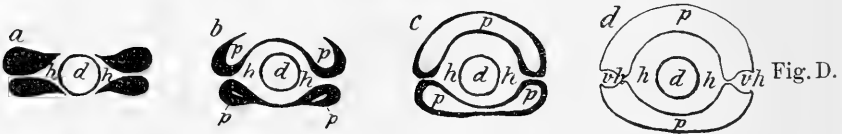


Fig. D.

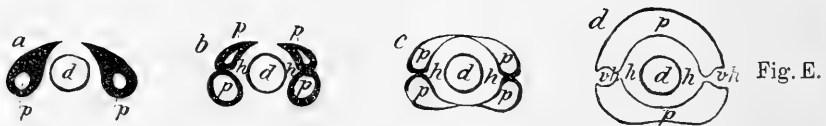


Fig. E.

Fig. Ba—e. Herz- und Pericardentwicklung von *Dreissensia*.

Fig. Ca—e. " " " " *Anodonta*.

Fig. Da—d. " " " " *Unio*.

Fig. Ea—d. " " " " *Cyclas*

Fig. B u. E nach Darstellung von MEISENHEIMER. Erklärung der Buchstaben s. bei der Tafelerklärung.

zum Unterschied von *Dreissensia* allseitig geschlossen den Enddarm umgibt. Wie wir schon gesehen haben, ist hier nun dieser Zellenring als einstweiliges Ruhestadium aufzufassen, der erst zur Weiterentwicklung nach oder kurz vor Vollendung der parasitischen Periode zur weitem Differenzierung gelangt. Letztere geschieht hier ganz wie bei *Dreissensia* durch Spaltung (Textfig. Cb). Gleichzeitig mit

der Spaltung tritt auch eine Querteilung des Ringes auf zur Bildung der Vorhöfe. Das fertige Bild zeigt wieder Textfig. Cc. Es ist nicht zu leugnen, daß die Bildungsweisen von Herz und Pericard von *Dreissensia* und *Anodonta* einander recht ähnlich sind. Das gleiche ist von *Unio* und *Cyclas* zu sagen; doch sind hier die Verhältnisse gegenüber den beiden vorigen Muscheln vollständig verschieden. Bei *Unio* ist der Verlauf kurz folgender: Die beiden paarig-symmetrischen Anlagen beginnen schon an dem dem Enddarme zugekehrten Teile zu spalten, bevor sie an letztern herangetreten sind. Wenn sie mit ihren nunmehrigen 4 Zipfeln (Textfig. Da) den Enddarm erreichen, ist die Spaltung gewöhnlich schon eine vollständige geworden. Mit ihren dem Enddarme zugekehrten 4 Zipfeln umwachsen sie diesen nun dorsal und ventral (Textfig. Db), so daß das Herz angelegt ist. Die vom Enddarme abgewandten Teile der beiden obern Zellenmassen wachsen nun dorsal und nach innen einander entgegen und bilden so die obere Pericardialblase (Textfig. Db u. c). In den beiden untern Zellenmassen läßt sich weniger ein Wachstums- als ein Spaltungsprozeß erkennen. Die beiden Zellenstränge lockern sich und bekommen jederseits kleine Hohlräume, die bald unter dem Enddarme ineinander übergehen und so die untere Pericardialblase bilden (Textfig. Db u. c). Wie bei *Dreissensia* sind auch hier die Vorhöfe durch den ersten Spaltungsprozeß schon gegeben.

*Cyclas* nimmt nun allerdings eine gewisse Sonderstellung ein. Hier wird zuerst das Pericard und dann erst das Herz gebildet; bei den 3 übrigen Muscheln war es umgekehrt. Nachdem sich die Genitalzellen und die Nieren von der paarig-symmetrischen Anlage getrennt haben, treten in den übrigbleibenden Zellenmassen jederseits vom Enddarme nacheinander 2 Hohlräume auf (Textfig. Ea u. b). Die zuerst auftretenden stellen die untere, die folgenden die obere Pericardialblase dar. Die so entstandenen Bläschen verschmelzen dann dorsal und ventral miteinander (Textfig. Ea, b u. c). Der zwischen den Bläschen in der Mitte seitlich vom Enddarme gelegene Strang wird durch Spaltung zum Vorhof, und die den Enddarm zunächst umgebende Zellenwand ist das Herz. *Cyclas* und *Unio* gleichen sich darin, daß die ursprünglich paarige Anlage bei beiden Muscheln in je 2 Zellenmassen zerfällt, die beiderseits vom Enddarme liegen. Auch die Bildung der untern Pericardialblasen zeigt eine gewisse Ähnlichkeit. In beiden entstehen, wenn auch zeitlich

verschieden, 2 Hohlräume, die in derselben Weise verschmelzen und so die untere Pericardialblase bilden (Textfig. Db u. e, Eb, c u. d).

Vergleichen wir nun auch noch die in bezug auf die Herz-, Pericard- und Nierenentwicklung genauer bekannten Gastropoden *Paludina*, *Planorbis* und *Limax* mit den vorgenannten Lamelli-branchiaten, so kann man zunächst feststellen, daß auch hier diese Organanlagen, außer bei *Planorbis*, wo nach den Untersuchungen von POETZSCH neben dem Ectoderm auch das Mesoderm einen Anteil hat, rein ectodermalen Ursprungs sind. Die betreffenden Anlagen sind paarig-symmetrisch bei *Paludina* (nach OTTO u. TÖNNIGES), angedeutet paarig-symmetrisch bei *Planorbis* (nach POETZSCH) und unpaarig-asy-mmetrisch bei *Limax* (nach MEISENHEIMER).

Bei *Paludina* verläuft nun die Bildung der betreffenden Organe nach den Untersuchungen von OTTO u. TÖNNIGES folgendermaßen. Die paarige ectodermale Anlage wächst immer mehr heran und zwar die rechte stärker als die linke. Bald bilden sich in den Zellenkomplexen, die viel Ähnlichkeit mit den Verhältnissen bei *Cyelas* nach MEISENHEIMER haben, immer größer werdende Lumina; diese so entstandenen Bläschen stellen das Pericard dar. Beide Bläschen rücken immer näher zusammen und verschmelzen medial, wobei sie nur noch ein Septum trennt, welches aber schließlich auch schwindet.

An den an der ventralen Ectodermwand gelegenen Teilen der beiden Pericardsäckchen treten nun Verdickungen auf, die die Nierenanlage darstellen; nur die rechte Anlage bildet eine definitive Niere aus.

Das Herz legt sich als rechtsseitige Verdickung an der Pericardialwand an. Die Anlage bekommt dann durch Einstülpung eine Höhlung. Die Gonade entsteht ebenfalls, wie auch die Niere und das Herz, aus einer Verdickung des Pericards, die linksseitig dorsal von der linken Niere gelegen ist.

Bei *Planorbis* (nach POETZSCH) entsteht die Anlage für Herz, Pericard und Niere zum Teil aus Urmesodermzellen, zum Teil aber ebenfalls aus dem Ectoderm. Die Anlage ist hier zunächst auch paarig-symmetrisch. Bald jedoch bildet sich die rechte Anlage zurück, und nur die linke entwickelt sich weiter. Aus ihr entsteht zunächst die Niere, während die übrig gebliebenen Zellen



das Pericard und dann das Herz bilden und zwar ziemlich zur selben Zeit.

Während bei *Planorbis* die Anlage noch angedeutet paarig-symmetrisch ist, ist bei *Limax* (MEISENHEIMER) der eine Teil der Anlage, der sonst links vom Enddarme liegt, nicht mehr ausgebildet worden, infolgedessen ist die Anlage unpaarig-asymmetrisch, aber auch ectodermalen Ursprungs. Die Niere sondert sich auch hier frühzeitig aus der gemeinsamen Anlage heraus. Aus den übrig gebliebenen Zellen bildet sich zuerst der Herzschlauch, aus dem erst durch Spaltung der Zellenwände das Pericard entsteht.

Bei allen angeführten Lamellibranchiern sowohl wie Gastropoden ist die gemeinsame Anlage für Niere, Herz und Pericard eine ectodermale, ausgenommen *Planorbis*, wo auch das Urmesoderm beteiligt ist. Die Anlage ist durchweg paarig-symmetrisch und dadurch, daß *Planorbis* die paarig-symmetrische Anlage noch angedeutet zeigt, bildet diese Schnecke einen Übergang zur unpaaren Anlage, wie wir sie bei *Limax* haben. Die paarig-symmetrische Anlage ist also wohl als die Ursprüngliche anzusehen.

Es erhebt sich nun die Frage: ist die Anlage bei allen genannten Mollusken eine „direkte Primitivanlage“ nach der Ansicht von MEISENHEIMER oder „cöломatischer Natur“ nach TÖNNIGES' Ansicht? Für erstere Ansicht spricht, daß die Anlagen direkt aus dem Ectoderm stammen und daher in keiner Beziehung zu dem Cölom stehen oder Reste desselben verkörpern. Sie stellen eine direkte Organanlage, eine Primitivanlage dar, die eine ganze Reihe von Organen enthält, die sonst gewöhnlich als Derivate der sekundären Leibeshöhle aufgefaßt werden. OTTO u. TÖNNIGES machen nun in ihrer Arbeit den Einwurf, daß „die ectodermale Entstehung dieser Wucherung wohl kaum der Auffassung von der cöломatischen Natur derselben im Wege stehe, da bei den Annulaten ganz ähnliche Bildungen, die zweifellos die sekundäre Leibeshöhe aus sich entstehen lassen und welche ebenfalls ihren Ursprung am Hinterende des Embryos nehmen, nachgewiesen worden sind“. Auf Grund dieser Argumente und der ZIEGLER'schen Definition der sekundären Leibeshöhle, daß letztere als solche von einem Epithel begrenzt sein und durch offene Kanäle nach außen münden und weiterhin, daß sie stets eine excretorische Funktion besitzen müsse, hält TÖNNIGES die zuerst bei *Paludina* als Pericardialbläschen beschriebenen Gebilde zweifellos für Cölomsäcke. Ebenso nimmt er dies trotz der ectodermalen

Entstehung der Anlagen für die übrigen von MEISENHEIMER und POETZSCH untersuchten Mollusken an, und es müßte also auch auf die Najaden ausgedehnt werden. Bei allen vorgenannten Muscheln erscheint, außer bei *Cyclas*, wo die Genitalzellen zuerst auftreten und dann erst die Niere, letztere zuerst, noch vor der Herz-Pericardbildung, so daß der Anlage eine excretorische Funktion in allen Fällen zukommt. Ein „Cölomsäckchen“ ist paarig-symmetrisch nur bei *Paludina*, *Planorbis* (angedeutet) und *Cyclas* vorhanden. Bei *Limax* ist ebenfalls ein Säckchen vorhanden, das jedoch unpaar-asymmetrisch durch Rückbildung eines Teiles der ursprünglichen Anlage geworden ist.

Bei *Dreissensia* wird die Anlage sekundär wieder paarig-symmetrisch, bei den Najaden ist sie es von Anfang an. Jedoch kommt es hier nicht zur Bildung eines „Cölombläschens“, da die Anlage solide bleibt. Es ist also hier, wenn man die Anlagen als das Cölom der Mollusken, was mir nach den Ausführungen von OTTO u. TÖNNIGES annehmbar erscheint, ansieht, zu einer weitem Reduktion dieses Restes der sekundären Leibeshöhle gekommen. Vielleicht kann man die Spaltung der Herz-Pericardanlage in 2 Zellenstränge, die an einem Ende zunächst noch miteinander zusammenhängen, als eine Andeutung einer Höhlung in der Anlage betrachten. Nach der OTTO u. TÖNNIGES'schen Ansicht entstehen nun aus dem Cölomsack nacheinander die bleibende Niere, dann das Herz und schließlich durch Umhüllung desselben das Pericard. Man wird ohne weiteres zugeben müssen, daß diese Reihenfolge ganz deutlich bei *Unio* auftritt, wo zuerst das Herz um den Enddarm herum angelegt wird und dann durch Umhüllung die Pericardialräume gebildet werden. Bei *Anodonta* wie auch bei *Dreissensia* bildet die gesamte Herz-Pericardanlage einen Ring um den Enddarm, aus dem durch Spaltung Herz und Pericard entstehen, was nicht anders als eine gleichzeitige Bildung aufgefaßt werden kann. In den Fällen, wo die Entstehung der Geschlechtsorgane genau bekannt ist, bilden sie sich, außer bei *Cyclas*, aus dem Pericard, was ich auch für die Najaden vermute. Durch diese Befunde erscheint es noch wahrscheinlicher, daß tatsächlich das Pericardium der Gastropoden und Lamellibranchiaten als sekundäre Leibeshöhle aufgefaßt werden kann.

Niere.

Die erste Anlage der Niere ist schon bei der Beschreibung der Herz- und Pericardverhältnisse erwähnt worden. Wir hatten gesehen, daß sie sich als Zellenbläschen aus dem Verbande der Zellen, die Niere, Herz und Pericard gemeinsam enthalten, losgelöst hatte (Fig. 10 u. 12 *n*). Dieses Bläschen bekommt nun bald ein Lumen und streckt sich gleichzeitig in die Länge (Fig. 47 *n*), zugleich sieht

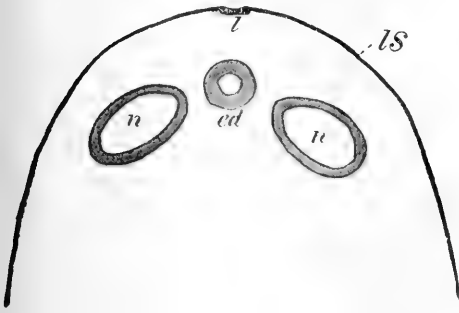


Fig. F.

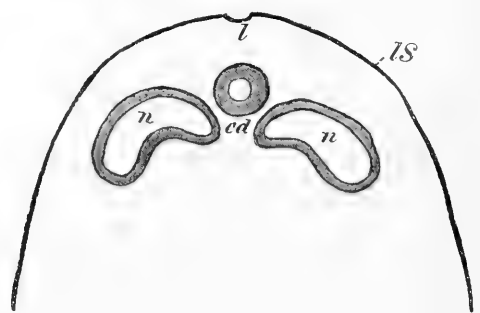


Fig. G.

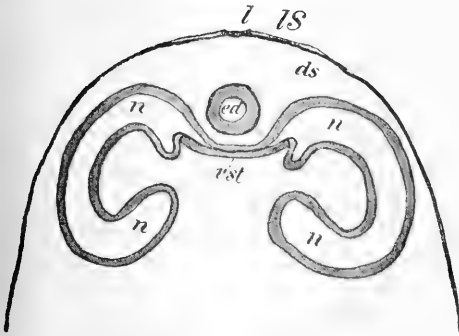


Fig. H.

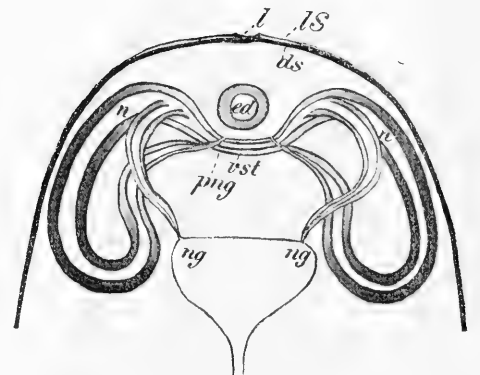


Fig. J.

Fig. F—J.

Schematische Darstellung der Nierenentwicklung der Unioniden in 4 aufeinanderfolgenden Stadien.

Erklärung der Buchstaben s. bei der Tafelerklärung.

man dann auch, daß die Zellen helle Vacuolen bekommen und die Kerne derselben kleiner werden, sie wandeln sich also zu typischen Nierenzellen um. Die eben beschriebenen Schläuche beginnen nun beträchtlich in die Länge zu wachsen und biegen ihre am meisten dorsal dem Enddarme zu gelegenen Zipfel nach innen um, so daß wir ein Bild erhalten, wie es etwa in Fig. 48 *n* dargestellt ist. Man sieht hier auch, wie das embryonale Nierengewebe sich noch mehr modifiziert hat. Die beiden nach innen zu gelegenen Schenkel wachsen sich nun einander entgegen und bilden schließlich die Quercommissur der Niere unter dem Enddarme (Fig. 18 u. 27 *n*). Bis zu diesem Stadium etwa entwickelt sich die Niere während des parasitären Lebens. Der äußere Schenkel, der auch während des parasitischen Lebens weiter in die Länge gewachsen ist, biegt bald nach innen um und stößt dann nach einigem weiterem Wachstum an die hintere Wand des Pericards, worauf dann der Pericardialnierengang zum Durchbruch kommt. In Fig. 37 u. 38 *png* sehen wir deutlich den Gang ausgebildet, seinen Verschuß gegen die Pericardialwand bildet die große Pericardialnierenzelle (Fig. 38 *ne*), im Innern des Ganges sieht man auch die große Wimperflamme dargestellt. Es bleibt jetzt noch der Nierenausführungsgang zu erwähnen übrig. Schon bald nachdem sich die Quercommissur der Nieren unter dem Enddarme gebildet hat, sendet die nach außen gelegene Nierenwand zipfelförmige Ausstülpungen gegen die Mantelwand hinaus, die diese bald erreichen und dann mit ihr unter gleichzeitiger Bildung eines Ausführungsganges verschmelzen (Fig. 39 *ng*). Nach außen ist der Gang durch eine vorspringende Zelle, die wahrscheinlich als Klappe funktioniert, abgeschlossen. Textfig. J des Schemas gibt ein deutliches Bild von der ausgebildeten Niere, sie ähnelt schon bedeutend der von RANKIN beschriebenen Niere von *Anodonta cygnea*. Fast genau dieselben Verhältnisse der Nierenentwicklung haben wir bei *Dreissensia*, was man sofort erkennt, wenn man mein Schema der Nierenentwicklung mit dem von MEISENHELMER vergleicht. Verschieden ist eigentlich nur die Lage der Niere zum Enddarm. Bei *Dreissensia* ist sie von vornherein weit mehr dorsal vom Enddarme gelegen.

#### Genitalorgane.

Die einzige Organanlage, die ich in der Larve und auch in der jungen Najade nicht mit Sicherheit feststellen konnte, sind die Geschlechtsorgane. Ich habe nirgends eine Spur davon feststellen

können. Dies ist ja nun auch weiter nicht verwunderlich, denn bei *Dreissensia*, die sonst sehr den Unioniden in der Entwicklung gleicht, kommen die Genitalorgane auch erst spät in der nahezu ausgebildeten Muschel zur Ausbildung und zwar als Wucherungen in dem hintern ventralen Teile der Pericardialwand, in einem mittlern Streifen derselben, der zwischen den beiden Pericardialgängen gelegen ist. Ich habe zuweilen bei meinen ältesten jungen Muscheln einige Zellen mit größern Kernen in der Pericardialwand gesehen, da ich sie jedoch infolge Absterbens der Muschelkulturen nicht weiter in ihrer Entwicklung verfolgen konnte, so kann ich nichts Positives darüber sagen (Fig. 38 *gz?*).

#### IV. Die nachparasitäre Entwicklung.

Nachdem ich so die einzelnen Organsysteme aus ihren Anlagen abgeleitet habe, will ich eine kurze Beschreibung der reifen Larve geben, die eben sich anschickt, sich aus der Cyste zu befreien, um zum selbständigen Dasein als junge Muschel überzugehen. Wie ich schon näher in meinen frühern Mitteilungen erwähnt habe, ist die Dauer des Parasitismus eine recht verschiedene; sie hängt von der Temperatur und der Ernährung ab. Man kann, ohne weitere Anhaltspunkte zu haben, das Reifen der Larven schon daran erkennen, daß die Cysten sich lockern, ja zum Teil sich lösen. Das hängt damit zusammen, daß die reife Larve anfängt, mit ihrem kräftigen Fuße Bewegungen zu machen. Fig. 3 zeigt einen nahezu reifen *Anodonta*-Parasiten. Oberflächlich betrachtet sieht die reife Larve äußerlich noch ebenso aus wie das Glochidium, denn ein äußerlich sichtbares Schalenwachstum während des parasitischen Lebens findet bei *Anodonta* nicht statt. Das neue definitive Schalenhäutchen beschränkt sich noch auf einen kleinen Bezirk, der unterhalb der alten Schale liegt und von der Basis seinen Anfang nimmt. Bei reifen *Unio*-Larven kommt allerdings das definitive Schalenhäutchen schon vorn unter der alten Schale in Form eines feinen Häutchens zum Vorschein. Die Schalen sind während der Dauer des Parasitismus fast geschlossen; erst wenn die Larve sich aus der Cyste befreien will, öffnen sie sich wieder so weit, um den Fuß hindurch zu lassen. Die reife Larve ist mit zwei gut entwickelten Adductormuskeln ausgestattet, die äußerlich auf der Schale als zwei helle Flecken sichtbar sind (Fig. 3 *vs* u. *hs*). Der Fuß, der vorn mit dichtem Wimpernbesatz versehen ist, liegt zusammengezogen in der Mantelhöhle. Zu

beiden Seiten sieht man 3 Kiemenpapillen liegen, die ebenfalls dicht mit langen Wimpern besetzt sind. Der Darmkanal zeigt im vordern Teile eine längliche Aussackung, den Magen, an den man schon den Krystallstielblindsack und die mächtigen Leberlappen (*ls*) erkennt. Der Dünndarm hat schon eine Schlinge (Fig. 3) in dem Fuß hineinverlagert. Auch die Ganglien samt Otolithenblasen erkennt man deutlich. Der Mantelrand wird durch einen Wulst von hohen cylindrischen Zellen gebildet, die mit Wimpern besetzt sind. Das Herz und Pericard sind nur bei *Unio* ausgebildet, bei *Anodonta* hat die letzte Differenzierung noch nicht stattgefunden. Es fehlen der reifen Larve, sowohl von *Unio* als auch von *Anodonta*, die definitive Schale, die Velarlappen, der Atemsipho, die äußern Kiemen und die Geschlechtsorgane, die aber alle, außer den beiden letztgenannten Organen, in der Anlage vorhanden sind.

Auf die vollständige Ausbildung des Herzens bei *Anodonta* bin ich schon in einem andern Kapitel eingegangen, so daß es sich hier erübrigt.

Die definitive Schale legt sich, wie BRAUN das zuerst beschrieben hat, an der Basis der larvalen Schalen unter derselben an. Sie wird als ein feines, stets an Größe zunehmendes Häutchen von den Mantelepithelzellen ausgeschieden. Der Mantelrand, der ja später die Schalenbildung übernimmt, ist also zuerst gar nicht daran beteiligt. Man sieht in Fig. 27, 37 u. 40 *ls. ds* deutlich beide Schalenlagen übereinander liegen. Während nun das Ligament in bezug auf die larvalen Schalen ein inneres war, muß es jetzt, da die neue Schale unter der alten liegt, ein äußeres werden, wie es ja auch bei den erwachsenen Muscheln der Fall ist (Fig. 27, 37 *l*). Die definitiven Schalen wachsen dann zunächst an der vordern Seite unter den alten Schalen hervor und bilden hier einen sichelförmigen Ansatz; bald darauf wird die definitive Schale auch an der hintern Seite sichtbar und wächst nun ständig weiter, indem sich immer konzentrisch neue Zuwachsstreifen bilden. Ich brauche auf diese Verhältnisse nicht näher einzugehen, da ich sie schon früher (s. Literaturverzeichnis) erörtert habe. Durch die neue Schale werden nun auch die Schalenhaken allmählich nach außen gedrängt, bis sie schließlich, wie auch die Embryonalschale, der neuen Schale aufliegen (Fig. 32 u. 52 *sh*).

Gleichen Schritt mit dem Wachstum der Schale hält zunächst noch der Fuß, der ungefähr ebenso weit aus der Schale hervorgestreckt werden kann, wie die Schale selbst lang ist. Der Fuß

bleibt vorn lange Zeit mit dichtem Flimmerkleide bedeckt. Bei ältern Muscheln wird der Fuß allmählich immer massiger, er geht in die beilförmige Form über, wobei er zugleich in der Länge reduziert wird. An der Unterseite befindet sich die für einen Kriechfuß typische Rinne, in die im hintern Teile des Fußes die zunächst noch gut ausgebildeten Byssusdrüsen münden (Fig. 42, 43 *by* u. *bya*), die ein Secret absondern, das dem Fuße das Kriechen am Boden erleichtert. Oft kann man auch fadenartige Schleimmassen aus der Byssusdrüse hervorkommen sehen, letzteres habe ich aber nur bei *Anodonta* beobachtet. Oberhalb der vordern Ansatzstelle des Fußes liegt der trichterförmige Mund (Fig. 49, 50, 51 *md*), der von den schon ganz gut ausgebildeten Velarlappen umgeben ist (Fig. 35 *ml*). Der kurze Vorderdarm geht bald in den mächtigen Magen über (Fig. 49, 50, 51 *ma*), der seitlich die Leberlappen (*ls*) und rechts den Krystallstielblindsack (Fig. 51 *Kb*) trägt. In den Figg. 49, 50 u. 51 kann man nun die Verlagerung und Schlingenbildung des Dünndarmes deutlich verfolgen. In Fig. 49, die eine junge Muschel im Alter von einigen Tagen darstellt, beginnt eine Windung kurz vor dem Magen sich an den Fuß zu verlagern, wodurch der Magen etwas nach links hinübergedrückt wird. Eine weitere Schlinge bemerkt man kurz hinter dem Magen, zunächst in Form einer einfachen Einbiegung. In Fig. 50 und namentlich 51, die schon eine 5—6 Wochen alte junge Muschel darstellt, sieht man dann, wie der Dünndarm sich allmählich, gemäß der in Fig. 49 angedeuteten Tendenz, verlagert hat und schon nahezu die für erwachsene Muscheln typischen Windungen angenommen hat.

Ganz vorn in der jungen Muschel ist der Adductormuskel gelegen, auf den unmittelbar die über dem Munde liegenden Cerebralganglien folgen (Fig. 49, 50, 51 *vs*, *cg*). Etwa in der Mitte der Muschel, im untern Teile des Fußes, bemerkt man die Pedalganglien mit den seitlich davon liegenden Otolithenblasen (Fig. 49, 50, 51 *pg*, *ot*).

Seitlich vom Fuße, im hintern Teile, liegen die Kiemenpapillen, die mit einem sich in lebhafter Bewegung befindenden Flimmerkleide versehen sind. In Fig. 51 *Kp* beginnen sie sich schon nach innen umzuschlagen, wodurch schließlich eine zweischichtige Kiemenlamelle zustande kommt. Ganz im hintern Teile der Muschel schimmert der entsprechende Adductormuskel durch; auch die Fußretractoren bemerkt man in Fig. 51 (*rf*). Dicht an den hintern Adductormuskel grenzen die Visceralganglien, die mit ihrer Commissur unterhalb des

Darmes herziehen. Herz und Niere habe ich wegen ihrer versteckten und verwickelten Lage nicht mit in diese die jungen Muscheln darstellenden Figuren eingezeichnet; sie hätten sich doch nur schematisch andeuten lassen. Bei ältern jungen Muscheln sieht man am hintern Mantelrande jederseits 2 kegelförmige Wucherungen sich erheben, die bei geschlossenen Schalen einander berühren und so eine Öffnung, den Atemsiphon, bilden. Zuweilen habe ich an dieser Öffnung auch schon kleine, papillenartige Erhebungen gesehen, die offenbar zu den Fransen des Siphons sich weiter heranzubilden.

Wir haben so im wesentlichen die Umwandlungen verfolgt, die das Glochidium vermittle des Parasitismus in die junge Muschel überführt, und wie letztere sich dem Bau der erwachsenen Muschel nähert. Die Unioniden und ihre Verwandten, die Muteliden, stehen in ihrer Entwicklung, wenn man sie mit den Lamellibranchiaten mit typischer Trochophora vergleicht, einzig da. Die sonst so häufig deutlich ausgeprägte Trochophoralarve, die bei *Dreissensia* noch vollständig ausgebildet ist, fällt hier ganz fort. Ja man kann kaum noch Beziehungen zur Trochophoralarve in der Entwicklung entdecken. LILLIE versucht zwar die Embryonen, deren Alter zwischen der Gastrula und dem Glochidium liegt, mit den Trochophoralarven von *Teredo* und *Ostrea* zu vergleichen. Er gibt allerdings selbst zunächst zu, daß die typischen Organe der Trochophora, die Scheitelplatte mit Wimperschopf, die prä- und postorale Wimperzone und die Urniere, bei den Unioniden nicht mehr aufzufinden sind. Als Reste der Scheitelplatte spricht er gewisse große Zellen der Kopfblase an. Weiter beobachtet er dann die Tatsache, daß die Achse, die in derselben Ebene mit der Schalendrüse liegt, mit derjenigen, die durch die Fußanlage gelegt wird, einen rechten Winkel bildet, und zwar sowohl bei der Mollusken-Trochophora wie auch beim Najadenembryo, und stellt dann daraufhin weitere Analogie fest. Meiner Ansicht nach sind gewisse Beziehungen zur Trochophoralarve nicht zu leugnen, jedoch läßt sich ein bestimmtes, der Trochophoralarve ähnliches Stadium nicht mehr genau feststellen. Die ursprünglich wohl vorhandene Trochophoralarve ist durch die Brutpflege, wo sich die typischen Trochophora-Organe erübrigten, allmählich zurückgebildet worden, wie das ja auch, wenn auch nicht in so starkem Maße, bei *Cyclus* der Fall ist. Das Glochidium wäre dann als ein phylogenetisch jüngeres Stadium aufzufassen, das durch die starke Anpassung an den Parasitismus entstanden wäre. In der Tat steht



ja auch das Glochidium der Muschel schon in mancher Beziehung sehr nahe. Eine ganze Reihe von ziemlich weit differenzierten Anlagen sind schon in ihm vorhanden, so der Mund, Entodermsäckchen mit Leberdivertikeln, der Fußwulst, die Cerebralganglien, zuweilen sogar die Visceralganglien und die Wülste der seitlichen Gruben als Kiemenanlagen, ebenso Herz, Pericard und Niere in ihrer gemeinsamen Anlage. Alle diese Organanlagen liegen schon im Glochidium, wenn man von ihrer gedrängten Zusammenlagerung im hintern Teile absieht, doch schon in der Anordnung zueinander wie bei der Muschel. Es ist anzunehmen, daß auch durch die Tendenz zur Ausbildung des Glochidiums manche Reste der Trochophoralarve verwischt worden sind. So haben z. B. die von LILLIE als Kopfblase wieder erkannten Zellen die Bildung des Larvenfadens übernommen, und ein Teil der Myocyten haben sich zum larvalen Muskel umgebildet.

Die Ursache der parasitären Larvenperiode wird von SCHIERHOLZ — auch LILLIE vertritt die Ansicht — auf die Weise erklärt, daß die Vorläufer der Najaden, die sich allmählich an das süße Wasser gewöhnten, sehr empfindlich gegen die zerstörenden Wirkungen des süßen Wassers infolge ihrer geringen Chitinschicht (Conchiolin) waren, eine Annahme, die ihre Bestätigung in der noch heute leichten Zerstorbarkeit der Wirbel der Unioniden findet. Durch die parasitische Lebensweise der Larven bekamen diese aber einen genügenden Kalkvorrat mit auf den Weg, der sie zunächst vor dem süßen Wasser schützen kann. Eine andere nur hypothetisch zu lösende Frage ist die: wie ist die Muschel-Larve zum Parasitismus übergegangen? SCHIERHOLZ erklärt diese Frage ganz einfach so, daß er sagt, „die jungen Najaden waren nach der Geburt wahrscheinlich auch früher sehr gerne von Fischen gefressen worden, wobei es manchen Larven gelungen sein mag, durch Schließen der Schalen an die Epidermis des Fisches zu gelangen und die durch Verletzung sich ablösenden Gewebepartikelchen oder austretenden Blutkörperchen aufzunehmen. So oder in ähnlicher Weise wird sich der Parasitismus zu so hoher Ausbildung erhoben haben.“ Diese Annahme setzt aber voraus, daß die Larven schon bei ihrer Geburt eine hohe Ausbildung besaßen, also sicher schon über das Trochophorastadium oder dessen reduzierte Form hinaus waren. Das Glochidium wäre daher auch von diesem Gesichtspunkte aus jünger als die Trochophoralarve und gewissermaßen von dieser hergeleitet, denn es mußte unbedingt schon gut entwickelte Schalen haben und auch

sonst ziemlich weit ausgebildet sein, sonst konnte es nicht durch das Schließen der Schalen die Epidermis verletzen, um sich dadurch als Parasit Nahrung zu verschaffen. Wenn man annimmt, daß die Unioniden vom Meere ins süße Wasser allmählich eingewandert sind, so wird der erste Schritt zur Anpassung an letzteres die noch heute bestehende Brutpflege gewesen sein, deren Folge zunächst die Unterdrückung der nur für das Leben im Freien geeigneten Trochophora-Larve war. Ein weiterer Schritt war dann die Einschaltung der parasitären Periode in den Entwicklungszyklus und Hand in Hand damit die bewunderungswürdige Anpassung an den Parasitismus. Ähnliche Verhältnisse haben wir noch bei *Cyclas*, wo die Larven fast die ganze Entwicklung in den Kiemen durchmachen; sie werden dort mit einem Epithel umkleidet, sind also auch gewissermaßen Parasiten. Die Trochophoralarve ist hier ebenfalls unterdrückt.

Beim Ausstoßen der Unioniden-Larven, die wahrscheinlich zuerst noch Eigenbewegung hatten — Glochidien von *Margaritana* haben sie noch heute in geringem Maße durch die Bewimperung der Ventralplatte —, sind diese von den Fischen mit eingeatmet worden. In den Kiemenlamellen war es dann leicht möglich, daß ein oder die andere Larve hängen blieb und durch eine Verletzung der Kieme, die äußerst leicht eintritt, encystiert wurde. Noch heute sehen wir etwas derartiges bei *Margaritana margaritifera*. Ihre Glochidien sind noch wenig an den Parasitismus angepaßt, da die Schalenhaken, die so vorzüglich bei *Anodonta*-Glochidien wirken, hier fehlen. Eine Mittelform bildet *Unio*, der auch noch durchweg Kiemenparasit ist; die Schalenhaken sind hier zwar schon vorhanden, dagegen sind der Larvenfaden und die Sinnesborstenzellen noch nicht so gut ausgebildet wie bei *Anodonta*. Die *Anodonta*-Glochidien haben ihre hohe Anpassung an den Parasitismus wahrscheinlich dadurch erlangt, daß sie sich an stehende Gewässer anpassen mußten. Die Glochidien wurden hier nicht mehr im Wasser aufgewirbelt, infolgedessen wurden Organe ausgebildet, die einen Reiz aufnehmen konnten: solche Organe sind der lange Larvenfaden und die Sinnesborsten. Da das Glochidium nun größtenteils auf die widerstandsfähigere Epidermis angewiesen war, so wurden auch die Schalenhaken vervollkommenet, da sie hier eine viel größere Arbeit zu verrichten hatten. Wir haben somit *Anodonta* als die am meisten abgeänderte Art anzusehen, aber nicht nur in bezug auf die Larve, sondern auch auf die ausgebildete Muschel, bei der das für die Familie

typische heterodonte Schloß rückgebildet ist. Außerdem zeichnet sich *Anodonta* durch sehr dünne Schalen aus, weil letztere im stillstehenden Wasser nicht mehr der Gefahr des Zertrümmerns ausgesetzt sind.

Es wäre nun wünschenswert, wenn auch die südamerikanischen Unioniden sowie die Muteliden, die sich, soweit bekannt, in ihrer larvalen Entwicklung noch nicht so stark modifiziert haben, einmal näher in bezug auf ihre Entwicklung untersucht würden. Vielleicht ließen sich dann noch mehr Anhaltspunkte für den allmählichen Übergang zu dem so merkwürdigen Parasitismus unserer Unioniden-Larven finden, ja vielleicht auch ihre phylogenetische Stellung, die bis heute noch völlig dunkel ist, näher festlegen.

Zum Schlusse sei es mir vergönnt, Herrn Prof. Dr. E. KORSCHOLT sowie Herrn Prof. Dr. MEISENHEIMER für die stetige Förderung, die sie dieser Arbeit angedeihen ließen, meinen herzlichsten Dank auszusprechen.

---

### Literaturverzeichnis.

---

- BRAUN, M., Ueber die postembryonale Entwicklung unserer Süßwassermuscheln, in: Ber. phys.-med. Ges. Würzburg, 1878.
- , Postembryonale Entwicklung von Anodonta, in: Zool. Anz., Jg. 1, 1878.
- , Ueber Entwicklung der Enten- oder Teichmuschel, in: SB. naturf. Ges. Dorpat, Vol. 6, 1884.
- , Die postembryonale Entwicklung der Najaden, in: Nachrichtsbl. Deutsch. malakozool. Ges., Frankfurt a. M., Jg. 69, 1887.
- DOFLEIN, Die Protozoen als Parasiten und Krankheitserreger, Jena 1901.
- DREW, G. A., Yoldia limatula, in: Mem. biol. Labor. Johns Hopkins Univ., Vol. 4, 3, 1899.
- , Life-history of Nucula delphinodonta, in: Quart. Journ. microsc. Sc. (N. S.), Vol. 44, 1901.
- FAUSSEK, V., Ueber den Parasitismus der Anodonta-Larven in der Fischhaut, in: Biol. Ctrbl., Vol. 15, 1895.
- , Viviparität und Parasitismus, in: Naturw. Wochenschr., 1899.
- , Ueber den Parasitismus der Anodontalarven, in: Verh. 5. internat. zool. Congr. (Berlin), 1901.
- , Viviparität und Parasitismus, in: Zool. Anz., Vol. 27, 1904.
- , Parasitismus der Anodonta-Larven, in: Mem. Acad. Sc. St. Pétersbourg, Cl. Phys. Math. (8), Vol. 13, No. 6.
- FLEMMING, W., Studien in der Entwicklungsgeschichte der Najaden, in: SB. Akad. Wiss. Wien, math.-naturw. Kl., Vol. 71, 1875.
- , Notiz zur Entwicklungsgeschichte der Najaden, in: Z. wiss. Zool., Vol. 26, 1876.
- FOREL, F. A., Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Najaden. Inaug.-Dissertat., Würzburg 1866.

- GOETTE, A., Bemerkungen über die Embryonalentwicklung der *Anodonta piscinalis*, in: Z. wiss. Zool., Vol. 52, 1891.
- HARMS, W., Ueber die postembryonale Entwicklung von *Anodonta piscinalis*, in: Zool. Anz., Vol. 31, No. 25, 1907.
- , Zur Biologie und Entwicklungsgeschichte der Flußperlmuschel (*Margaritana margaritifera* DUPUY), *ibid.*, Vol. 31, No. 25, 1907.
- , Die Entwicklungsgeschichte der Najaden und ihr Parasitismus, in: SB. Ges. Bef. ges. Naturw., Marburg 1907.
- , Die postembryonale Entwicklung von *Unio pictorum* und *Unio tumidus*, in: Zool. Anz., Vol. 32, No. 23, 1908.
- HATSCHEK, B., Ueber Entwicklungsgeschichte von *Teredo*, in: Arb. zool. Inst. Wien, Vol. 3, 1880.
- v. HESSLING, Die Flußperlmuschel, Leipzig 1859.
- HORST, R., On the development of the European Oyster, in: Quart. Journ. microsc. Sc. (N. S.), Vol. 22, 1882.
- JACKSON, R. T., The development of the Oyster with remarks on allied genera, in: Proc. Boston. Soc. nat. Hist., Vol. 23, 1888.
- , Phylogeny of the Pelecypoda, in: Mem. Boston. Soc. nat. Hist., Vol. 4, 1890.
- v. JHERING, H., Ueber die Entwicklungsgeschichte der Najaden, in: SB. naturf. Ges. Leipzig, 1874.
- , *Anodonta* und *Glabaris*, in: Zool. Anz., Vol. 14, 1891.
- , Najaden von S. Paulo und die geographische Verbreitung der Süßwasserfauna von Südamerika, in: Arch. Naturgesch., Jg. 59.
- KORSCHULT, E., Ueber die Entwicklung von *Dreissena polymorpha*, in: SB. Ges. naturf. Freunde Berlin, 1891.
- KORSCHULT und HEIDER, Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere, Jena 1893.
- LANG, A., Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der wirbellosen Tiere, Teil 3, Mollusca, Jena 1900.
- LATTER, O. H., Notes on *Anodon* and *Unio*, in: Proc. zool. Soc. London, 1891.
- LILLIE, F. R., The embryology of the Unionidae, in: Journ. Morphol., Vol. 10, 1895.
- MEISENHAIMER, J., Entwicklungsgeschichte von *Limax maximus*. II. Die Larvenperiode, in: Z. wiss. Zool., Vol. 63, 1898.
- , Entwicklungsgeschichte von *Dreissensia polymorpha* PALL., *ibid.*, Vol. 69, 1900.
- , Die Entwicklung von Herz, Pericard, Niere und Genitalzellen bei *Cyclas*, im Verhältnis zu den übrigen Mollusken, *ibid.*, Vol. 69, 1901.
- OTTO, H. und C. TÖNNIGES, Untersuchungen über die Entwicklung von *Paludina vivipara*, *ibid.*, Vol. 80, 1905.

- PFEIFFER, C., Naturgeschichte deutscher Land- und Süßwassermuscheln, Weimar 1825.
- RABL, C., Ueber die Entwicklung der Malermuschel, in: Jena. Ztschr. Naturw., Vol. 10, 1876.
- RANKIN, W. M., Ueber das Bojanussche Organ der Teichmuschel, *ibid.*, Vol. 24, 1890.
- SCHIERHOLZ, C., Zur Entwicklungsgeschichte der Teich- und Flußmuschel, *ibid.*, Vol. 31, 1878.
- , Ueber Entwicklung der Unioniden, in: Denkschr. Akad. Wien, math.-naturw. Kl., Vol. 55, 1888.
- SCHMIDT, F., Vorläufiger Bericht über Untersuchungen der postembryonalen Entwicklung von Anodonta, in: SB. naturf. Ges. Dorpat, 1885.
- , Beitrag zur Kenntnis der postembryonalen Entwicklung der Najaden, in: Arch. Naturgesch., Jg. 51.
- TÖNNIGES, C., Die Bildung des Mesoderms bei *Paludina vivipara*, in: Z. wiss. Zool., Vol. 61, 1896.
- , Zur Organbildung von *Paludina vivipara* mit besonderer Berücksichtigung des Pericards, des Herzens und der Niere, in: SB. Ges. Bef. ges. Naturw. Marburg, 1899.
- VOINEA, J., Die Entwicklung der Kiemen der Najaden, München 1903.
- ZIEGLER, Entwicklung von *Cyclas cornea* LAM., in: Z. wiss. Zool., Vol. 61, 1885.
-

## Erklärung der Abbildungen.

---

<i>af</i> After	<i>lr</i> Larvenfadenrest
<i>by</i> Byssusdrüse	<i>lS</i> larvale Schale
<i>bya</i> Ausführungsgang der Byssusdrüse	<i>ls</i> Lebersäckchen
<i>cg</i> Cerebralganglion	<i>lx</i> Leberzellen
<i>da</i> Darm	<i>ma</i> Magen
<i>cy</i> Cyste	<i>md</i> Mund
<i>dm</i> definitive Mantelzellen	<i>mf</i> Mesenchym des Fußes
<i>ds</i> definitive Schale	<i>ml</i> Mundlappen
<i>ed</i> Enddarm	<i>mr</i> Mantelrand
<i>ep</i> Epithel	<i>ms</i> Mesenchym
<i>es</i> Entodernsäckchen	<i>mz</i> Mesodermzellen
<i>f</i> Fuß	<i>n</i> Niere
<i>ff</i> Flimmerhaare	<i>ne</i> Endzelle des Nierenpericardial-
<i>fw</i> Fußwulst	ganges
<i>h</i> Herz	<i>ng</i> Nierenausführgang
<i>ln</i> Anlage von Herz, Niere und	<i>nz</i> Nierenzellen
Pericard	<i>ocs</i> Ösophagus
<i>hp</i> Herz und Pericard	<i>ot</i> Otocyste
<i>hs</i> hinterer Schließmuskel	<i>p</i> Pericard
<i>K</i> Krystallstiel	<i>pf</i> pseudopodienartige Fortsätze
<i>Kb</i> Krystallstielblindsack	<i>pg</i> Pedalganglion
<i>kl</i> Kiemenlamelle	<i>pi</i> Pigment
<i>kp</i> Kiemenpapille	<i>peg</i> Pleuralganglion
<i>kst</i> Kiemenstrahl	<i>png</i> Pericardialnierengeng
<i>l</i> Ligament	<i>pr</i> Proctodäum
<i>le</i> Leucocyten	<i>rf</i> Retractor-muskel des Fußes
<i>lf</i> Larvenfaden	<i>sg</i> seitliche Gruben
<i>lm</i> larvale Mantelzelle	<i>sh</i> Schalenhaken
<i>lM</i> larvaler Muskel	<i>sto</i> Stomodäum

sz Schalenzähnnchen  
 vg Visceralganglion  
 vh Vorhof  
 vp Ventralplatte

vs vorderer Schließmuskel  
 vst Vereinigungsstelle der beider-  
 seitigen Nieren.

## Tafel 13.

Fig. 1. Glochidium von *Margaritana marg.* (nicht völlig aufgeklappt). 700 : 1.

Fig. 2. Aufgeklapptes Glochidium von *Margaritana*, von der Rückseite gesehen, um die Schalenzähnnchen zu zeigen. 700 : 1.

Fig. 3. Stück des Schwanzes von *Squalius cephalus* mit encystierter Larve von *Anodonta*, die nahezu reif ist. 110 : 1.

Fig. 4. Kiemenstrahl von *Squalius ceph.* mit *Unio*-Larven. 110 : 1.

Fig. 5. Kiemenstrahl von *Phoxinus laevis* mit *Margaritana*-Larven. 110 : 1.

Fig. 6. Querschnitt durch die hintere Partie eines soeben encystierten *Unio*-Glochidiums, um die Anlage von Herz, Pericard und Niere zu zeigen. 440 : 1.

Fig. 6a. Querschnitt durch ein noch nicht reifes Glochidium von *Unio*. 440 : 1.

Fig. 7. Desgl. durch ein etwas älteres *Margaritana*-Glochidium. 700 : 1.

Fig. 8. Teil eines Querschnittes durch eine erst kurze Zeit encystierte *Unio*-Larve. Die Nierenzellen beginnen sich abzusondern. 440 : 1.

Fig. 9. Querschnitt durch eine einige Tage parasitierende Larve von *Unio*. Weitere Differenzierung der Nierenzellen. 280 : 1.

Fig. 10. Querschnitt durch eine etwas ältere *Unio*-Larve. Nierenzellen abgesondert. 440 : 1.

Fig. 11. Desgl. Die Elemente für Herz und Pericard wachsen an den Enddarm heran. 280 : 1.

Fig. 12. Desgl., etwas älter. Die Zellen umwachsen den Enddarm. 440 : 1.

Fig. 13. Querschnitt durch eine etwas länger parasitierende *Unio*-Larve. Beginnende Herz- und Pericardbildung. 440 : 1.

Fig. 14. Desgl. Nicht ganz quergetroffen. 700 : 1.

## Tafel 14.

Fig. 15—17. Weitere Ausbildung von Herz und Pericard bei *Unio*. 700 : 1.

Fig. 18. Querschnitt durch eine nahezu reife Larve von *Unio*. Herz völlig ausgebildet. 440 : 1.

Fig. 19. Querschnitt durch ein ganz junges *Anodonta*-Glochidium um die erste Anlage von Herz, Pericard und Niere zu zeigen. 440 : 1.



Fig. 20. Desgl. durch eine soeben encystierte *Anodonta*-Larve. Die Nierenbläschen haben sich abgesondert. Die übrigen Zellen beginnen an den Enddarm heran und herum zu wachsen. 440 : 1.

Fig. 21. Desgl. Die Zellen für Herz und Pericard umgeben als Ring den Enddarm. 440 : 1.

Fig. 22. Querschnitt durch eine soeben freigewordene junge Najade von *Anodonta*. Der Ring um den Enddarm beginnt sich zu spalten. 700 : 1.

Fig. 23. Die Spaltung ist weiter fortgeschritten. 440 : 1.

Fig. 24. Querschnitt durch eine 4 Tage freilebende *Anodonta*-Najade. Herz ausgebildet, ebenso Niere und Visceralganglion. 440 : 1.

Fig. 25. Querschnitt durch eine erst kurze Zeit parasitierende *Unio*-Larve. Man sieht die Cerebralganglionanlagen. 440 : 1.

Fig. 26. Desgl. von einer *Anodonta*-Larve. 440 : 1.

#### Tafel 15.

Fig. 27. Querschnitt durch den hintern Teil einer einige Tage freilebenden *Unio*-Najade. Herz und Pericardbildung noch nicht ganz vollendet. 440 : 1.

Fig. 28. Anlage des Cerebralganglions bei einer *Margaritana*-Larve. 700 : 1.

Fig. 29. Querschnitt durch eine *Unio*-Larve. Anlage der Pedalganglien. 440 : 1.

Fig. 30. Desgl. von *Anodonta*. Man sieht die Anlage der Visceralganglien. 440 : 1.

Fig. 31. Desgl. von *Unio*. Pedalganglien haben sich losgelöst, Otocysten bilden sich. 320 : 1.

Fig. 32. Querschnitt durch eine längere Zeit freilebende Najade (12 Tage) von *Anodonta*. Man sieht die Pedalganglien mit den anliegenden Otocysten. 210 : 1.

Fig. 33. Querschnitt durch eine beinahe reife *Anodonta*-Larve. Erste Anlage der Mundlappen deutlich. 440 : 1.

Fig. 34. Desgl. von einer jungen *Anodonta*-Najade. Weitere Ausbildung der Mundlappen; Cerebralganglion deutlich. 280 : 1.

Fig. 35. Desgl. von einer 6—7 Wochen alten *Anodonta*-Najade mit noch weiter ausgebildeten Mundlappen. 280 : 1.

Fig. 36. Querschnitt durch die hintere Partie des Fußes mit Pedalganglion (im hintern Teile getroffen) und Byssusdrüsenanlage (*Anodonta*). 440 : 1.

Fig. 37. Querschnitt durch eine *Anodonta*-Najade. Man sieht den Nierenpericardialgang. 280 : 1.

Fig. 38. Schnitt aus derselben Gegend wie Fig. 37. 1120 : 1.

Fig. 39. Querschnitt durch eine *Anodonta*-Najade, der die Nieren-  
ausführungsgänge zeigt. 280 : 1.

Fig. 40. Schnitt durch die Leberlappen einer *Anodonta*-Najade.  
280 : 1.

Tafel 16.

Fig. 41. Querschnitt durch eine ca. 20 Tage freilebende *Unio*-Najade,  
um die Kiemen zu zeigen. 440 : 1.

Fig. 42. Querschnitt durch den hintern Teil des Fußes einer *Ano-  
donta*-Najade. Man sieht die Ausmündung der Byssusdrüse. 440 : 1.

Fig. 43. Desgl. durch den vordern Teil des Fußes. 440 : 1.

Fig. 44. Schnitt durch den Magen einer *Anodonta*-Larve mit erster  
Anlage des Krystallstielblindsackes. 440 : 1.

Fig. 45. Weiter ausgebildeter Krystallstielblindsack. 440 : 1.

Fig. 46. Querschnitt durch eine *Anodonta*-Larve mit vorderer Schließ-  
muskelanlage. 440 : 1.

Fig. 47. Desgl. durch den hintern Teil, um die Nierenbläschen und  
den noch wenig ausgebildeten hintern Muskel zu zeigen. Die Spaltung  
des Zellenringes um den Eddarm in Herz und Pericard ist nochmals  
deutlich zu sehen! 280 : 1.

Fig. 48. Desgl. Muskel und Nierenschläuche weiter ausgebildet.  
280 : 1.

Fig. 49—51. Totalbilder von verschiedenen alten *Anodonta*-Najaden.  
210 : 1.

---

Nachdruck verboten.  
Übersetzungsrecht vorbehalten.

# Sproßwachstum und Polypenknospung bei den Thecaphoren.

Studien zur Ontogenese und Phylogenese der Hydroiden.

Von

Dr. Alfred Kühn,

Assistent am Zoologischen Institut der Universität zu Freiburg i. B.

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität zu Freiburg i. B.  
und der Zoologischen Station zu Neapel.)

Mit Tafel 17–22 und 22 Abbildungen im Text.

---

## Inhalt.

Einleitung.

Spezieller Teil.

A. *Campanularidae*.

B. *Sertularidae*.

C. *Halcidae*.

D. *Plumularidae*.

Allgemeiner Teil.

A. Die Ausbildung der Thecaphorenstöcke und ihre Phylogenese.

B. Divergenz und Konvergenz.

## Einleitung.

Unter den Hydroiden findet die vegetative Vermehrung durch Knospung eine so mannigfache Ausgestaltung wie kaum in einer andern Tiergruppe. Während nur bei wenigen vereinzelt Formen aus den Knospen, die sich vom Muttertiere völlig ablösen, direkt neue Einzeltiere werden (*Hydra*, *Tiarella singularis* F. E. SCHULZE, 1876), ist bei den meisten aus der ursprünglichen lateralen Knospung die

Einrichtung eines dauernden, festen Verbandes, einer Koloniebildung, hervorgegangen, die zum Polymorphismus und Generationswechsel der Gruppe führte. Neben primitiver Koloniebildung durch basale Stolonen, von denen sich neue Einzelindividuen erheben, haben sich Verzweigungssysteme ausgebildet, in denen sich die laterale Knospung an einem aufrechten Stiele (Hydrocaulus) lokalisierte, der bei den Athecaten in immer weiterem Umfange zur gemeinsamen Grundlage der Kolonie wurde. So führte die Knospung zur Bildung einer neuen, komplexen Individualität, eines Tierstockes von bestimmter Architektur. Während nun bei den athecaten Hydroiden der Modus der Lateralknospung an einem dominierenden Endpolypen stets gewahrt bleibt und in ihren Stöcken das Einzelindividuum relativ selbständig hervortritt, hat bei den Thecaphoren eine Weiterentwicklung der Knospungsweise zu Cormen von komplizierterem Bau stattgefunden. WEISMANN (1883) und DRIESCH (1889—1891) haben sich mit der Tektonik dieser Hydroidenstöcke beschäftigt, und der letztere hat ihre Mannigfaltigkeit durch vergleichend-morphologische Betrachtung der Verzweigung auf ein einfaches Schema zurückgeführt, dem fast alle spätern Autoren gefolgt sind.

Seine Betrachtungen über die Stockausbildung bei Campanulariden, Sertulariden und Plumulariden haben zum ersten Male einen allgemeinen Einblick gewährt in das Verhältnis der Einzelpolypen zueinander, wie es bei diesen Familien im Gegensatze zu den Athecaten herrscht. Ontogenetische Untersuchungen über die betreffenden Formen lagen jedoch fast gar nicht vor. Und so haben sich DRIESCH'S „Knospungsgesetze“ durch eine schematische Anwendung des hier fluktuierenden „Personbegriffs“ und durch das Außerachtlassen der ontogenetischen Tatsachen, der eigentlichen „Knospung“ bei den abgeleiteten Formen, einfacher gestaltet, als dies den natürlichen Verhältnissen entspricht. Nun verspricht aber gerade die Untersuchung der Knospungsprozesse selbst einen tiefern Einblick in die allmähliche Entwicklung der Stockformen auseinander. Denn hier, an den Wachstumsvorgängen der beiden Leibesschichten der Polypenwand, mußte jede phylogenetische Umwandlung ansetzen.

Während eines Aufenthalts an der Zoologischen Station in Neapel begann ich die vorliegende Untersuchung über Sproßwachstum und Polypenknospung bei Vertretern der thecaphoren Familien der Campanulariden, Sertulariden, Haleciden und Plumulariden. Das meiste Material für die Bearbeitung und alle Beobachtungen am lebenden Objekt sammelte ich in Neapel.

Für all das liebenswürdige Entgegenkommen, das ich bei den Herren der Station fand, weiß ich ihnen verbindlichsten Dank. Einige Arten erhielt ich von Bergen (Norwegen) und von Port Erin (Isle of Man), für deren Konservierung ich Herrn Privatdozenten Dr. W. SCHLEIP und Herrn Dr. W. FRIES bestens danke.

Über die Untersuchungsmethode ist wenig zu bemerken. Soweit es dienlich war, habe ich die Entwicklungsvorgänge am Lebenden verfolgt, resp. die Bilder der Präparate mit den lebenden Tieren verglichen. Fixiert wurde mit Sublimat und Sublimat-Eisessig, häufig nach vorhergehender Betäubung durch Cocain.

Nach Einbettung in Paraffin oder meist Celloidin-Paraffin untersuchte ich Schnitte (5—15  $\mu$  dick), die nach den üblichen Methoden gefärbt waren. Totalpräparate ergaben besonders mit Hämalaun (P. MAYER) sehr schöne und durchsichtige Bilder.

In den Tafelfiguren, welche Schnitte wiedergeben, wurde fast immer das Ectoderm blau, das Entoderm gelb getönt. So konnte ich die Übersichtlichkeit der Abbildungen erhöhen, ohne in der Zeichnung schematisieren zu müssen.

## Spezieller Teil.

### A. Campanularidae.

Die Campanulariden stellen in bezug auf ihre vegetativen Stockteile eine recht einheitliche Gruppe dar. Verschiedenheiten im Bau der Einzelhydranthen, besonders der stets wohlentwickelten Hydrotheken, schaffen untergeordnete Gegensätze zwischen den einzelnen Gattungen. Vor allem die Stockentwicklung trägt einen gleichförmigen Charakter; überall, wo überhaupt verzweigte Schosse vorkommen, folgt sie demselben Schema, das von DRIESCH (1889) aufgezeigt wurde.

Mein Material umfaßte die Arten: *Obelia geniculata* LINN. (Neapel), *Obelia dichotoma* LINN. (Neapel), *Gonothyrea loveni* ALLM. (Bergen), *Campanularia flexuosa* HINCKS (Bergen), *Clytia johnstoni* ALDER (Neapel).

Das allgemeine Prinzip von Sproßwachstum und Verzweigung ist durch DRIESCH vollständig dargestellt worden. Der Campanularidenstock (DRIESCH's „Obeliatypus“) ist ein Fächelsymphodium. Diese charakteristische Stockform kommt dadurch zustande, daß dem aus der Planula hervorgehenden oder von der Hydrorhiza aufsteigenden Hydrocaulus des Campanulariapolypen die Fähigkeit zu relativ unbegrenztem Wachstum und der Hervor-

bringung stets neuer Knospungszone abgeht, wie sie den Stamm-  
polypen der Athecaten zukommt. Er besitzt nur eine Knospungs-  
region nahe unter dem Polypenköpfchen, über die hinaus ein späteres  
Längenwachstum nicht mehr stattfindet. Hier bringt er zunächst  
eine Knospe, die „Primärknospe“, hervor, welche, den Stamm-  
polypen überwachsend, wieder zu einem Hydrocaulus von bestimmter Länge  
mit einem Endpolypen und einer unter ihm gelegenen Knospungs-  
zone wird, die wieder, und diesmal auf der entgegengesetzten Seite,  
eine Primärknospe liefern kann. Die so in einer Ebene alternierenden  
Primärknospen bilden mit den Abschnitten ihrer Hydrocaulen, die  
vom Ursprungsort bis zur Abgangsstelle der nächsten Primärknospe  
reichen, den sympodialen „Hauptstamm“ des Stockes.

Die ganze Kolonie besteht also aus einer Anzahl von aufeinander-  
folgenden Polypen, von denen jeder durch Knospung vom vorher-  
gehenden aus entstanden ist. Wir nennen diese Einzelpersonen des  
Stockes, DRIESCH'S Terminologie folgend, „Primärpolypen“. Die  
kürzern, freien Stielabschnitte der Primärpolypen können von der-  
selben Knospungsregion aus, auf demselben Durchschnittskreis mit  
der das Sympodium fortsetzenden Primärknospe oder auf dem freien  
Stiel etwas distalwärts verschoben, noch weitere Knospen, „Sekundär-  
knospen“, hervorbringen, die auch, in Einzahl oder Mehrzahl,  
Geschlechtssprosse, Blastostyle, werden können. Der Ursprung der  
Sekundärknospen liegt bei den meisten Campanulariden um ungefähr  
90° der zylindrischen Stielperipherie entfernt von der primären  
Knospe, tritt also aus der Ebene des Hauptstammes, des „Primär-  
sympodiums“, heraus; selten liegt er auf der Gegenseite; nur bei  
*Campalaria conferta* HARTL. entstehen, nach HARTLAUB (1906/1907,  
p. 495), die „Sekundärknospen als Regel auf der der Primärknospe  
zugewandten Innenseite des freien Hydranthenstieles“, wachsen also  
in der Ebene des Primärsympodiums.

Die Sekundärknospen können entweder unverzweigte Einzel-  
hydranthen bleiben oder von ihrem Hydrocaulus eine Knospe bilden,  
die dann als seine „Primärknospe“ ein neues Sympodium, einen  
„Seitenast“ einleitet. Ist der aus einer Sekundärknospe hervor-  
gegangene Polyp im Verhältnis zum ihn hervorbringenden Polypen,  
der ein Teil des Hauptstammes ist, ein „Sekundärpolyp“, so ist er  
in dem neuen Sympodium so gut wie ein aus der Hydrorhiza auf-  
steigender Polyp, als „1. Primärpolyp“ zu bezeichnen. Der Ausdruck  
„Sekundärpolyp“ bezeichnet also nur das Verhältnis zu dem Mutter-  
polypen, was im Hinblick auf die verwickeltern Verhältnisse bei

andern Familien hier hervorgehoben sei. Die Ebene der Seitenzweige ist durch die Stellung der Sekundärknospe am freien Stiel des Hauptstammpolypen noch nicht bestimmt; sie wird erst durch die Lage der Primärknospe, die das neue Sympodium einleitet, festgelegt. Je nach ihr kann der Zweig in einer zur Hauptstammebene parallelen resp. wenig geneigten oder aber senkrechten Ebene sich entfalten. Solche Spezialitäten der höhern Verzweigungen sind für die Arten, bei denen sie sich finden, mehr oder weniger charakteristisch und bestimmen den mehr flächigen oder büscheligen Habitus ihrer Stöcke. Eine Abweichung von dem einfachen sympodialen Grundtypus der Stöcke findet sich aber nirgends. Haupt- und Nebentämme zeigen stets durchaus gleichen Aufbau. Uns sollen hier nur die vegetativen Stockteile beschäftigen; auf die verschiedene Ausbildung der Sexualsprosse gehen wir gar nicht ein.

An der Stockspitze geht das Knospen der Polypen meist in beschleunigtem Tempo vor sich (Textfig. A—C). Bevor am Ende einer Primärknospe sich der Hydranth fertig ausgebildet hat, beginnt an der Knospungszone unterhalb der Peridermrings die nächste Primärknospe hervorzuwachsen. Die Veränderungen an den Keimblättern der Körperwand entsprechen dabei völlig denen, welche SEELIGER (1894) und BRAEM (1894) für *Eudendrium* etc. beschrieben

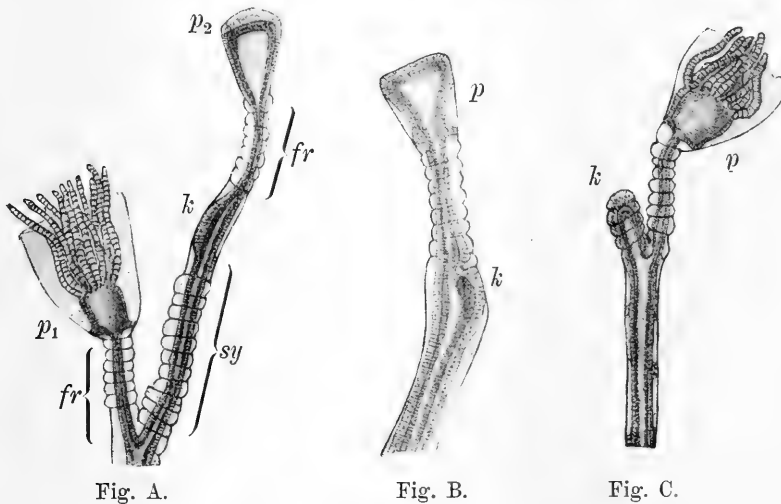


Fig. A.

Fig. B.

Fig. C.

Fig. A—C. Knospung an der Sproßspitze von *Obelia dichotoma*.  
 p, p<sub>1</sub>, p<sub>2</sub> Köpfehen der Primärpolypen. sy sympodialer, fr freier Stielabschnitt.  
 k letzte Primärknospe.

haben, so daß ich nicht näher auf sie einzugehen brauche. Das vorher vielfach von der Hülle abgehobene Ectoderm legt sich dicht an das Periderm an, das an der Knospungsstelle aufgelöst oder dünn gemacht wird. Zellwachstum und -vermehrung führt zu einer Wucherung des Ectoderms wie des Entoderms, und beide Schichten stülpen sich zur jungen Sproßanlage vor (Textabb. A—C k). Die junge Knospe wölbt ein dünnes Peridermhäutchen vor sich her und scheidet in ihrem Umfang neues Periderm in der Form der betreffenden Stammstelle aus. So werden zuerst die Ringe der Basis jedes neuen Stammgliedes abgeschieden (Textfig. C), dann der glatte Teil des „Internodiums“ und zuletzt die Ringzone unter dem Endhydranthen (Taf. 1, Fig. 1). An der wachsenden und formbildenden Sproßspitze sind die Zellen des Ectoderms sehr hochcylindrisch und plasma-reich, ab und zu trifft man Mitosen an. Hinter der Bildungszone wird das Ectoderm platt und hebt sich vom Periderm mehr oder weniger ab.

Am Ende des jungen Sprosses entsteht die Polypenknospe. Die allgemeinen äußern Umformungen, die zur Entfaltung des Polypen führen, wurden von ältern Autoren mehrfach abgebildet und beschrieben, so von ALLMAN (1871/1872, p. 68 ff., fig. 33). Über die feineren Veränderungen am Ectoderm und Entoderm der Knospe liegt meines Wissens nur eine kurze Mitteilung von A. BILLARD (1904b) vor, auf die wir zurückkommen. Die Sproßspitze schwillt unmittelbar über der Ringzone keulenförmig an (Fig. 2). Die hohen Ectodermzellen der Seitenwände scheiden die Hydrotheca ab. Auch die Entodermzellen sind noch cylindrisch und bilden ein einschichtiges Epithel. Einige von ihnen, mit dunkel gefärbten Granulationen erfüllt, Drüsenzellen oder Speicherungszellen, wölben sich ins Lumen der Gastralhöhle vor. Das distale Ende der Knospe plattet sich nach einem bestimmten Längenwachstum ab, und die Polypenanlage geht in die bekannte „Petschaftform“ über (Textfig. B und Taf. 17, Fig. 3). An der obern Kante der Seitenwände wird der Hydrothekenrand mit seiner spezifischen Liniatur (Zähnelung etc.) gebildet. Die Ectodermzellen der Polypenwand heben sich von der Hydrotheca ab. Nur an der Basis bleiben sie ringsum mit ihr in Verbindung durch einen Ectodermwall, der das Peridermdiaphragma ab-scheidet, auf dem später der Bauchteil des Hydranthen fest aufsitzt. Die Endplatte ist von einem dünnen Peridermhäutchen überzogen, das die später freien Hydrothekenränder jetzt noch verbindet. Rings am Rande der Endplatte entstehen nun die Tentakelanlagen. In



späteren Stadien hat sie BILLARD beobachtet, wenn sie den äußern Rand einer Furche bilden, die nach innen zu eine Kuppe, den zukünftigen Mundkegel, umgibt. In diesem Ringwulste sind die Tentakel als entodermale Zellenstränge einzeln angelegt; dann wölben sie sich auch äußerlich vor, indem der Randwulst sich zwischen den einzelnen Tentakelanlagen einsenkt, und so entsteht die gezähnelte Anlage des Tentakelringes.

Auch ich finde die ersten sichtbaren Anlagen der Tentakelbildung im Entoderm, zu einer Zeit, da das Ectoderm sich noch völlig indifferent verhält und von einer Hypostomvorwölbung auf der Endplatte noch nichts zu sehen ist (Fig. 4 u. 5). Die Bildung der entodermalen Tentakelknospen geht von ganz wenigen Zellen aus. Während vorher die entodermale Auskleidung der Polypenknospe überall aus einschichtig oder mindestens parallel angeordneten Cylinderzellen besteht, treten nun tangentielle Wände auf in einer Zellenreihe, die einen Kreis am äußern Rande der Endplatte bildet (Fig. 4). Die Zellen dieser Lage zeichnen sich durch größern Reichtum an feingranuliertem, dunkler tingierbarem Plasma aus. Einige Male fand ich auch Kerne in Teilungsfiguren hier. Ein Teil dieser Zellen rückt nun vom Lumen ab. Sie stellen die ersten Zellen des Tentakelentoderms dar, während die von ihnen nach innen zu liegenden die kontinuierliche Begrenzung der Gastralhöhle bilden. Die Tentakelbildungszellen in dieser kleinen Gruppe vermehren sich nun fortgesetzt und dringen in das Ectoderm vor (Fig. 5). Eine solche junge Tentakelknospe besteht noch nicht, wie später das Tentakelentoderm, aus einer Reihe von axialen Zellen, sondern aus einem im Umfange mehrreihigen Zellenkegel, der im Längsschnitt etwas an einen pflanzlichen Vegetationspunkt erinnert. Ob hier die Aufeinanderfolge der Teilungen eine ähnliche Regelmäßigkeit zeigt, wie dort die Anordnung der Wände sie bekundet, kann ich nicht angeben, da ich Mitosen nicht häufig genug fand und die Zellen nicht durch ein annähernd so starres Wandsystem voneinander getrennt sind wie bei botanischen Objekten. Die kleinen Entodermkegel wölben das Ectoderm allmählich in einen Randwulst vor und wachsen dann als isolierte Zähnchen weiter, während die Endplatte zwischen ihnen sich zum Mundkegel wölbt, wie dies von BILLARD bereits beschrieben wurde. Das Tentakelentoderm wird schon bald von der Auskleidung der Gastralhöhle durch eine anfänglich dünne, dann dickere Stützlamelle getrennt. In Fig. 6 hat sich die Hypostomkuppe von der Peridermdecke abgelöst. In der Lagerung der

Tentakelendodermzellen zeigt sich schon der Übergang zu der spätern geldrollenartigen, einreihigen Anordnung. Die anfänglich mehrreihigen Zellen keilen sich aneinander vorbei, so daß jede schon ziemlich den ganzen Durchmesser der Entodermsäule einnimmt; doch haben die meisten noch die Form eines Zylinderkeiles. Erst allmählich gleichen sich die Höhen auf beiden Seiten aus.

Die Ectodermzellen der Hypostomkuppe platten sich ab, und der Polyp ist nun im obern Umfange völlig von der Hydrotheca frei. Im Entoderm macht sich eine Differenzierung bemerkbar, in der sich schon das histologisch verschiedene Verhalten von Bauchteil und Hypostomabschnitt des ausgewachsenen Polypen ausspricht. Die Zellen des Bauchteiles sind breiter und wölben sich in die Gastralhöhle vor, während das Epithel der Hypostomkuppe sehr schmale, hohe Cylinderzellen von glatter Oberfläche zusammensetzen. Am Oralende der Kuppe haben sich Ectoderm und Entoderm schon merklich verdünnt; hier werden die beiden Blätter miteinander verlötet und die Mundöffnung bricht nach außen durch. Fig. 7 zeigt einen medianen Längsschnitt durch einen jungen Polypen von *Campanularia flexuosa*, der im wesentlichen fertig ausgebildet ist, doch noch etwas gewachsen wäre. Der Mundkegel (*mk*) ist gegen Fig. 6 sehr verlängert. Zufällig ist er gerade in zurückgezogenem Zustande fixiert; im Leben sieht man ihn trompetenartig vorgestreckt. Sein Entoderm zeigt hohe, dünne und plasmareiche Zellen, während die Zellen des Bauchteiles (*b*) vielfach gegen das Lumen aufgetrieben und von Granula dicht erfüllt sind. Die histologischen Differenzierungen der Polypenwand im einzelnen sollen uns hier natürlich nicht beschäftigen. An der Basis haftet der Polyp mit einem Wulst hoher Ectodermzellen am Diaphragma. Durch das Ectoderm hindurch ziehen starre Verbindungen, zapfenartige Verdickungen der Stützlamele (Fig. 7 *v*) zum Periderm, wodurch offenbar eine noch festere Verankerung des Polypen in der Hydrotheca erreicht wird. Sie werden bereits von LEVINSSEN (1895) und K. C. SCHNEIDER (1898) erwähnt.

Genau dieselbe Art der Polyphenentwicklung wie die hier zugrunde gelegten Formen (*Obelia dichotoma* und *geniculata*, *Gonothyræa loveni* und *Campanularia flexuosa*) zeigt auch *Clytia johnstoni*, deren Hydranthen sich von der Hydrorhiza erheben, ohne an ihrem Hydrocaulus eine Knospe hervorzubringen, also dauernd unverzweigt bleiben. Diese Art besitzt nur die einfache Koloniebildung durch basale Stolonen, wie sie unter den Athecaten in verschiedenen Familien vorkommt.

## B. Sertularidae.

Die Sertulariden gehören, besonders infolge von HARTLAUB'S schönem Revisionswerk (1901) für *Sertularella* und NUTTING'S groß-angelegtem Buch über die amerikanischen Sertulariden (1904), zu den systematisch am besten untersuchten Hydroiden. Sie stellen eine gegen die andern Hydroidenfamilien sehr gut abgegrenzte Gruppe dar. Der Habitus ihrer Stöcke divergiert zwar nach den verschiedensten Richtungen in so ausgiebiger Weise, wie das bei keiner andern Hydroidenfamilie der Fall ist, da neben einfachen unverästelten Primärsproßsystemen und solchen, deren Verästelung unregelmäßig in einer Ebene oder büschelig ist, andere stehen, deren Stöcke eine regelmäßige Fiederung zeigen, und ferner komplizierte Formen, bei denen bestimmte Krümmungen der Achse zu eigenartigen schraubig-fiedrigen Kolonien führen. Auch in der Polypenstellung an den Sproßteilen sind die mannigfachsten Möglichkeiten verwirklicht von regelmäßiger Alternanz in einer Ebene bis zu paarweiser Opposition und einreihiger oder vielreihiger Anordnung. Und doch ist die Einheitlichkeit der ganzen Gruppe eine so große, daß ein Autor, K. C. SCHNEIDER (1898), alle Formen der Familie nur als Arten einer einzigen Gattung *Sertularia* aufgefaßt sehen möchte. Die verschiedenen Stockformen stehen nicht unvermittelt nebeneinander, sondern die mannigfachsten Übergänge verbinden die einzelnen Typen. Es lassen sich Richtungen des phyletischen Entwicklungsganges sehen, die durch Aneinanderrücken der Polypen und Reduktion von Stielteilen zu immer mehr solidarisierten Stöcken führen.

Die Einzelpolypen sind stets ohne freie Stielabschnitte sitzend oder zum Teil in den Stamm eingelassen. Sie können sich in die Hydrotheca vollständig zurückziehen. Basal wird der Hydrothekenraum durch ein starkes, einseitig auf der adcaulinen Seite (Stammseite) ausgebildetes Diaphragma begrenzt. Die Hydrothekmündung ist durch einen für die Sertulariden charakteristischen Opercularapparat verschließbar, der im einzelnen verschieden ausgebildet ist. Die Proboscis der Polypen ist kürzer, als dies bei den Campanulariden der Fall ist. Histologisch unterscheidet sie sich wie bei diesen vom Bauchteile.

Mit der Architektur der verschiedenen Sertularidenstöcke haben sich verschiedene Autoren beschäftigt, ohne aber auf die Ontogenese der Kolonien näher einzugehen, so DRIESCH (1889) und SCHNEIDER

(1898); gelegentliche Bemerkungen finden sich hier und dort (vgl. HARTLAUB und NUTTING). Die entwicklungsgeschichtliche Untersuchung zeigt eine ebenso große Mannigfaltigkeit in der Stockontogenie, wie sie die fertigen Formen aufweisen. Indessen sie gewährt auch einen Einblick in die Verwandtschaft und Umgestaltung der Sertularidentypen. Wir werden versuchen, auch die ontogenetischen Verhältnisse der komplizierteren Sproßsysteme auf die einfachern Knospungsprozesse der primitiven Arten zurückzuführen.

Mir lagen folgende Sertulariden zur Untersuchung vor: *Sertularella polyzonias* LINN. (Neapel, Bergen), *Sertularella crassicaulis* HELLER (Neapel), *Diphasia pinaster* ELLIS et SOLANDER und *Diph. rosacea* LINN. (Port Erin), *Dynamena pumila* LINN. (Bergen), *Sertularia gracilis* HASSALL (Neapel), *Hydrallmania falcata* LINN. (Port Erin). Am einfachsten liegen ohne Zweifel die Verhältnisse bei der Gattung *Sertularella*, so sei mit ihrer Behandlung begonnen.

### *Sertularella.*

Die beiden Species *Sertularella polyzonias* L. und *Sert. crassicaulis* HELLER gehören der *rugosa-polyzonias*-Gruppe HARTLAUB's (Revis. 1901, p. 76 u. 88) an. Ich erhielt reiches Material im März und April in Neapel. Beide Arten haben einen aus 4 Plättchen bestehenden Opercularapparat, dessen Klappen zwischen den 4 Kelchzähnen stehen, an denen sie, wie an Angeln, stärker befestigt sind als an den dazwischen eingesenkten Randpartien. Die wie bei allen *Sertularella*-Arten alternierenden Polypen sind bei *Sert. polyzonias* schlank, etwa bis zur Hälfte mit dem Stamme verwachsen (Textfig. Da),

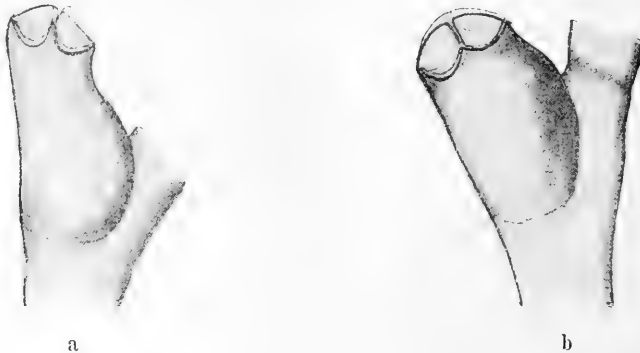


Fig. D.

Hydrotheken von *Sertularella polyzonias* (a) und von *Sertularella crassicaulis* (b).

bei *Sert. crassicaulis* kürzer, plumper und stehen nur mit einem Drittel etwa frei vom Stamme ab (Textfig. D b). Die Kelchzähne, bei ersterer Species stark und spitz, sind bei der zweiten zwar deutlich, aber flach. Bei beiden Arten, besonders *Sert. polyzonias*, stehen die Hydranthen nicht völlig lateral am Stamme, sondern wenden sich etwas nach der einen Seite des Stammes, der „Vorderseite“. Leicht unterscheidet sich *Sert. crassicaulis* von *Sert. polyzonias* durch die Polysiphonie, infolge deren der mächtige Stamm der erstern zustande kommt. Sie erstreckt sich weit hinauf auf alle größern Äste und beruht wie bei allen andern Sertulariden auf dem Abwärtswachsen von Stolonen, die, mindestens in der Mehrzahl, direkt unterhalb eines Hydranthen entspringend, den Stamm verstärken und in einem dichten Stolonenflechtwerk verhüllen (HARTLAUB). In der Verzweigungsart finde ich auch starke Unterschiede. *Sert. polyzonias*, deren Stämme nicht besonders hoch werden (vgl. HINCKS, 1868, tab. 46) gibt unregelmäßig



Fig. E.

a Sproß von *Sertularella polyzonias*. b Sproßteil aus der höhern Region von *Sertularella crassicaulis*. Bei gleicher Vergrößerung.

Äste annähernd unter einem rechten Winkel ab, die sich dann meist im weitem Verlaufe nach oben krümmen (Textfig. Ea). Diese unregelmäßige Verzweigungsart findet sich bei *Sert. crassicaulis* auch; aber bei den großen, oft 10—15 cm hohen, reich verästelten Kolonien nur in den basalen Teilen. Hier erscheint entweder der ganze polysiphone Stock geteilt, an dem ein Unterschied zwischen Hauptstamm und Ast durch das Röhrenwerk verwischt ist, oder es gehen einfache Zweige annähernd senkrecht ab. In höhern Regionen des Stammes und der schlanken Zweige fällt aber stets eine dichotome Verzweigung auf (Textfig. Eb), deren prinzipiell interessante Entstehung uns später beschäftigen soll.

Über den Sproßaufbau des *Sertularella*-Stockes kommt DRIESCH (1889) zu folgendem Ergebnis: „Die Bildung des Hauptstammes, wie überhaupt jede Primärknospensbildung, weicht bei *Sertularella* vom *Obelia*-Typus in keiner Weise ab.“ Das ist im Prinzip richtig. Der Hauptstamm stellt sich der vergleichend anatomischen Betrachtung dar als ein nach Art der Campanulariden gebautes Sympodium mit sitzenden Primärpolypen, d. h. Polypen, deren primäre Knospungszone unmittelbar unter dem Hydranthenkelch gelegen ist, so daß ein freier Stielabschnitt nicht mehr übrig bleibt. Und doch bedingt letzterer Umstand eine nicht unwesentliche Verschiebung des Knospungsprozesses in der Ontogenese, die schon darin zum Ausdruck kommt, daß der Kelch jedes Hydranthen mit einem Stammstück „verwachsen“ ist.

An der unversehrten Sproßspitze findet man stets Knospungsstadien des Endpolypen. Bevor der letzte Hydranth fertig ausgebildet ist, zeigt sich auf seiner „Dorsalseite“ die den Hauptstamm fortsetzende Knospe (Fig. 8). Ihr Anfangsteil erscheint mit dem Polypen verwachsen; ihr freies Ende wächst in einer schwachen Wendung vom Polypen weg und bildet den Peridermring, der das folgende „Internodium“ basal begrenzt (Fig. 9). Zunächst liegt das Ectoderm des Sprosses dem Periderm überall an; ist die Sproßlänge eine etwas bedeutendere geworden, so bleibt dies nur in der wachsenden Spitzenregion so. Nachdem etwa die Länge eines Internodiums erreicht ist, schwillt das Sproßende an; es bildet sich die Anlage des nächsten Polypen (Fig. 10). Aber schon in diesen Stadien beginnt die Vorbereitung zur Knospung des nächsten Sproßstückes, der Primärknospe, ehe noch der für die Bildung des Polypen bestimmte Endabschnitt ausgewachsen ist (Fig. 10 u. 13). Am untern Ende der kolbigen Anschwellung wuchern auf der dem vorher-

gehenden Polypen zugewandten Seite die Zellen des Ectoderms und Entoderms, und es entsteht zunächst unter dem Periderm eine Auswölbung der Wand, die sich bald als kleine Falte von der übrigen Anlage scheidet. Aus der einheitlichen Endknospe hat sich damit die Anlage des neuen Endpolypen und die seiner Primärknospe herausgegliedert. Wie Längsschnitte durch Stadien wie etwa das der Fig. 10 zeigen, wird entsprechend der Ectodermeinfaltung zwischen beiden Anlagen eine peridermale Wand ausgeschieden (Fig. 13 *w*). Beide Knospen wachsen nun weiter, die Falte wird tiefer, und die Primärknospe beginnt das Periderm vor sich herzuwölben und sich damit auch äußerlich abzuheben (Fig. 11, 12, 14). Die Hydranthenanlage streckt sich in die Länge und nimmt die Form der spätern Hydrotheca an, bei *Sert. polyzonias* die schlankere, etwas mehr flaschenförmige (Fig. 8), bei *Sert. crassicaulis* die plump becherförmige (Fig. 12).

So ist bei *Sertularella* die Primärknospenbildung mit der Bildung des Endpolypen einer sympodialen Person in engen Zusammenhang getreten, wie wir uns anschaulich machen können, wenn wir uns in Textfig. A u. B (*Obelia*) die Bildung der Knospe räumlich und zeitlich an den Polypen herangerückt denken. Dadurch ist die Einseitigkeit des Sertularidenpolypen bedingt; und so erklärt sich das Verwachsensein der Hydrotheca mit dem Stamm durch die gemeinsame Entstehung von Hydranth und Stammstück aus einer Anlage. Hier unterscheidet sich die Primärknospe nicht nur wie bei den Campanulariden durch ihre Bildungszeit und ihre Bedeutung für den Gesamtaufbau des Stockes von allen folgenden (sekundären) Knospen, sondern auch durch ihre Entstehung in engem Anschluß an ihren Stammpolypen. Dort ist sehr wohl ein Endpolyp ohne Knospe möglich, und bei vielen tritt eine Knospung, die von der Wucherungszone aus möglich ist, überhaupt nicht ein (z. B. bei vielen Sekundärpolypen). Hier ist mit der Bildung eines Polypen auch stets die Anlage einer Primärknospe verbunden; sie wird notwendig mitgebildet. Wird sie an einer normalen Entwicklung gehindert und hört das Wachstum aus irgendeinem Grunde mit einem Polypen auf, so finden wir doch immer neben ihm die Anlage der Knospe latent oder verkümmert, die zugleich mit ihm entstanden ist (z. B. in Fig. 19). In dieser engen Verknüpfung von Polypenentwicklung und Primärknospung liegt ein wesentlicher Unterschied zwischen den Campanula-

riden und *Sertularella*, die damit schon eine viel weitergehende Ausbildung der Stockbildung zeigt.

Verfolgen wir nun die Entwicklung der Polypenknospe weiter. Fig. 14 zeigt einen Längsschnitt durch ein dem Totalbilde in Fig. 12 entsprechendes Stadium von *Sert. crassicaulis*. Die Primärknospe hebt sich eben frei vom Polypen ab; es ist der Teil des Internodiums, mit dem die Hydrotheca verwachsen ist, fertig gebildet. Ihr Ectoderm ist hoch, im ebenfalls hochcylindrischen Entoderm finden sich viele kolbig aufgetriebene Zellen, die ins Lumen der Gastralhöhle hineinragen. Sie enthalten in ihrem Plasma eine derbe Granulation, Ballen einer mit Karmin oder Eosin stark rot färbaren Substanz. Vermutlich sind es Speicherungszellen, die in den Teilen, die stark wachsen sollen, Material für die Bildungsprozesse aufstapeln. In der Polypenanlage hat sich das Ectoderm der Wand in den untern Regionen abgeplattet und zum Teil schon vom Periderm abgehoben. Nur an der abcaulinen Seite hängt es stets etwa in der Mitte des Polypen durch eine dünne Ectoderm-lamelle (Fig. 14 *hl*) an der Hydrotheca fest. Der obere Rand des Polypen und die Endplatte werden noch von hohen Cylinderzellen gebildet; sie scheiden den Thekenrand und den Opercularapparat ab. Totalpräparate wie das der Fig. 12 zugrunde liegende zeigen, daß die Endplatte am Rande in 4 Gipfel ausläuft, die den spätern Kelchzähnen entsprechen, und zwischen ihnen sich pyramidenförmig gegen die Mitte zu erhebt. Schnitte zeigen, daß die Gestalt des peridermalen Verschlusses der Hydrotheca genau der Form des Ectoderms der Endplatte entspricht (Fig. 14—16). Die Dicke des Periderms nimmt nach dem Gipfel der Endplatte hin ab, und auf der Höhe sieht man einen deutlichen Kamm, eine kleine scharfe Falte des Periderms. Ein Vergleich verschieden orientierter Schnitte und Totalpräparate zeigt, daß diese Falte kreuzförmig, entsprechend den Kanten der Pyramide, über die Endplatte hinzieht und die Linien des spätern Aufspringens der Klappen bezeichnet. Die Klappen des Opercularapparats werden also getrennt auf den 4 Quadranten der Endplatte angelegt. Der obere Rand der Hydrotheca wird durch eine ringsum laufende Verdickung des Periderms, eine Randleiste, bezeichnet, die in diesen Stadien ausgebildet wird (Fig. 14, 15 *rl*).

Basal an der Grenze gegen den Hauptstamm ist die Hydranthenanlage durch einen ectodermalen Zellenwulst mit der Hydrotheca verbunden (Fig. 11, 12 u. 14). Hier wird das Diaphragma angelegt.



Seine Bildung schreitet von der adcaulinen gegen die abcaulinen Seite vor, auf den beiderseitigen lateralen Schnitten durch die Knospe der Fig. 14 ist es bereits getroffen. Eine Spur des Septums sehen wir auch auf Fig. 14, da der Schnitt etwas schief durch den Polypen gegangen ist. Auf den völlig medianen Schnitten der folgenden Figuren ist nichts davon zu sehen, da der Ectodermwulst und das Septum die abcauline Seite freilassen. Das fertige Septum umgreift den Polypenstiel halbmondförmig von der Stammseite her.

Noch eine weitere Anlage sehen wir in diesen Stadien: die Anfänge der Tentakelknospung. Die jungen Tentakelknospen stellen (Fig. 14) konische Vorwucherungen des Entoderms auf einem Kreise rings am Endplattenrande dar, ganz ähnlich wie wir sie bei den Campanulariden sahen. In der Folge (Fig. 15) wachsen sie im Ectoderm weiter vor nach der Mitte der Endplatte zu. Das Ectoderm faltet sich unter ihnen ein, doch seitlich grenzen sie sich zunächst noch nicht voneinander ab, wie aus tangentialen Schnitten hervorgeht; Fig. 16 zeigt einen solchen durch eine etwas ältere Knospe. Sie schieben sich in einer kontinuierlichen, nach der Mitte der Endplatte gerichteten Ectodermfalte vor, und sind daher am Totalpräparat noch nicht einzeln wahrnehmbar. Erst wenn sich dann der Polyp von der Deckplatte zurückzieht (Fig. 17), trennen sich die einzelnen Tentakelanlagen voneinander durch eine Durchtrennung des Ectoderms zwischen ihnen und wachsen für sich in die Länge. So erklärt es sich, daß HARTLAUB schreibt: „Mir scheint es, daß die Tentakel sich nicht durch Knospung, sondern durch einen eigentümlichen Differenzierungsprozeß in der Randzone der Endplatte anlegen“ (1901, p. 10). Doch ist die Tentakelbildung ganz homolog der für die Campanulariden beschriebenen, nur geht sie etwas versteckter vor sich, wohl infolge der veränderten Ausgestaltung des peridermalen Abschlusses der Theca. Bei den Campanulariden war hier nur ein dünnes Häutchen ausgeschieden, das sich leicht mit vorwölbt; hier wird ein bleibendes kompliziertes Deckelgebilde hergestellt, unter dem die Ausgestaltung des Mundendes des Polypen zunächst vor sich geht und mit dessen Ausscheidung die Ectodermzellen der Endplatte wohl noch beschäftigt sind, wenn in der Tiefe die entodermalen Tentakelknospen sich zu bilden beginnen. Das Entoderm der Endplatte, das vorher hoch und reich an aufgetriebenen, granulierten Zellen war, wie überall im Knospende, hat nun durch zahlreiche Teilungen und Verbrauch des Speichungsprodukts ein dichtes Cylinderepithel erhalten, aus dem die

Drüsenzellen geschwunden sind. Es macht sich schon der histologische Gegensatz zwischen dem Entoderm des Mundkegels und der übrigen Polypenwand geltend. Im Bauchteile bildet sich (Fig. 15, 17) an der abcaulinen Seite, etwa von der Mitte an nach unten, eine Ausstülpung der Polypenwand, die erste Anlage des abcaulinen Blindsackes, der für den *Sertularella*-Polypen charakteristisch ist. Die ectodermale Festheftung am Periderm ist an dieser Stelle nach wie vor zu sehen. Unterdessen löst sich, damit zusammenhängend, auch von den andern Seiten der Polypenwand ringsum eine feine Lamelle ab. So sieht man, wenn der Polyp sich zurückgezogen hat (Fig. 17), wie HARTLAUB (1901) beschreibt, „sein orales Ende in einer häutigen trichterförmigen Scheide stecken, die mit der Öffnung der Hydrothek verbunden ist“. Später reißt diese Lamelle häufig ein, doch nur selten ist am lebenden oder gut fixierten Polypen nur noch der abcauline Haftzipfel zu bemerken. Häufig ist die trichterförmige Haftlamelle noch am völlig entwickelten Polypen ganz erhalten (Fig. 18, 19). NUTTING (1904) beschreibt bei *Sertularen* „Retractoren“, „Protractoren“ und „Opercularmuskeln“. Als Protractoren bezeichnet er die Haftlamelle des Blindsackes, und ich glaube, daß die andern von ihm unter diesen Namen aufgeführten Verbindungen von Polyp und Hydrotheca der erwähnten Haftlamelle resp. einzelnen noch erhaltenen Zipfeln von ihr, nach Bau und Funktion entsprechen. Ob sie eine Funktion als Muskelbänder besitzen, kann ich nicht entscheiden. Jedenfalls handelt es sich nicht um einzelne, an bestimmten Stellen entspringende und ansetzende Muskelstränge. Darüber kann ein Totalpräparat leicht täuschen, während ein Schnitt Struktur und Verteilung deutlich zeigt. Muskelfasern habe ich in den Außenectoderm lamellen nicht finden können.

Über die histologische Differenzierung des Polypenkörpers sei noch einiges bemerkt (Fig. 17—19). In dem ziemlich hohen Epithel der Tentakel werden Nesselkapseln von sehr schlanker Form gebildet. Das Ectoderm der Polypenwand ist durchgängig niedriger geworden, nachdem es sich von der fertig gebildeten Hydrotheca zurückgezogen hat. Die Zellen sind kubisch oder niedrig cylindrisch, ein außerordentlich dünnes Plattenepithel überzieht den abcaulinen Blindsack, der besonders am zurückgezogenen Polypen stark hervortritt (Fig. 19). Das Entoderm ist ebenfalls sehr niedrig in der Außenwand des Blindsackes. Das secernierende und resorbierende Epithel ist besonders in der mittlern und untern Hälfte des Polypen mächtig entwickelt und springt besonders beim retrahierten Polypen

infolge der starken Verkürzung der Wand in mächtigen Wülsten in die Gastralhöhle vor. Die Höhe der Entodermzellen nimmt gegen die Tentakelbasis hin ab. Die Proboscis nimmt nach dem Durchbruch des Mundes (Fig. 17) ihre endgültige Gestalt an. In zusammengezogenem Zustand fand ich sie konisch; ausgestreckt fixiert und am lebenden Tiere sah ich sie oft, übereinstimmend mit HARTLAUB, trichterförmig oder etwas trompetenförmig nach außen umgeschlagen. Ihr Entoderm fällt auf durch dichte Beschaffenheit des Zellplasmas und die stark ausgebildete Ringmuskulatur, die an der Basis der Zellen der Stützlamelle aufgelagert ist (Fig. 18 u. 19).

Eine reichere Gliederung erfährt der *Sertularella*-Stock durch die Bildung sekundärer Sympodien.

Sekundäre Knospen entspringen im selben Durchschnittskreise wie die Primärknospen, und zwar, nach DRIESCH (1889, p. 13) „um  $180^{\circ}$  vom Ursprung der Primärknospe entfernt, also vis-à-vis denselben“, unmittelbar unter einem Stammpolypen (Textfig. Fa u. b).

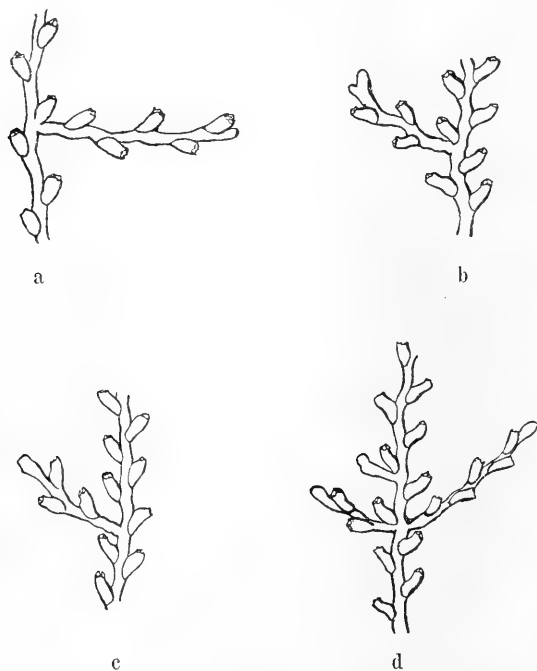


Fig. F. Sekundärknospung.

a bei *Sertularella crassicaulis*, b, c, d bei *Sertularella polyzonias*.

Doch ist das letzte bei den mir vorliegenden Formen nicht allgemein gültig. Nicht nur unter einem Stammpolypen, sondern auch auf der gegenüberliegenden Stammseite können im selben Durchschnittskreise Sekundärknospen entstehen (Textfig. Ec), also auf der Seite des primären Schosses, an dem Orte, wo DRIESCH nur Blastostyle fand. Am besten werden die verschiedenen Möglichkeiten dadurch illustriert, daß bei üppig wachsenden und reichverzweigten Stöcken von *Sert. polyzonias* nicht selten von der Knospungszone eines Sympodialpolypen aus nach beiden Seiten Zweige ausgewachsen sind (Textfig. Fd). Auch Alternanz der Zweige ist bei *Sert. polyzonias* keine strenge Regel (Textfig. Ea).

Die Sproßspitze der jungen Sekundärknospe verhält sich genau wie ein von der Hydrorhiza aufsprossender junger Hydrocaulus von *Sertularella*, d. h. es bildet sich am Ende eine erste Polypenanlage und daneben eine den Sproß fortsetzende Primärknospe (genau wie in Fig. 10 ff.). So hat hier die bei den Campanulariden gebrauchte Bezeichnung „Sekundärpolyp“ keinen rechten Sinn, da niemals ein Einzelpolyp aus der Sekundärknospe werden kann, sondern notwendig die Anlage zu einem neuen Sympodium, indem gleichzeitig der erste Primärpolyp des Seitenzweiges und die Sproßfortsetzung gebildet wird. Wir bezeichnen daher die Sekundärknospe hier von vornherein als „Seitenzweigknospe“. Die Richtung der ersten Polypen nach oben oder unten ist — entgegen DRIESCH'S Angaben — nicht bestimmt festgelegt, wie ein Vergleich der auf Textfig. F wiedergegebenen Stämmchen zeigt.

Die jungen Seitenzweige liegen stets in der Ebene des Hauptsympodiums und schauen mit ihrer „Vorderseite“ in gleicher Richtung wie dieses. Später biegen sie sich oft aufwärts, und die Vorderseite ihrer ältern Teile wendet sich dem Hauptstamme zu.

Im Gegensatz zu dem unregelmäßigen Verzweigungsbilde, das *Sert. polyzonias* bietet, zeigen alle ältern Kolonien von *Sert. crassicaulis* neben einer gleichen, unregelmäßigen, einelnigen Verzweigung in den basalen Teilen der Stämme eine regelmäßige Aufteilung der Stämme und Zweige in den höhern Regionen, die einen dominierenden Hauptstamm völlig verschwinden läßt und als mehr oder weniger gesetzmäßige Dichotomie erscheint. Nicht einer der Sprosse setzt den Hauptstamm fort, sondern dieser erscheint in 2 gleichwertige Äste gespalten. Dieser Eindruck wird nicht nur dadurch hervorgerufen, daß beide gleichstark sind und häufig an beiden die Anzahl der Hydranthen bis zum Sproßende oder bis zur

nächsten Gabelung dieselbe ist, sondern auch dadurch, daß keiner der beiden Äste in der Längsrichtung oder auch nur in der Ebene des vorhergehenden Stammstückes weiter wächst; beide bilden einen Winkel mit der Sproßlängsachse, und ihre Ebene ist gegen die alte Stammebene etwa um denselben Betrag geneigt, so daß sie annähernd in zwei zur ursprünglichen senkrechten Ebenen wachsen (Textfig. E u. Gc).

Dieses Verhalten erscheint auf den ersten Blick recht fremdartig; denn bei der Knospungsart der *Sertularella* ist eine doppelte Primärknospenbildung an dem betreffenden, immer etwas an die Rückseite des Stammes verlagerten Polypen (Textfig. Gc p<sub>3</sub>) nicht anzunehmen. Die Untersuchung der Bildung dieser Gabelung zeigt, daß zwar in der Tat 2 Äste sich gleichzeitig anlegen und in entsprechender Weise weiter wachsen (Textfig. G). Aber ihrer ersten Anlage nach sind sie doch verschieden. Der eine ist eine Primärknospe, die ganz entsprechend einer normalen Primärknospe entsteht, der andere ist eine Sekundärknospe. Sonst tritt bei *Sertularella* die Vorwölbung einer Sekundärknospe erst viel später auf, wenn der betreffende Endpolyp längst fertig gebildet ist und dessen Primärknospe das Sympodium schon fortgesetzt hat. Hier aber ist die Bildung einer sekundären Knospe, die ja räumlich immer in nächster Nähe der primären vor sich geht, auch zeitlich an die der letztern herangerückt. Dieses Verhalten ist bei *Sert. crassicaulis* (und vielleicht noch mancher andern Art, bei der die Systematik eine „dichotome Verzweigung“ erwähnt?) phylogenetisch fixiert worden und hat zu einer Beschleunigung und Bereicherung der Stockverzweigung geführt. Textfig. G veranschaulicht diesen Verzweigungsprozeß.

In dem beschriebenen engen Zusammenhange mit der Polypenanlage entsteht auf der Seite des vorhergehenden Polypen eine Primärknospenanlage (Textfig. Ga pr). Gleichzeitig bildet sich aber auch noch eine zweite Knospenanlage. Sie wölbt sich dicht am Polypen unmittelbar unter dem Diaphragmawulst (*di*) auf der Vorderseite des Stockes vor (*s*). Mit dem weitem Vorsprossen beider Anlagen tritt in der Knospungsregion eine Drehung ein, welche den Stammpolypen etwas nach hinten schiebt, so daß er nun mit seinem dorsalen (adcaulinen) Randzahne in der Mitte zwischen den beiden jungen Sprossen hindurchsieht (Fig. G b). Der Stammpolyp ist damit gegen die Rückseite des Stöckchens verlagert, und die jungen Sproßknospen stehen beide in einem Winkel von der Längsachse des Stammes nach vorn und der Seite ab. Ihr weiteres Wachstum ist

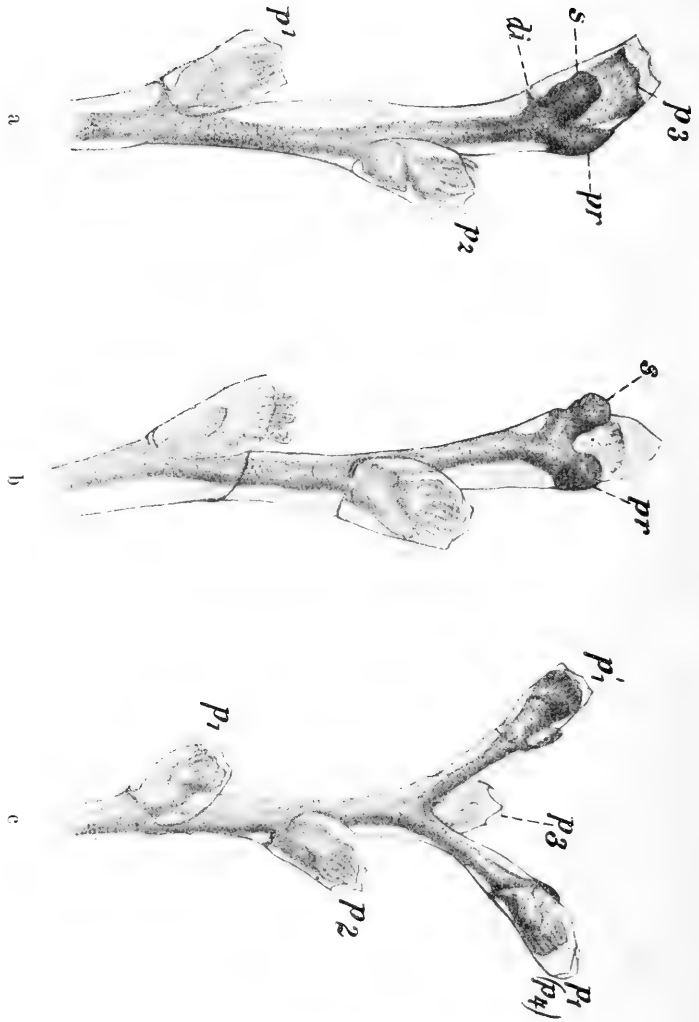


Fig. G. Dichotomie bei *Sertularia crassicaulis*.  
 $p_1$ — $p_2$  Primärpolypen des Stammes.  $p_1'$  erste Primärpolypen der Äste, ( $p_2'$ ) der dem nächsten Hauptstammpolypen entsprechende.  $pr$  Primärknospe.  $s$  Sekundärknospe.  $di$  Diaphragma von  $p_3$ .

gleich, und nur aus der Stellung der vorhergehenden Hydranthen läßt sich noch bestimmen, welcher der Sprößlinge einem Primärpolypen gleichzuachten ist ( $p_4$ ). Diese Bildung stellt so ein sekundär erworbenes „Dichasium“ dar. Die Ebene der Dichasienzweige wird im Folgenden bestimmt durch die Entwicklung eines Polypen am Sproßende. Die Wendung, welche dabei vom Sproßende ausgeführt wird, ist bei beiden dieselbe, nämlich nach vorn, hinweg von dem

Stammopolypen ( $p_3$ ), so daß die Alternanz der aufeinanderfolgenden Knospen hier in beiden das Sympodium dichasial fortsetzenden Ästen gewahrt wird.

### *Diphasia.*

Von der Gattung *Diphasia* standen mir 2 Arten von Port Erin zur Verfügung: *Diphasia pinaster* ELLIS et SOLANDER und *Diphasia rosacea* LINN. *Diphasia rosacea* (vgl. HINCKS, 1868 und NUTTING, 1904) hat zarte kleine Stöckchen mit unregelmäßiger Verzweigung. Der Hauptstamm zeichnet sich nicht durch Dicke vor den Zweigen aus. Die röhrenförmigen langen Hydrotheken stehen mit ihrem freien Endabschnitte fast rechtwinklig vom Stamme ab (Textfig. Ha, Fig. 20). Ihr Rand ist adcaulin tiefer eingeschnitten als im übrigen

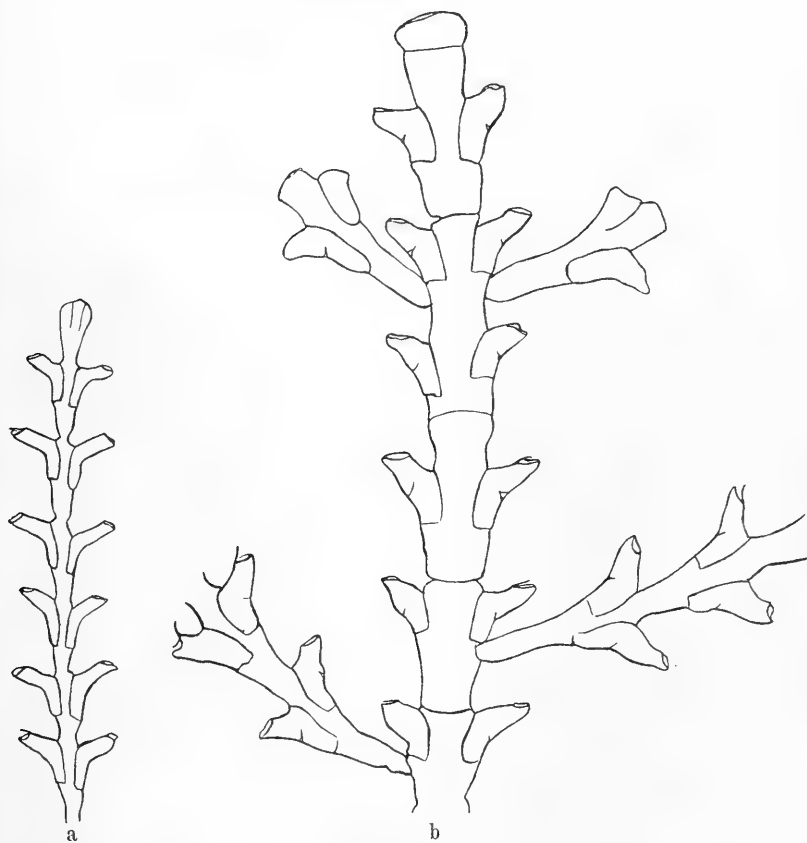


Fig. H.

a *Diphasia rosacea*, b *Diphasia pinaster*, Stämmchen bei gleicher Vergrößerung.

Umfang. Hier sitzt, wie bei allen Diphasien, das einklappige Operculum. Die Hydranthen sitzen ziemlich genau lateral mit geringer Betonung einer Vorderseite des Stockes. Bei der beträchtlich größern *Diphasia pinaster* (vgl. HINCKS, 1868) ist der Hauptstamm viel stärker als die Zweige, die als ziemlich regelmäßig alternierende Fiedern an ihm lateral ansitzen und selbst selten noch weiter verzweigt sind (Textfig. Hb). Die Hydrotheken zeigen im Gegensatz zu *Diph. rosacea* eine eigentümliche Besonderheit (Fig. 21). Während dort die Kelchwände bis zur Öffnung glatt und von gleichmäßiger Dicke sind, findet sich bei *Diph. pinaster* an der Abbiegungsstelle der Hydrothekenröhre aus der Stammrichtung an der Außenseite eine starke Peridermverdickung, eine Leiste, die mit nach oben umgebogenem Rande in das Innere der Hydrotheca vorspringt. Sie zeigt sich außen durch eine Furche an, die HINCKS als für die Art charakteristisch erwähnt.

Über die Bedeutung dieser Wandleiste läßt sich nichts Bestimmtes sagen. Vielleicht dient sie durch Verengung des Zuges von außen zusammen mit dem Operculum als Schutz für den zurückgezogenen Polypen. In der Hydrotheca zieht sich von der Basis her bis etwa zur Mitte ein Belag platter Ectodermzellen hinauf. Manchmal sieht man auch an verschiedenen Stellen der Polypenwand eine lockere Ectodermverbindung mit der Hydrotheca.

Über den histologischen Bau der Polypenwand, der bei den beiden Diphasien übereinstimmt, sei zum Unterschied von *Sertularella* einiges bemerkt (Fig. 21). Ein Blindsack fehlt vollständig. Das Ectoderm ist niedrig. Im Entoderm folgen auf die mäßig hohen Cylinderzellen im untern Teile hohe, in die Gastralhöhle sich vorwölbende Zellen, die sich bis zur Ansatzzone der Tentakel erstrecken. Die Proboscis zeigt gleiche Struktur wie bei *Sertularella*.

Die Stellung der Polypen am Stamme charakterisiert sich dadurch, daß hier immer 2 Hydranthen auf annähernd gleicher Höhe am Stamme stehen. Diese paarige Gegenüberstellung der Hydranthen ist mit DRIESCH durch Knospenverschiebung zu erklären (1889, p. 26f.): „Es ist nun im Laufe der phylogenetischen Entwicklung der Stiel der jüngeren Person reduciert, ferner aber ist die Entstehung der von letzterer erzeugten primären Knospe örtlich und zeitlich mit der ihrigen vereinigt worden.“ Übergänge nach der Seite des *Sertularella*-Baues mit alternierenden Polypen finden sich in mehreren *Diaphasia*-Arten, bei denen die Stielteile abwechselnd etwas verkürzt sind; aber auch bei Formen mit so ausgesprochen paar-



weiser Gegenüberstellung der Hydranthen wie *Diph. rosacea* und *pinaster* finden wir in der Ontogenese deutlich den Anschluß an Formen mit *Sertularella*-artigem Wachstum. Ein Blick auf Textfig. H zeigt, daß die Hydrotheken nicht immer völlig auf gleicher Höhe stehen. Ein solch abweichendes Verhalten finden wir besonders nach der Basis der Stöcke und der Zweige zu, während in den höhern Regionen jedes Sprosses nach einer Anzahl von Hydranthenfolgen immer mehr die exakte Gegenständigkeit auftritt. Dementsprechend ist auch die Entstehung der Polypenköpfchen an der Sproßspitze etwas verschieden, und die ersten Polypenfolgen eines Sprosses führen uns den Übergang von einem phylogenetisch ursprünglicheren zu einem abgeleiteten Knospungstypus vor Augen.

Zuerst sei die für unsere beiden Diphasien typische Art des Sproßwachstums mit gleichzeitiger Bildung von zwei Hydranthenknospen betrachtet (Fig. 22—25). Zwischen zwei noch nicht fertig entwickelten Polypen erhebt sich die Sproßspitze. Nachdem sie ein Stück weit vorgewachsen ist, bildet sich an ihr die tiefe Peridermfalte aus, die, von vorn unten nach hinten oben verlaufend, die Internodien voneinander trennt. Dann verbreitert sich die weiter wachsende Sproßspitze (Fig. 22) und nimmt allmählich etwa Fächerform an. Lange bevor die Spitzenanlage Länge und Umfang eines Internodiums erreicht hat, zeigen sich auf der Dorsal- und Ventralseite rechts und links von der Medianlinie, etwas unterhalb vom Scheitel, Furchen. Das Ectoderm schneidet mit einer zweiblättrigen Einfaltung in die Tiefe. Die Ectoderm-lamellen sondern eine Peridermscheidewand zwischen sich ab, die vorn und hinten auf der äußern Perisarcröhre nach innen in je zwei Längsleisten vorspringt. Nach der Spitze zu verstreichen die Furchen, proximal schneiden sie am tiefsten ein; der Sproßscheitel wächst einheitlich fort. Im Innern buchten die Ectodermfalten mit den von ihnen ausgeschiedenen Peridermleisten auch das Entoderm in entsprechenden Rinnen ein, und der Entodermschlauch teilt sich entlang diesen 3 Längsfurchen in 3 Portionen. Zwischen ihnen vereinigen sich proximal die Ectodermfalten von dorsal und ventral, und im proximalen Teile wird nun eine völlig durchgreifende Peridermscheidewand zwischen den seitlichen und der mittlern Entoderm-röhre gebildet (Fig. 24). Die Falten wachsen nun gegen die Sproßspitze zu immer weiter vor, bis sie zuletzt das bisher einheitliche Ectoderm des Scheitels erreichen, und nun teilen die zwischen beiden Ectodermblättern ausgeschiedenen Peridermwände auch die Spitze

völlig in 3 Anlagen, die seitlichen Polypenanlagen und eine mittlere, die den Sproß fortsetzt (Fig. 25). Alle 3 heben sich nun getrennt ab, die Spitzenanlage wächst gerade vorwärts; die Hydranthenknospen wenden sich nach außen und bilden den vom Stamme abstehenden Teil der Hydrotheca.

Dieser Entwicklungsmodus zeigt eine völlige Anpassung an die paarweise Entstehung der Hydranthen. Während bei *Sertularella* die Stammfortsetzung noch deutlich als Primärknospe an der sich ausbildenden Polypenanlage auftrat, ist hier das sympodiale Wachstum völlig abgeändert. Aus der gerade fortwachsenden Sproßspitze gliedern sich gleichzeitig 3 Anlagen heraus, die dann zu getrennten Knospen werden. Wir wollen die mediane, den Sproß fortsetzende als „Achsenknospe“, die lateralen als „Stammpolypenknospen“ bezeichnen. Sie sind den Polypenköpfchen der Primärpolypen der *Sertularella* und auch der Campanulariden homolog.

Einfacher ist das Spitzenwachstum in den basalen Teilen eines Sprosses, sei es ein von der Hydrorhiza sich erhebendes Stämmchen oder ein Seitenast, wo die Hydranthen noch nicht die strenge Gegenüberstellung einnehmen, sondern in der Höhe gegeneinander verschoben sind. Hier sind dann, wie bei phylogenetisch ursprünglicheren Arten, die an einem Internodium stehenden Polypen verschieden alt, und man erkennt deutlich, daß der „*Diphasia*-Typus“ durch Verkürzung jedes zweiten Internodiums und durch Zusammenrücken je zweier benachbarter Hydranthenknospen entstanden ist. Die Figg. 26, 27 geben diese Knospungsverhältnisse wieder. Es tritt hier an der verbreiterten Sproßspitze zuerst nur eine Furche etwas seitlich von der Mitte auf (Fig. 26). Genau wie in dem zuerst besprochenen Falle des Spitzenwachstums von *Diphasia* senken sich die Ectodermfalten ein, und die Peridermscheidewand bildet sich zuerst proximal aus.

Eine laterale Entodermpartie wird abgetrennt, und aus der einheitlichen Sproßspitze wird eine Stammpolypenknospe abgegliedert. Unterdessen bildet sich auch auf der gegenüberliegenden Seite an dem Sproß weiter gegen den Scheitel zu eine Falte. Während dann die ältere Anlage schon frei vom Stamme abwächst und basal das Diaphragma bildet, wächst die den Stamm fortsetzende Sproßspitze weiter, und die jüngere Hydranthenknospe der andern Seite gliedert sich ab (Fig. 27).

Diese Art der Knospenbildung an der Sproßspitze führt zu einer ähnlichen Polypenstellung, wie sie bei *Sertularella* vorliegt, unter-

scheidet sich aber dadurch doch sehr wesentlich von ihr, daß der weiterwachsende Sproß nicht mehr wie dort als frühe Knospe an der Anlage des Endpolypen entsteht, sondern daß die Wachstumsregion des Stammes an die Sproßspitze gerückt ist. Bei *Diphasia* differenzieren sich aus einer gerade fortwachsenden Sproßspitze Polypenanlage und Sproßfortsetzung heraus. Ein terminaler „Vegetationspunkt“ spaltet sich in „Stammpolypenknospe“ und „Achsenknospe“.

Die Beobachtung, daß die basalen Teile eines Stockes in ihrer Polypenstellung einem phylogenetisch ältern Typus folgen, hat DRIESCH an verschiedenen Formen gemacht, so z. B. auch bei *Sertularia secunda* MENGH., wo „am Beginn der Seitenzweige die Knospenfolge häufig durchaus wie bei *Sertularella* ist“, während später eine Gegenüberstellung der Polypen wie bei unsern Diphasiën eintritt. Er bezeichnet diese Erscheinungsreihe als „biogenetisches Gesetz für Stöcke oder cormogenetisches Gesetz“, zum Unterschiede von dem allgemeinen „biogenetischen Gesetz“. Während das letztere ja ein Auftreten von phyletischen Entwicklungsstadien in aufeinanderfolgenden Phasen der Ontogenese eines und desselben Geschöpfes bezeichnet, so handelt es sich in unserm eigentümlichen Falle, der sich bei den Hydroidenstöcken noch oft findet, um eine verschiedene Ausbildung nacheinander entstehender Teile eines Organismus (des Stockes) oder um aufeinanderfolgende, durch Knospung entstehende, einander gleichwertige Einzelpersonen. Übrigens sind hier starke individuelle Schwankungen vorhanden. Verschiedene Zweige und Stämme zeigen in ihren basalen Teilen diese phylogenetische Reminiszenz in verschieden starkem Maße. Nie jedoch sah ich sie außer der Reihe auftreten, d. h. in einer höhern Region, nachdem vorher schon opponierte Hydranthen gebildet worden waren.

Neben Diphasiën mit „subalternierter“ Polypenstellung (z. B. *Diphasia corniculata* MURRAY, *Diph. pulchra* NUTTING) und solchen mit paarweise opponierten, lateral stehenden Hydranthen, für deren Sproßwachstum unsere beiden Arten ein Bild gaben, kommen auch Arten vor, deren Hydranthen auf die Vorderseite des Stammes gerückt sind und hier fast in voller Länge sich berühren (*Diph. digitalis* BUSK u. a. m.). Eine solche Art stand mir zur Untersuchung nicht zur Verfügung. Jedenfalls hat das Spitzenwachstum eine entsprechende Modifikation erfahren, wahrscheinlich in ähnlicher Weise, wie

wir dies bei einer analogen Polypenstellung in einer andern Formenreihe, bei *Sertularia gracilis*, finden werden.

In der Polypenentwicklung sind prinzipielle Verschiedenheiten gegenüber *Sertularella* nicht zu verzeichnen. Der Deckel, welcher im ausgebildeten Zustande am adcaulinen Rande ansitzt, wird von der ganzen Endplatte abgeschieden. Die längere abcauline Randhälfte wird von einem mächtigen Randwall sehr langer Ectodermzellen gebildet (Fig. 28). Die Tentakelentodermknospen entstehen, wie immer, am Rande der Endplatte. Von Interesse ist es, zu sehen, wie auch hier die jungen Tentakelanlagen den zur Verfügung stehenden Platz ausnützen müssen. Die Entodermssäulen der abcaulinen Seite wachsen gerade vorwärts in den hohen Randwall von Ectodermzellen hinein und heben sich dann einzeln auf seiner Innenseite heraus (Fig. 28). Am abcaulinen Rande finden sie den gleichen Platz für ihre Entfaltung nicht vor. Sie wenden sich nach der Endplatte zu und schieben zunächst eine Ectodermfalte vor sich her. Dann wachsen sie frei und seitlich ectodermal voneinander abgegrenzt unter der peridermalen Deckplatte vorwärts.

Sehr oft findet man bei ältern Hydranthen, die von der Sproßspitze ziemlich weit entfernt sind, einen zweiten, manchmal noch dritten und vierten Deckel wesentlich tiefer in der Hydrotheca. Es ist dies eine Folgeerscheinung der Polypenregeneration. Ich fand häufig Regenerationsstadien aller Stufen in meinem Material. Offenbar wird stets bei der Regeneration von Polypen mit Operculum auch ein neuer Hydrothekenabschluß hergestellt, doch geschieht dies hier meist auf andere Weise als bei *Sertularella*. Dort wächst die Knospe, die sich aus dem Regenerationsstumpf des Polypen entwickelt, wie LEVINSÉN (1892) eingehend beschreibt, über den alten Rand der Hydrotheca hinaus und bildet nach Ansatz eines kurzen peridermalen Zusatzringes an den Glockenrand einen neuen Deckelapparat; und das kann sich mehrmals wiederholen. Dieser Regenerationsmodus kommt auch bei *Diphasia* vor (NUTTING, 1904). Ich fand ihn aber viel seltner als einen andern, dem die oben beschriebenen Bilder ihre Entstehung verdanken (Textfig. Ja—d). Die Regenerationsknospe ist wesentlich kürzer als die Hydrotheca. Nachdem sie in Keulenform ein Stück weit vorgewachsen ist, bildet sich am Ende eine Abflachung, die mit den Rändern an die Hydrotheca herantritt (Textfig. Jc). Diese neue Endplatte scheidet einen neuen Deckel ab. An der adcaulinen Wand wird eine kleine Leiste auf die Hydrotheca aufgesetzt, an der der Regenerationsdeckel ansitzt. Am

Rande der Endplatte entstehen die Tentakelanlagen, und es entwickelt sich ein Polyp, der heranwächst und, nachdem er den zweiten Deckel geöffnet hat, bald nicht mehr kleiner ist als der ursprüngliche.

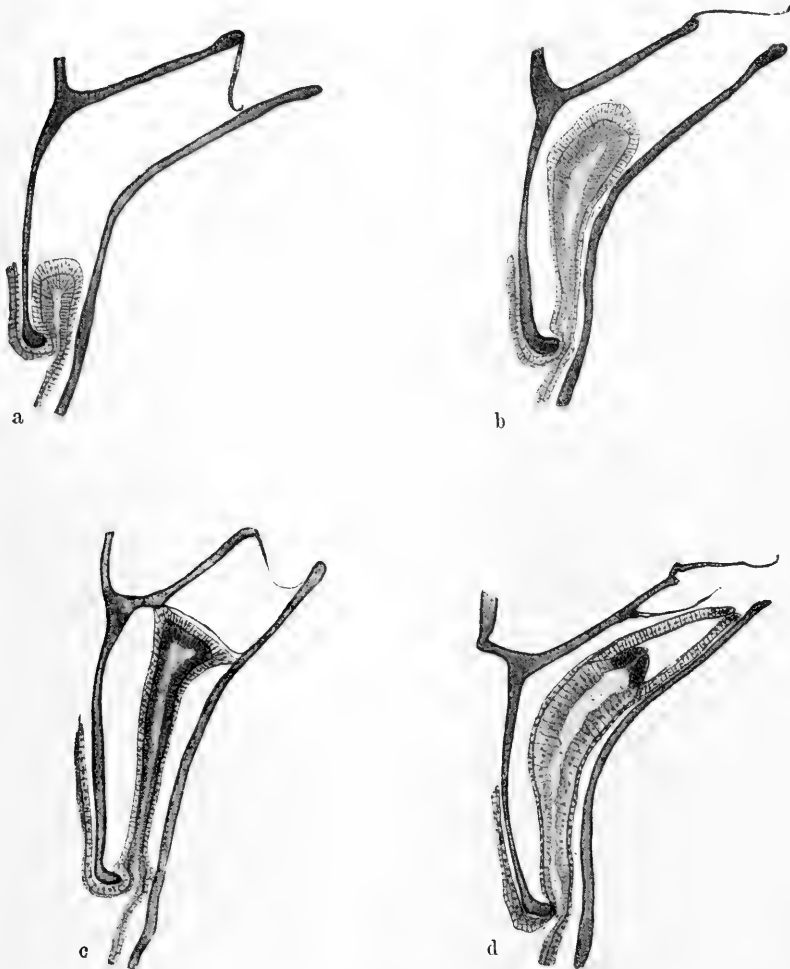


Fig. J.

Optische Längsschnitte durch 4 Hydranthen von *Diphasia rosacea* in verschiedenen Stadien der Regeneration.

Die Sekundärsprosse entstehen bei *Diphasia* auf ganz gleiche Weise wie bei *Sertularella*. An der Basis eines Stamm-

hydranthen, dicht unter dem Diaphragma, meist nicht ganz lateral, sondern etwas gegen die Vorderseite zu, wölben sich die Seitenzweignospen vor (Textfig. Hb). Einige Arten der Gattung zeigen eine ziemlich unregelmäßige Verzweigung nach Art der Sertularen. Ein Hauptstamm ist wenig oder gar nicht ausgeprägt, Stellung, Richtung und weitere Verzweigung der Seitenäste ist nicht genau bestimmt; so *Diph. rosacea* und *Diph. tamarisca* LINN., für die HINCKS (1868, Vol. 2) gute Habitusbilder gibt. Doch hat sich innerhalb der Gattung eine regelmäßige Fiederstellung der Äste herausgebildet, die zu einer ähnlich strengen Stockform führt, wie sie bei den Plumulariden ins Auge fällt (z. B. *Diph. pinnata* PALLAS und *alata* HINCKS). Auch unsere *Diph. pinaster* gehört zu den gefiederten Formen (Textfig. Hb). Wenn auch der Gesamthabitus eine regelmäßige Fiederung erscheinen läßt, so ist doch die Aufeinanderfolge der Fiederzweige im einzelnen noch nicht genau fixiert; die Anzahl der zwischen den Fiedern liegenden Glieder ist verschieden. Alternanz ist die Regel, doch wird sie ab und zu dadurch unterbrochen, daß 2 einander gegenüberstehende Hydranthen Äste abgeben.

Die Seitenzweige können bei den weniger starr gefiederten Formen wieder ihrerseits Sekundärsprosse abgeben; bei alten Stöcken von *Diphasia pinaster* kann man einige basal stehende wieder ihrerseits zu regelmäßig gefiederten Sprossen auswachsen sehen.

### *Dynamena.*

Bei *Dynamena pumila* LINN., die ich von Bergen erhielt, ist das Peridermskelet des Stammes sowie der Hydrotheken außerordentlich stark. Das Diaphragma ist mächtig ausgebildet und umgreift den Polypenstiel sehr eng. Der Hydranth sitzt auf ihm mit breiter Basis fest und hängt in der Hydrotheca mit einer trichterförmig von seiner Mitte nach oben laufenden Ectodermduplikatur, die an der abcaulinen Seite bis zum Operculum hinaufreicht und sich manchmal noch an die untere Partie seiner Fläche anlegt. Man erkennt diese den Polypen ringsum fast oder ganz geschlossen umgebende Haftlamelle leicht am lebenden Tiere und auch an Querschnitten durch fixierte Exemplare (Fig. 29 hl). 2 „Protractors“, die nach NUTTING (1904) nur dorsal und ventral den Polypen an die Theca heften, konnte ich nicht finden. Der Kelchrand ist auf der Vorder- und Hinterseite des Stammes in 2 starke Zipfel ausgezogen (Textfig. K). Zwischen diesen setzt sich abcaulin das Operculum an. Auf der adcaulinen Seite fand ich, wie dies auch

HJ. BROCH anführt, in der Mitte einen kleinen Kelchzahn, der die adcaulin zwischen den beiden Seitenzähnen ausgespannte dorsale Klappe („Kragen“, „Collare“) in zwei Teile teilt. Der Kragen ist bei *Dynamena pumila* ziemlich lang und klappt sich gegen die Öffnung zu ein, mit dem ventralen Operculum zusammen den Verschuß der Hydrothekenmündung bildend.

Die Wand des Polypen ist zylindrisch. Das Entoderm besteht ringsum aus gleichmäßig hohem Epithel. Ein abcauliner Blindsack fehlt bei *Dynamena pumila* ebenso vollständig wie bei *Diphasia*. Schon durch dieses charakteristische Merkmal setzt sie sich zu den *Sertularia*-Arten, mit denen sie NUTTING zusammenzieht, in Gegensatz.

In Hinsicht auf ihr Spitzenwachstum fügt sich die Art dem für *Diphasia* Gesagten völlig ein. Textfig. K zeigt eine Sproßspitze, an der durch Dreiteilung des Vegetationspunktes die Anlagen der Polypen eines Paares und die künftige Spitze sich ausgliedern. Auch Schnitte geben dieselben Bilder wie bei *Diphasia*. Doch ist hier die strenge Gegenständigkeit der Hydranthen am Internodium so festgelegt, daß Übergänge nach der Seite einer alternierenden Wachstumsweise nie vorkommen.

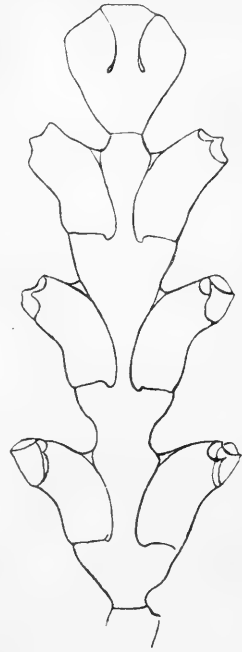


Fig. K.

Oberer Teil eines Stammes von *Dynamena pumila*. Am Vegetationspunkte die Sonderung der lateralen Polypenanlagen von der mittlern Sproßfortsetzung.

### *Sertularia*.

Ich untersuchte *Sertularia gracilis* HASSALL. Die weithin kriechenden und dicht verzweigten Hydrorhizen dieser zierlichen Form fand ich in Neapel häufig auf dem Laub von Algen und andern Gegenständen kriechend. Von den Stolonen erheben sich die unverzweigten Sprosse, deren Lateralebene fast immer senkrecht auf der Längsachse der Stolonen steht. An jedem Internodium steht ein Paar genau opponierter Hydranthen. Scharfe, von vorn nach hinten aufsteigende Ringe trennen die einzelnen Stammglieder. Die Form zeigt deutlich eine Vorder- und eine Rückseite ausgebildet (Textfig. L u. M). Die Hydrotheken sind nach vorn gewendet und

am Stamme verschoben, so daß man von der Vorderseite (Textfig. La) in die Mündung, die von 2 starken Kelchzähnen flankiert wird, hineinsehen kann, während von der Rückseite der hintere Kelchzahn die Öffnung völlig überragt und verdeckt (b). Die meisten Hydrotheken des Stockes sind auf der Vorderseite bis fast zu dem Punkt, wo die Röhre vom Stamme abspringt, miteinander verwachsen, so daß die Sproßachse nach der Rückseite gedrängt ist (Textfig. Ma). Nach der Stockbasis zu verwischt sich dieses Verhalten. Die Hydrotheken rücken auch auf der Vorderseite auseinander und fassen den Stamm zwischen sich. Dieses Verhalten kommt in Textfig. L zum Ausdruck, in der ein Stöckchen vom 3. Internodium bis zur Spitze mit dem 6. Internodium wiedergegeben ist. Zwischen den lateralen Kelchzähnen ist abcaulin das Operculum befestigt, adcaulin ein starkes Collare ausgespannt, das eine kürzere und mehr aufgerichtete

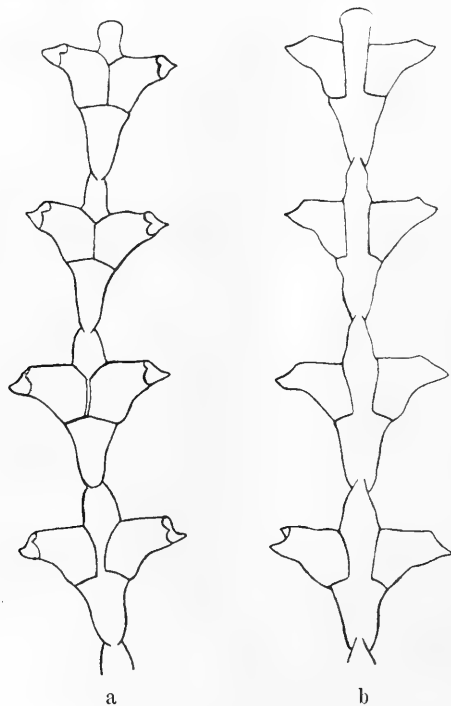


Fig. L.

Stämmchen von *Sertularia gracilis* vom 3.—6. Internodium von der Hydrorhiza.  
a von der Vorderseite, b von der Rückseite.



zweite Verschußklappe bildet. Basal ist der Hydrothekenraum durch ein starkes Diaphragma mit engem Durchgang begrenzt (Textfig. Mb). Der Polypenbau von *Sertularia gracilis* stimmt außerordentlich mit dem von *Sertularella* überein. Längsschnitte zeigen für den ausgestreckten wie auch den retrahierten Polypen fast bis ins einzelne dieselben Bilder. Die hohen Cylinderzellen des Entoderms, der abcauline Blindsack mit seinem niedern Epithel, die ectodermale Befestigung des Polypen an der Hydrotheca stimmen überein.

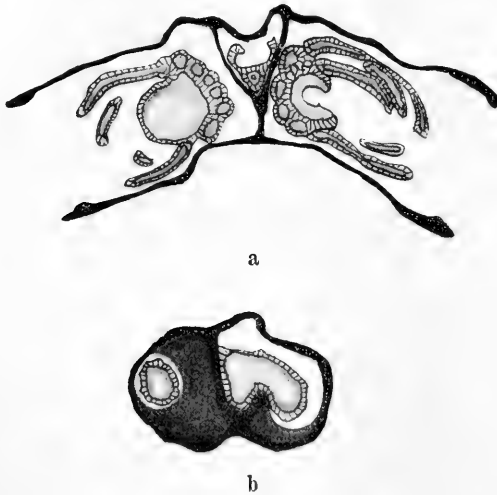


Fig. M.

Querschnitte durch Stämme von *Sertularia gracilis*.

a in der Höhe der Hydrothekmündungen, b in der Höhe der Diaphragmen (etwas schief, auf der linken Seite die maximale Ausdehnung des Diaphragmas, auf der rechten den Abgang des Hydranthenstieles vom Cönosarc treffend).

Der ventralen Verschiebung der im Stock höher gelegenen Hydranthen entspricht auch die Art des Spitzenwachstums. Während sich bei *Diphasia* und *Dynamena pumila* am Vegetationspunkt seitlich die Hydranthen abspalten durch 2 von vorn und hinten senkrecht durchlaufende Falten, teilt sich hier die wachsende Sproßkuppe in 2 vorn gelegene Polypenanlagen und eine hinten gelegene Portion, die Achsenknospe. An der verbreiterten Sproßspitze sehen wir von der Vorderseite (Fig. 30a) in der Medianlinie eine Falte ins Innere ziehen. Die Rückseite (Fig. 30b) zeigt 2 Falten, die man bei verschiedener Einstellung schräg im Innern nach vorn

medialwärts laufen sieht. Die Falten ziehen an dem fortwachsenden Vegetationspunkt hinauf und dann über ihn hin, auf seiner Mitte etwa zusammenstoßend und ihn in 3 Felder teilend. Querschnitte durch solche Stadien (Fig. 31a, b, c) zeigen die Spitze durch die Ectodermfalten schon völlig in 3 Teile geteilt. Im höchsten Schnitte (Fig. 31a) sehen wir 2 von der flachen Hinterseite einschneidende Falten nach vorn zusammenlaufen, während die kielförmig erhobene Vorderseite durch ein Septum in der Mittellinie geteilt ist. So entstehen zwei laterale Teile, die vorn zusammenstoßen, und ein medianer, den die erstern hinten zwischen sich fassen. Zwischen den Faltenblättern werden von der Oberfläche her Peridermscheidewände gebildet. Nach unten zu (Fig. 31b) flacht sich die Vorderseite mehr ab, der mediane Kiel verschwindet, die Einfaltungslinie des Ectoderms springt zurück, und die lateralen Polypenanlagen treten wulstartig vor. Auf der Rückseite setzt sich die mediane Stammanlage schärfer ab. Gegen unten zu, wo die Polypenanlagen mit dem Stamme in offener Verbindung stehen (Fig. 31c), hören zunächst die dorsalen Falten auf, dann auch die ventrale, die sich unten in 2 spaltet, entsprechend dem basalen Auseinanderweichen der Hydrotheken und der dort später jederseits entstehenden Diaphragmaanlage (vgl. Textfig. Mb). In den weiteren Entwicklungsstadien wachsen dann die 3 Anlagen getrennt weiter (Fig. 32a u. b). Die Polypenknospen wölben sich nach seitlich und vorn, bilden den scharf abstehenden freien Hydrothekenabschnitt und eine Endplatte, die den Hydrothekenrand und den Opercularapparat ausscheidet. Lateral wachsen Zipfel aus hohen Ectodermzellen vor, entsprechend den Kelchzähnen. Die Endplatte zwischen ihnen nimmt eine mehr dachförmige Gestalt an, um den adcaulinen Kragen und das abcauline Operculum zu bilden. Ein prinzipieller Unterschied gegen *Sertularella* liegt hierin ohne Zweifel nicht. Mit der Reduktion von Kelchzähnen, den Angelpunkten der Opercularklappen, geht auch eine Modifikation des Deckelapparats Hand in Hand; aber immer entsteht er als Ausscheidung der Endplatte. Die Prozesse, die zur Ausbildung der verschiedenen Teile des Polypenkörpers führen, sind den entsprechenden bei *Sertularella* durchaus ähnlich.

Etwas anders ist das Sproßwachstum in den untersten Teilen des Stammes, wo die Hydrotheken mehr lateral stehen und sich auf der Vorderseite mit den Rändern wenig oder gar nicht berühren. Bei der Entfaltung der ersten (etwa 4) Polypenpaare sieht man auch auf der Vorderseite 2 Falten auftreten, rechts und links von der

Mittellinie. Fig. 33a u. b stellt die Anlage des 3. Knospenpaares eines jungen Stämmchens dar.

Der Abstand zwischen den ventralen Falten und damit später den Hydrothekenrändern ist häufig noch beträchtlicher, annähernd so groß wie auf der Dorsalseite. Die Bildungsprozesse entsprechen dann völlig denen von *Diphasia* und *Dynamena* (vgl. Fig. 33a, b u. 23—25). Der Teil des Stammes, der auf der Vorderseite zwischen den Hydrothekenrändern hervorschaubt, wird bei den aufeinanderfolgenden Hydranthenpaaren immer kleiner (Textfig. L), bis das typische Verhalten erreicht ist. Wir haben also auch hier in den basalen Teilen des Stockes ein Wachstum nach phylogenetisch älterm Typus.

Andere Sertularien haben eine ursprünglichere Polypenstellung beibehalten. Sie zeigen teils Alternation, teils laterale Opposition der Polypen. Offenbar hat das Zusammenrücken der Stammopolypenknospen, das wir bei *Diphasia*-Arten, *Dynamena* und *Sertularia gracilis* fanden, in verschiedenen phyletischen Reihen unabhängig stattgefunden.

### *Hydrallmania.*

*Hydrallmania falcata* LINN. hat sich vom ursprünglichen Sertularidentypus am weitesten entfernt. Die Stellung der Seitenzweige liefernden Sekundärknospen ist fixiert. Die Tendenz der Anordnung aller Polypen auf der einen Seite der Sprosse [„Zoid-Fläche“ WEISMANN (1883)] ist hier völlig ausgebildet. Den Habitus des ganzen Stockes hat DRIESCH klar analysiert und anschaulich beschrieben. „Vermöge einer Spiraldrehung des Hauptstammes stellen die Seitenverzweigungssysteme die Sprossen einer fortlaufenden Wendeltreppe dar, welche, mit allmählich abnehmender Größe der letztern, oben sehr fein ausläuft.“ Wenn man den Stock ausbreitet und dabei die Torsion rückgängig macht, wie dies mit einer Stockspitze in dem der Textfig. N zugrunde liegenden Präparat gemacht wurde, so stellt er eine Spirale dar, an deren Außenseite die Seitenzweigesysteme 1. Ordnung entspringen. Der Hauptstamm ist in einzelne Internodien eingeteilt, die durch scharfe Ringe gegeneinander abgesetzt sind. An jedem Internodium steht — immer auf derselben Seite — wenig über der Ringfurche ein Hydranth und unter ihm, etwas nach rückwärts verschoben, ein Seitenzweig. Die jungen Stöcke und daher die alten in ihren basalen Teilen zeigen einen davon abweichenden Aufbau; hier ist die Stellung der Seitenzweige

1. Ordnung biserial alternierend, folgt also dem allgemeinen Sertulariden-Typus. Über die Art und Weise, wie der abgeänderte uniseriale Typus phylogenetisch entstanden zu denken ist, wird später zu sprechen sein, wenn wir seine Ontogenese kennen gelernt haben.



Fig. N.

Spitze eines Stockes von *Hydrallmania falcata*, in eine Ebene ausgebreitet.

Die Seitenzweige 1. Ordnung bestehen aus hintereinander liegenden gleichgebildeten Internodien. An jedem stehen 3 Polypen, alle auf der Vorder- oder Oberseite, da sich die Fläche der Äste in der Horizontalebene ausbreitet. Doch sitzen die Polypen nicht wie bei Plumulariden in der Medianlinie selbst, sondern abwechselnd etwas rechts und links von der Mittellinie des Sprosses, nur wenig mit ihrer Basis über die Mittellinie nach der andern Seite hinübergreifend. Diese Alternanz der Stellung wird vergrößert durch das abwechselnde Auseinanderneigen der gekrümmten Hydrotheken nach rechts und links (Textfig. N). Diese Krümmung fehlt den Hydrotheken des Hauptstammes fast völlig. Diese sind auch wesentlich größer als die Hydrotheken der Zweige. Abgesehen von den Dimensionen und der Krümmung der Röhre sind alle Hydranthen gleichgebaut. Die etwas flaschenförmigen Theken besitzen ein adcaulines Operculum; die Polypen haben die Form und den histologischen Bau der *Sertularella*- und *Sertularia*-Polypen. Der abcauline Blindsack ist gut entwickelt.

Unterhalb, etwas lateral von jedem 1., am meisten proximalen Polypen des Internodiums geht ein Seitenzweig 2. Ordnung aus, ein Endfiederchen oder „Pinnula“. Die Seitenzweige 2. Ordnung zeigen ebenfalls stets eine Teilung in Internodien, die durch tief einschneidende Ringe voneinander getrennt sind. Die Zahl der Polypen an einem Internodium schwankt hier von 2—6 bei derselben Art, ja manchmal an einem Fiederchen. An diesen wesentlich dünnern Stämmchen stehen die ausgebildeten Polypen fast genau in der Medianlinie hintereinander. Das Alternieren in dem Seitwärtsbiegen der Hydrothekröhren geht ohne Unterbrechung an den Internodien durch die ganze Polypenreihe auf einem Fiederchen durch.

Wir haben in *Diphasia pinaster* schon eine Form gefunden, bei welcher der Hauptstamm wesentlich stärker war als die Zweige (Textfig. H). Die Wachstumsart aller Sprosse war aber doch, abgesehen von den Dimensionen der Anlagen, dieselbe. Von diesem Verhalten hat sich *Hydrallmania* weit entfernt. Der mächtige Hauptstamm, die Fiedern 1. Ordnung und die Endfiederchen wachsen jedes nach einer besondern Art.

Am besten beginnen wir mit der Besprechung des Spitzenwachstums bei den Seitenzweigen 2. Ordnung, da die Verhältnisse hier an bekannte Typen anknüpfen. Alte Stöcke sind häufig an den empfindlichen Spitzenteilen abgestorben oder verletzt. Ihre Vegetationspunkte sind entstellt oder überhaupt geschwunden, und die Hydranthenfolge eines Astes oder Zweigchens bricht ohne Knospungsspitze ab. So sind auch die Bilder von NUTTING (1904) auf tab. 38, fig. 3 and 4, „front view and side view of end of branch“, nach Zweigenden mit fehlenden Vegetationspunkten gezeichnet. Das Spitzenwachstum der Endfiederchen erinnert im Prinzip noch durchaus an den Modus, den wir bei *Diphasia* als primitiven kennen lernten (Fig. 26 f.). Die gerade fortwachsende Sproßspitze teilt durch Ectodermfalten von sich die Polypenanlage ab. Hier ist jedoch die Sproßspitze nicht seitlich verbreitert, sondern in der Dorsoventralebene, und die Ectodermfalten ziehen lateral von rechts und links in die Tiefe. Fig. 34 zeigt eine solche Sproßspitze in Seitenansicht, von der sich eben eine Hydranthenanlage, die erste eines Internodiums, abzuschneiden beginnt. Auch hier wächst, wie bei *Diphasia* etc., während proximal die Trennungsfalte schon einschneidet, die Sproßkuppe zunächst noch ungeteilt weiter. Die Entwicklung zeigt, daß die Polypen auch hier nicht ursprünglich in einer Reihe hintereinander an der Achse sitzen, sondern auf der Vorderseite zwar, aber rechts

und links alternierend. Die Wand, welche die junge Polypenanlage von der Sproßspitze scheidet, springt nicht auf beiden Seiten symmetrisch ein, sondern sie scheidet die Hydranthenanlage etwas schräg ab. Die Kuppe des Sproßendes nimmt nun weiter in der Dorsoventralausdehnung zu, und bald beginnt sich der zweite Polyp des Internodiums abzufalten (Fig. 35). Seine untere Wand bildet die erstangelegte Trennungswand, seine obere Wand wird auch schief angelegt, und zwar so, daß die ihn abschnürenden Falten im entgegengesetzten Sinne schräg ins Innere ziehen und damit der zweite Polyp auf die andere Seite des Sprosses zu stehen kommt. In Fig. 35 kommt diese primäre Alternanz der Hydranthen gut zum Ausdruck. Fig. 35a u. b zeigen eine solche Sproßspitze von der einen und der andern Seite, a von links, b von rechts gesehen. Das vor dem eben in Bildung begriffenen liegende Internodium trägt 2 Hydranthen. Der unterste wendet sich nach links, also in a auf uns zu, in b von uns weg, und sitzt auch, wie der Vergleich der beiden Bilder zeigt, auf der Sproßvorderseite etwas nach links verschoben an. Der zweite Polyp alterniert mit ihm nach rechts zu. Der unterste Polyp des neuen Internodiums inseriert wieder auf der linken Seite (Fig. 35a) und wird sich später auch nach dieser Seite wenden, während wir die jüngste Hydranthenknospe rechts abgesehen sehen (Fig. 35b). Dieses Wachstum entspricht dem primitiven *Diphasia*-Typus (Fig. 26, 27). Nur sind die dort alternierend rechts und links vom Vegetationspunkte sich abgliedernden Polypenanlagen stark auf die Vorderseite und dicht hintereinander gerückt. So kommt es, daß eine Falte, die eine Hydranthenanlage vom Vegetationspunkte scheidet, nachher die Grenze zwischen diesem Polypen und der folgenden Anlage bildet (Fig. 35), d. h. daß die aufeinanderfolgenden Hydrotheken eines Internodiums mit einem Teile ihrer Wand miteinander verwachsen sind. Nur der oberste und der unterste Hydranth jedes fertigen Internodiums sind wenigstens auf einer Seite völlig frei bis zu der Stelle, von wo an die einzelne Hydrotheca in den Stamm „eingelassen“ ist. Auf die beschriebene Weise gliedern sich hintereinander durch alternierend schiefe Falten die Polypen eines Internodiums von der fortwachsenden Zweigspitze ab. Wenn das Internodium eine Anzahl von Hydranthenanlagen trägt, so befindet sich der unterste schon in vorgerückten Stadien der Polypenausbildung, wenn der oberste eben erst abgegliedert wird. Die Polypenentwicklung verläuft nicht wesentlich anders als bei *Sertularella*. Es wird ein typischer abcauliner Blindsack gebildet,

dessen Aussackung bei dem untersten Polypen in Fig. 34 schon zu sehen ist.

Die Seitenzweige 1. Ordnung unterscheiden sich von den Endfiederchen durch ihre wesentlich beträchtlichere Stärke. Damit hängt wohl auch die bedeutende Abänderung zusammen, welche das Spitzenwachstum bei ihnen erfahren hat. Während bei allen bisher behandelten Formen des Sproßwachstums die Polypenanlage sich am Sproßscheitel ausgliedert, finden wir hier ein Bild, das äußerlich etwas an einen pflanzlichen Vegetationskegel erinnert, an dem sich unterhalb einer indifferenten wachsenden Spitze die Knospen anlegen (Fig. 36). Es wächst hier eine breite, der beträchtlichen Dicke des ganzen Sprosses entsprechende Spitze immer gerade fort. Nachdem ein Stück über dem ein Internodium abschließenden Ring zugewachsen ist, tritt unterhalb der Kuppe eine Vorwölbung an der Ventralseite von der Medianlinie etwas nach einer Seite zu auf ( $p_1$ , Fig. 36); nachdem der Vegetationskegel ein Stück weiter gewachsen ist, kommt darüber eine zweite Knospe ( $p_2$ ) hervor, von der Mittellinie nach der andern Seite zu verschoben. Fast zu gleicher Zeit mit der ersten Knospe ( $p_1$ ) wölbt sich auch von ihr lateralwärts die Wand nach außen ( $s$ ), zu den beiden auf der Vorderseite des Stammes gelegenen Knospen noch eine laterale bildend. Die Bedeutung dieser Anlagen in Fig. 36 ist leicht zu ersehen. Die untere rechte (vom Stock aus) auf der Vorderseite ( $p_1$ ) ist die Knospe des ersten der 3 Polypen des Internodiums, die kleinere zweite die des mit ihm alternierenden folgenden. Über ihr, wieder mehr rechts, wird sich dann der 3. Polyp anlegen. Die laterale Vorwölbung ( $s$ ) ist eine Seitenzweiganlage 2. Ordnung, die zu einem Endfiederchen mit der oben beschriebenen Art des Spitzenwachstums wird, dem Endfiederchen dieses Internodiums. Das nächste Internodium von der Spitze aus zeigt die Stammpolypenknospen ( $p'_1, p'_2, p'_3$ ) alle schon in weitem Entwicklungsstadium, aber noch keine fertig ausgebildet; ebenso ist die Sekundärknospe ( $s'$ ) schon ein Stück weit ausgewachsen und hat den Peridermring gebildet, der die Basis jeder fertigen Pinnula gliedert. In den höhern Regionen der Kolonie finden wir stets, daß sich wie hier gleichzeitig mit dem Stammpolypen des Seitenzweiges 1. Ordnung die Knospe des Seitenzweiges 2. Ordnung anlegt. Dieses Verhalten scheint sich in den jungen Stöcken erst allmählich einzustellen. DRIESCH schreibt: „Man kann junge Stöcke finden, die schon eine erhebliche Anzahl von Seitenzweigen erster Ordnung, aber noch keine Pinnulae gebildet haben. Ohne Zweifel ist der einfach

gefederte Stock dem doppelt gefiederten gegenüber als ursprünglicher anzusehen.“

Das Neue, was uns dieser Entwicklungstypus bietet, liegt darin, daß die Entstehung der Stammpolypen von der Spitze des ganzen Sproßsystems abgerückt ist. Während das Wachstum von *Sertularella* noch sympodial war, zeigte sich das von *Diphasia*, *Dynamena* und *Sertularia* schon stark abgeleitet; hier aber ist von dem sympodialen Wachstumsmodus überhaupt nichts mehr zu merken; es ist eine völlig neue Art des Wachstums an seine Stelle getreten, die sich jedoch durch Vermittlung der oben genannten Formen und der Spitzenknospung der Fiedern 2. Ordnung von *Hydrallmania* selbst aus dem ursprünglichem Typus ableiten läßt. Hier ist ein Stiel mit einheitlicher Spitze vorhanden, ein „Monopodium“, das dem Stocke als Grundlage dient. Die Einzelindividuen, die Hydranthen, entstehen durch laterale, subterminale Knospung an dem Vegetationspunkt der Achse.

Noch viel stärker als bei den Ästen kommt das neue Wachstumsprinzip beim Hauptstamme zur Geltung. Der sehr dicke und starre Hauptstamm, eine der stärksten unter den einfachen Stammbildungen unter den stockbildenden Hydroiden, wächst mit einer mächtigen Sproßkuppe (Textfig. N und Fig. 37). Am Scheitel liegt das Ectoderm dem Periderm dicht an. In den von ihm entferntern Regionen steht das Cönosarc mit der dicken Peridermröhre durch ein aufgelockertes Ectodermgewebe in Verbindung. An dem Stamme knospen, dicht über einem Ringe, ziemlich entfernt vom Scheitel 2 Anlagen hervor, eine Polypenanlage (Fig. 37 p) und die entsprechende Seitenzweigknospe (s). Bemerkenswert ist auch dieses gleichzeitige Auftreten von Stammpolypenknospe und Sekundärknospe. Sonst wölbt sich diese immer wesentlich später vor, meist erst, wenn der zugehörige Polyp längst ausgebildet und der Sproß ein Stück weiter gewachsen ist. Diese Beschleunigung hängt bei *Hydrallmania* sicher damit zusammen, daß das Hauptgewicht der Stockausbildung auf das fixierte Verzweigungssystem verlegt ist. Der Hauptstamm ist zu seinem starken Träger entwickelt; die an ihm weit auseinander stehenden Polypen treten gegen die große Zahl der eng gedrängten Polypen auf den Ästen und Zweigen ganz zurück.

Bei *Hydrallmania* haben also die Endverzweigungen, die Fiedern 2. Ordnung, das Sproßsystem mit terminaler Abgliederung des Polypen aus der Spitzenanlage festgehalten, während die Zweige



1. Ordnung und der Stamm, die stärkern Partien des Verzweigungssystems, zu einem neuen Wachstumstypus mit subterminaler Polypenknospung an einem „Monopodium“ übergegangen sind. Damit ist klar, daß es unmöglich ist, den Stockbau der *Hydrallmania* auf das primitive Schema der Lateralknospung sukzedenter Personen zu beziehen, wie dies DRIESCH tut, indem er die Achse als „Sichelsympodium“ auffaßt. Der Vegetationskegel des Hauptstammes bildet eben nur nach einer Seite hin Polypenknospen aus. Es fragt sich nun, wie dieses Verhalten zustande gekommen ist. Die vergleichende Betrachtung der verschiedenen Hydroidenstöcke zeigt, daß auch bei der Abänderung des Spitzenwachstums die alte Knospenfolge, d. h. die Prozesse der Polypenbildung, in gewisser Sukzession, erhalten geblieben ist und für weitere Variation in der Polypenstellung als Ausgangspunkt gedient hat (vgl. *Diphasia* etc.), daß also die Hydranthen ursprünglich an der einheitlich wachsenden Stockachse nach homologer Regel entstehen und dann verteilt sind, wie ursprünglich die Einzelpolypen in ihrer Aufeinanderfolge als Personen den Stock zusammensetzten. So ist die primitive Alternation der Knospen an dem Vegetationskegel der Seitenzweige 1. Ordnung auch noch erhalten, wenn auch modifiziert. So müssen wir für die Ableitung der uniserialen Knospenanordnung am *Hydrallmania*-Hauptstamme die Frage stellen: Sind die Polypenknospen, welche in Alternanz mit den vorhandenen stehen müßten, ausgefallen, d. h. unterbleibt ihre Bildung, oder aber sind alle Polypenknospen, wie auf den Seitenzweigen, auf die eine Seite, die Vorderseite des Stockes gerückt und mit ihnen die Zweige 1. Ordnung? Auf jeden Fall aber dürfen wir nicht mit DRIESCH das Schema eines Sukzedansympodiums zum Ausgang nehmen, sondern einen Stamm mit schon ausgebildetem monopodialelem Wachstum und subterminaler, biserialer Polypen- und Seitenzweigknospung, wie er in den Seitenzweigen vorliegt und vor allem auch in der Jugend im Hauptstammwachstum zutage tritt. Auf welchem der beiden Wege nun sich die uniserialer Anordnung einstellte, wäre vielleicht durch das Studium junger Stämmchen zu entscheiden, die den Übergang von dem phylogenetisch ältern Typus zu dem eigentlichen *Hydrallmania*-Wuchs zeigen. Leider standen mir junge Stöcke in diesen Stadien nicht zu Gebote. Durch die Torsion des Hauptstammes kommt nach der einen wie der andern Weise der Spiraltreppenhabitus des Stockes zustande.

Der ganze Stockaufbau von *Hydrallmania* stellt die höchste Ausbildung des Spitzenwachstums und der gesetzmäßigen Ver-

zweigung unter den Sertulariden dar. Die Verschiedenheit zwischen dem *Hydrallmania*-Wachstum und der *Sertularella*-Knospung, wo der Charakter der lateralen Primärknospung noch gut zutage tritt, ist weitaus größer als der zwischen dem *Sertularella*-Typus und der primitiven, schematischen Sympodialknospung der Campanulariden. Doch ist der Übergang wohl vermittelt durch die verschiedensten Zwischenformen, die, wenn sie auch auf phylogenetisch getrennten Reihen stehen, doch Stufen in der Herausbildung einer neuen Stockwuchsform veranschaulichen.

### C. Halecidae.

Bei der Familie der Haleciden sind die Hydrotheken unter allen Thecaphoren am geringsten ausgebildet. Sie sind flach schalenförmig bis nieder-zylindrisch und können nur den kleinsten Teil des Hydranthenkörpers bergen. Freie Stielteile sind nicht vorhanden. Die Hydranthen sitzen meist zweireihig alternierend am Stamme und an den Zweigen, die durch Peridermringe in Internodien geteilt sind. Die Polypen sind sehr lang; die distale Körperregion mit dem Tentakelkranze ist durch eine Einziehung des Körpers oft ziemlich scharf gegen den proximalen Bauchteil abgesetzt, ohne daß sich aber das Entoderm histologisch in zwei scharf unterschiedene Abschnitte teilt. Die Stämme zeigen häufig Polysiphonie, die hier im Gegensatz zu den Sertulariden auch dadurch zustande kommen kann, daß Stolonen an den Sprossen aufwärts wachsen.

Mein Material umfaßte 3 Arten: *Halecium plumosum* HINCKS (Port Erin), *Hal. planum* BONN. (Bergen) und eine *Halecium* sp. von Port Erin, die ich nicht sicher bestimmen kann, da die Stämmchen keine Gonangien tragen.

Die Halecien bieten phylogenetisch großes Interesse. Sie zeigen zu verschiedenen andern Gruppen Beziehungen, und man hat sie daher nach verschiedenen Richtungen phylogenetisch anzuknüpfen gesucht. DRIESCH widerstrebte es, bei der Betrachtung des Stockaufbaues nach der Erörterung über den „Obeliatypus“, für *Halecium* eine besondere Kategorie aufzustellen: „Die Gattung *Halecium* ist — und vielleicht nicht nur ihrer Verzweigung nach — eine Übergangsreihe zu *Sertularella*“ (1889, I., p. 198). Er stellt sie somit in seinem „Stammbaum“ als Bindeglied zwischen die Campanulariden und Sertulariden. In neuerer Zeit wurde, besonders von LEVINSSEN (1893), hervorgehoben, daß die Halecien wie mit den Campanulariden so auch mit den Plumulariden Vergleichungspunkte bieten. K. C. SCHNEIDER

(1898) trat dann dafür ein, daß in den Halecien die primitivste Thecaphorenfamilie zu sehen sei. Somit leitete er sie nicht von den Campanulariden ab, sondern „eher die letzteren von ihnen“. Ihm schloß sich ARMAND BILLARD (1904) an, der die Halecien direkt von Athecaten und zwar Bougainvilliden ableitet und aus den Halecien die Campanulariden und Plumulariden hervorgehen läßt als zwei divergierende Reihen. SCHNEIDER begründet seine Anschauung, daß die Halecien die primitivsten Thecaphoren seien, einmal mit der geringen Ausbildung der Theca. Diese Eigentümlichkeit der Gruppe ist gewiß allein schon ein schwerwiegender Einwand gegen die Stellung, die DRIESCH ihr zwischen Campanulariden und Sertulariden einräumt. Den Hauptgrund aber für die nahe Verwandtschaft der Haleciden mit Athecaten sieht SCHNEIDER darin, daß „die Verzweigung entfernt an die der Athecaten erinnert“. Er schreibt darüber (1898, p. 503f.): „Bei *Halecium nanum* bewahren die ersten Primärhydranthen doch häufig ein gewisses Übergewicht über die andern, indem nach ihrem Absterben ein- bis mehrmal Ersatzhydranthen aus ihrem Kelch sprossen, so daß der gerade vorhandene lang gestielt erscheint.“ Aus dieser Tatsache der Polypenneubildung bei der Regeneration schließt SCHNEIDER, daß bei den Haleciden „die racemöse Verzweigungsweise der Athecaten noch nicht völlig zu gunsten der cymösen unterdrückt sei“. Diese Erwägungen stützen sich somit ausschließlich auf Beobachtungen an Regenerationserscheinungen, wie sie sich übrigens auch bei andern Familien, z. B. den Sertulariden, finden. Über den Ausbildungsgrad des cymösen Wachstums bei den Halecien kann jedoch nur eine Untersuchung des Sproßwachstums entscheiden, und sie führte mich zu einem andern Ergebnis.

Nachdem die Sproßspitze ein Stück weit über einen Ring hinausgewachsen ist, aber bevor sie die Länge eines Internodiums ganz erreicht hat, zeigt sich an der dem vorhergehenden Polypen zugewandten Seite eine Verdickung der Körperwand, die unter Vorwölbung des Ectoderms zu einer kleinen Ausstülpung wird (Textfig. O und Fig. 38*k*). Während sich nun der ganze Sproß noch streckt, tritt die seitliche Vorwölbung stärker hervor (Fig. 39) und rückt allmählich in die Längsachse des Sprosses hinein, während sich das ursprüngliche Sproßende, auch noch weiterwachsend, zur Seite neigt (Fig. 40). Ein weiteres Stadium (Fig. 41) zeigt die Lateralknospe schon völlig in Endstellung und im Begriff, über die ursprüngliche Sproßspitze hinauszuwachsen; sie wird zur Fortsetzung des Sprosses. Der Ring, welcher die basale Begrenzung des nächsten Internodiums

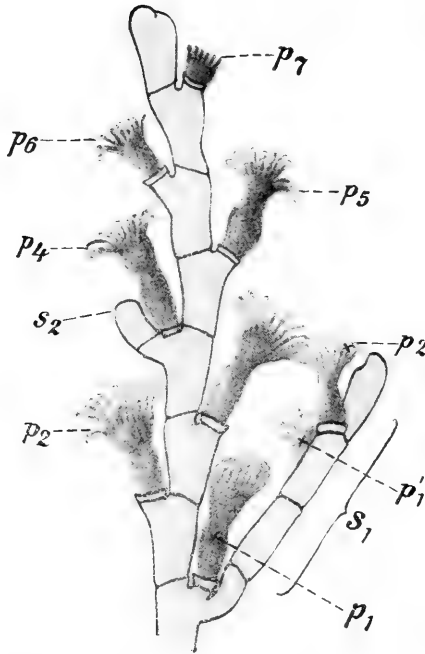


Fig. O. Spitze eines Stückchens von *Halecium plumosum*.

Die Indices steigen von der Stockbasis auf.  $p_1$ — $p_7$  Polypen des Hauptstammes.  $p_7$  die eben frei gewordene jüngste Knospe.  $s_1$ ,  $s_2$  Seitenzweige.  $p'_1$ ,  $p'_2$  Polypen der Seitenzweige.

bildet, ist schon von ihm abgeschieden. Die ursprüngliche Endknospe ( $p_2$ ) ist in Lateralstellung getreten und distal etwas angeschwollen. Sie stellt die Anlage eines Stammpolypen dar. In Fig. 42 ist die Achsenknospe schon stark verlängert, und die Polypenknospe hat sich schon ein Stück weit entwickelt. Vergleichen wir diese Bildungsprozesse mit der Knospung von *Obelia* (Textfig. A—C). In Textfig. A und Fig. 38 entsprechen sich  $p_1$  und  $p_1$ ; beide sind Stammpolypen, die eine das Sympodium fortsetzende nächste Primärperson getrieben haben. Diese letztere ( $p_2$  und  $p_2$ ) haben eben begonnen, eine Primärknospe ( $k$  und  $k$ ) zu bilden. Der Entwicklungszustand der Personen selbst ist aber verschieden. Während bei *Obelia* am Ende der obersten Person ( $p_2$ ) eine Polypenknospe in Entfaltung begriffen ist, hat bei *Halecium* die Spitze ( $p_2$ ) noch zu wachsen, bevor sie eine Endpolypenknospe bilden kann. Sobald also der Hydrocaulus bis zur Ausbildung der Primär-

knospungszone gewachsen ist, wird die neue Primärknospe gebildet, bevor am Ende der knospenden Person sich das Polypenköpfchen angelegt hat. Es handelt sich also um verfrühte Primärknospenbildung, und die Verhältnisse lassen sich aus der *Obelia*-Knospung ableiten, wenn man sich denkt, daß an dem Stiele von  $p_2$  die Primärknospung immer früher eintrat.

Das Wachstum ist also ein abgeleitet sympodiales, bei dem die sukzedenten Personen alternierend auf der einen und andern Seite knospen. Der Stock ist ein „Fächelsympodium“ (DRIESCH), dessen Spitzenwachstum mit der besprochenen Knospenverschiebung gegen *Obelia* eine weit ausgeprägtere Anpassung an das sympodiale Wachstum zeigt. Von Interesse ist ein Vergleich mit dem Grundtypus der Sertulariden-Knospung. Bei *Sertularella* (Fig. 9—12) ist die Bildung der Primärknospe an einem Sproß räumlich und zeitlich mit der Bildung der Endpolypen zusammengerückt, so daß ihre Anlage an der jungen in Bildung begriffenen Polypenknospe erfolgt. Auch bei *Halecium* sind Endpolyp und Primärknospe infolge der Reduktion der freien Polypenstielabschnitte dicht benachbart. Doch die zeitliche Verschiebung ist noch stärker als bei *Sertularella*; die Knospe entsteht dicht an der Spitze des Sprosses, bevor dort die Endpolypenanlage entstanden ist. So läßt sich *Halecium* nicht, wie das DRIESCH will, zwischen den *Obelia*-Typus und die Sertulariden einschieben. Es handelt sich überhaupt um zwei ganz verschiedene Entwicklungsreihen. Bei den Sertulariden führt die Ineinsverschmelzung von Polypenknospung und Sproßwachstum zu einer weitgehenden „Verwachsung“ der stark entwickelten Hydrotheken mit Stammteilen. Bei den Halecien werden durch eine frühe Teilung des Endsprosses die beiden Anlagen auf getrennte Knospungsspitzen gesetzt, von denen die Achsenknospe bald zu dominieren beginnt. Der *Sertularella*-Typus und der *Halecium*-Typus sind also divergierend von einem gemeinsamen Grundtypus einfacher Sympodialknospung, wie er sich bei den Campanulariden noch findet, abzuleiten. So verbietet es sich auch, wie dies von SCHNEIDER und BILLARD geschieht, die Halecien an die Wurzel der Thecaphoren zu stellen und von ihnen die Campanulariden abzuleiten. Auf die verwandtschaftlichen Beziehungen zu den Plumulariden kommen wir zurück.

Die Polypenentwicklung von *Halecium* ist dadurch von der

bei den Campanulariden beschriebenen recht verschieden, daß sie sich nicht im Innern einer glockenförmigen Hydrotheca vollzieht. Die basale Begrenzung der Polypenanlage ist durch einen Peridermring gegeben (Fig. 42), dem entsprechend dann das schwache Diaphragma im Innern ausgebildet wird. Die rundliche Knospe (Fig. 43) erinnert an Polypenknospen von Athecaten, mit denen ihr eben das Fehlen einer glockenförmigen Hydrotheca gemeinsam ist. So bildet sich bei *Halecium* auch eine gerade Endplatte nicht aus; die für die Campanulariden und Sertulariden so typische „Petschaftform“ der Hydranthenknospe tritt nicht auf. Die Knospe ist von einer dünnen Peridermhülle überzogen, die nur in der basalen Region zu der niedrigen zylindrischen Hydrotheca verdickt wird. In diese Hülle, die später abgeworfen wird, eingeschlossen, kann der Polyp lange nicht seine definitive Größe erreichen. So bleibt der später so lange Bauchteil im Wachstum sehr zurück. Etwa in halber Höhe der rundlichen Knospe entstehen auf einem Kreise ringsum die entodermalen Tentakelknospen; sie wölben das Ectoderm vor sich her und wachsen dicht gedrängt unter dem Peridermhäutchen nach der Höhe der Knospenkuppe (Fig. 43). An der Kuppe des jungen Mundkegels verdünnt sich dann das Ectoderm und Entoderm, und der Mund bricht durch. Die Peridermhülle zerreißt, und der junge Polyp wird frei. Während die jungen Polypen der Campanulariden und Sertulariden nur noch wenig wachsen, nachdem sie die Hydrotheca geöffnet haben, sind die jungen *Halecium*-Hydranthen infolge ihrer Entstehung unter der engen Peridermhaut noch sehr klein und wachsen nach ihrem Freiwerden erst heran (vgl. in Textfig. O p<sub>7</sub> und die vorhergehenden).

Größere Komplikation erfahren die Halecidenstöcke durch eine reiche Sekundärknospung. Sekundäre Knospen entstehen auf demselben Stammdurchschnittskreise wie die Primärknospen, unmittelbar neben einem Stammpolypen und zwar vor oder hinter demselben in Ein- oder Mehrzahl, so daß an einem Internodium ein Büschel von 2—3 Hydranthen stehen kann. Meist unterscheidet man die Sekundärpolypen dadurch vom Stammpolypen, daß sie vor der Ausbildung einer Polypenknospe ein Stück Peridermtubus abscheiden, so daß sie auf einem freien Stiele etwas von dem Stamme abgerückt sind (Fig. 44 u. 45). Erfährt jedoch der Stammpolyp eine Verletzung und wird regeneriert, so setzt auch er meist einen solchen Zusatzstreifen (eventuell bei mehrmaliger Regeneration mehrere) unter dem Diaphragma an. Auch auf der der Stammknospe

gegenüberliegenden Seite, also dicht unter dem Stammpolypen, können Sekundärknospen hervorsprossen. Dies ist fast immer bei den Seitenzweige liefernden Sekundärknospen von *Halecium plumosum* und *Hal. planum* der Fall (Textfig. O u. Fig. 46). Nach der Bestimmung einer Sekundärknospe ist auch ihr weiteres Wachstum verschieden. Liefert sie einen einfachen Sekundärpolypen, so wächst das Sproßchen nur ein kurzes Stück vor und bildet dann eine rundliche Polypenendknospe (Fig. 44). Soll aber ein Seitenzweig entstehen, so bildet der auswachsende Sproß zunächst einen Peridermring (Fig. 46), und dann entsteht am Sproßende nicht einfach eine Polypenanlage, sondern vorher wird eine Primärknospe abgegeben, der Vegetationspunkt teilt sich in die Achsenknospe und die Polypenknospe (Fig. 46 *st* u. *p'*<sub>1</sub>), wie dies für das Spitzenwachstum des Haleciensprosses beschrieben wurde.

Die Knospung bringt also bei *Halecium* zweierlei Sprosse hervor: 1. Sprosse, die einfach mit einer Polypenendknospe abschließen, 2. Sprosse, deren Spitze sich verzweigt in die Wachstumsspitze eines Stammpolypen und eine Achsenknospe. Der Polyp dieser Art trägt also von Anfang an unter seiner Basis eine Knospe zur Fortsetzung des Sprosses, die schon entstanden ist, bevor seine Anlage gebildet war. Es gibt somit bei *Halecium* einfache Polypenknospen und als solche angelegte „Sproßknospen“. Nach der zweiten Art wachsen die Hauptstämme und ebenso die Seitenzweige. Wenn wir das Spitzenwachstum bei Sertulariden damit vergleichen, haben wir hierzu den analogen Fall. Bei *Halecium plumosum* fand ich unter sehr vielen Stöcken, die ich daraufhin untersuchte, ganz selten (2mal unter ca. 70 Stämmchen, die reichlich Seitenzweige trugen) eine Ausnahme von diesem Verhalten, indem an einer fertigen einfachen Sekundärknospe nachträglich unterhalb von dem Polypen eine weitere Knospe hervorkam. Sonst ist die Verschiedenheit in der Sekundärknospung bei *Halecium plumosum* eine regelmäßige.

Eine andere Frage ist, ob aus einer jungen Primärknospe an der Sproßspitze, etwa im Stadium der Fig. 42 *k*, auch eine einfache Polypenendknospe ohne vorherige Abzweigung einer neuen Primärknospe werden kann, ob also ein Sproß der Art 1 einmal im Sympodium primär auftreten kann resp. es abschließen kann. Normalerweise geschieht dies jedenfalls niemals. Bei allen jungen und ältern kräftig wachsenden Stöcken nehmen Knospungsstadien, wie sie die Reihe Fig. 38—42 wiedergibt, die Spitze ein. Aber auch bei alten und nicht mehr intensiv wachsenden Stämmen findet man, wenn ein

völlig ausgebildeter Hydranth die Stammspitze einnimmt, unter seiner Basis zurückgeblieben oder verkümmert eine Knospungsanlage zur Fortsetzung des Sympodiums angelegt (wie dies bei *Sertularella* auch stets der Fall ist).

Während die einfachen Sekundärpolypen an jedem Stammpolypen auf demselben Durchschnittskreise in Einzahl oder Mehrzahl vorkommen, fand ich stets nur eine Seitenzweigknospe an einem Polypen, und zwar bei *Halecium plumosum* (Textfig. O) fast immer unmittelbar unter dem Stammpolypen, also gegenüber der Achsenknospe. Etwas anders und in der Stellung ähnlich wie bei den meisten Campanulariden geschieht die Astbildung bei andern Arten; bei *Hal. planum* und *Hal. sp.* entsprang die Zweigknospe meistens ca. 90° gegen die Primärknospe verschoben. Primitiv verhält sich auch nach DRIESCH *Halecium tenellum*: „Sehr häufig treten vorn und hinten an demselben Hydranthen sekundäre Knospen auf, die beide Seitenzweigen den Ursprung geben“. Gegen diese Verzweigungsweise stellt auch noch in anderer Beziehung die Sekundärknospung von *Halecium plumosum* u. a. eine Weiterbildung dar. Während bei *Halecium tenellum* „Energieverschiedenheiten“ (DRIESCH) nicht zu bemerken sind, treten sie bei *Halecium plumosum* u. a. stets in der Weise auf, daß sie zu regelmäßig gefiederten Stücken führen. Meist treten unter Auslassung einiger Hydranthen an der Basis von auf entgegengesetzter Stockseite stehenden Stammpolypen Zweigknospen auf, so daß die Seitenzweige am Stocke alternieren, wie das Textfig. O zeigt. In meinem Material von *Hal. plumosum* fand die Alternanz fast stets so statt, daß der 1., 4., 7. . . . Polyp einen Seitenzweig trug, während der 2., 3., 5., 6. . . . frei waren. Auf andere Weise kann auch die Alternanz durch Astbildung von jedem 3. und 4. Polypen aus erreicht werden, wie dies DRIESCH erwähnt.

An den Seitenzweigen stehen die Polypen entweder in der Ebene des Hauptstammes oder senkrecht zu ihr (meist bei *Hal. plumosum*), so daß die Vorderseite des Seitenzweiges dem Hauptstamme zugewandt ist (Textfig. O u. Fig. 46).

So sehen wir also bei den Haleciden neben verschiedenen primitiven Thecaphorenmerkmalen doch schon eine ausgeprägte Modifizierung des Spitzenwachstums und innerhalb der Gruppe einen Übergang von unregelmäßiger, büscheliger Verzweigung zu einem regelmäßig gefiederten Stockhabitus durch Festlegung der Seitenzweigknospung an einer bestimmten Stelle auf dem Stammquerschnitt



und in gewissen Höhen, wenn auch ein ähnlich strenges Stocksystem wie bei den ausgebildetsten Sertulariden nicht erreicht wird.

#### D. Plumularidae.

Die Stöcke der Plumulariden charakterisieren sich durch ihre an den Achsentteilen des Stockes sitzenden Polypen, deren Hydrotheken von verschiedener Höhe sind und bei den ursprünglicheren Formen nicht den ganzen Polypen aufnehmen können. Deckelapparate fehlen stets. Am Hauptstamme und den Zweigen finden sich in wechselnder Verteilung „Nematophoren“ von verschiedenem Bau. Von der Hauptachse des Stockes gehen Fiedern aus, die „Hydrocladien“ (KIRCHENPAUER, 1876, p. 14), welche sich durch die einseitige Stellung der Hydranthen auszeichnen. Die Hydranthen besitzen eine konische, in ausgestrecktem Zustande trompetenförmige Proboscis. Etwa in mittlerer Höhe zeigt der Polyp eine starke Einschnürung, wodurch sein Bauchteil in 2 Regionen geteilt wird, die sich auch histologisch voneinander unterscheiden. Der obere Teil, von HAMANN (1882) als „Vormagen“ bezeichnet, wird von sehr hohen und schmalen, plasmareichen Zellen ausgekleidet, ähnlich den bei den andern Thecaphoren auf das Mundkegelentoderm beschränkten, während der basale Bauchabschnitt die bekannten, keulenförmig aufgeschwollenen Zellen zeigt (vgl. Fig. 63 u. 73 ff.). Von den verschiedenen, zum Teil sehr eigenartig und einseitig ausgebildeten Gattungen, deren Kenntnis wir zum großen Teile ALLMAN (1874—1885) verdanken, standen mir mehrere Arten der Gruppen *Plumularia* und *Aglaophenia* in reicher Menge zur Verfügung.

#### *Plumularia.*

Die Gattung hat glattrandige, relativ niedere Hydrotheken, in die sich die Polypen nicht ganz zurückziehen können. Die Hydrocladien stehen als alternierende Fiedern am Stamme in einer Ebene. Die Nematophoren sind am Stamme und den Zweigen verteilt; zu den Einzelhydranthen stehen sie nicht in enger Beziehung.

Die beiden von mir untersuchten Arten *Plumularia echinulata* LAMARCK (Textfig. Pb) und *P. setacea* ELLIS (Textfig. Pa) stehen einander im ganzen Aufbau der Stöcke recht nahe; bei beiden sitzen alle Hydrotheken auf den Hydrocladien. Über ihre Morphologie und Variationen vgl. HINCKS (1868), NUTTING (1900) und BILLARD (1904).

Gehen wir zunächst von der Diskussion des Stockbaues und

der Polypenknospung aus, die DRIESCH und K. C. SCHNEIDER gegeben haben. DRIESCH (1890, II, p. 660 ff.) läßt „die Stücke der Plumulariden sich sämtlich nach dem cymösen Wachstumstypus aufbauen, wie diejenigen der Campanulariden“. Der Hauptstamm stellt danach bei allen (außer *Pl. secundaria*) ein Fächelsympodium dar. Die Primärpolypen besitzen einen freien Stielabschnitt und sind die ersten

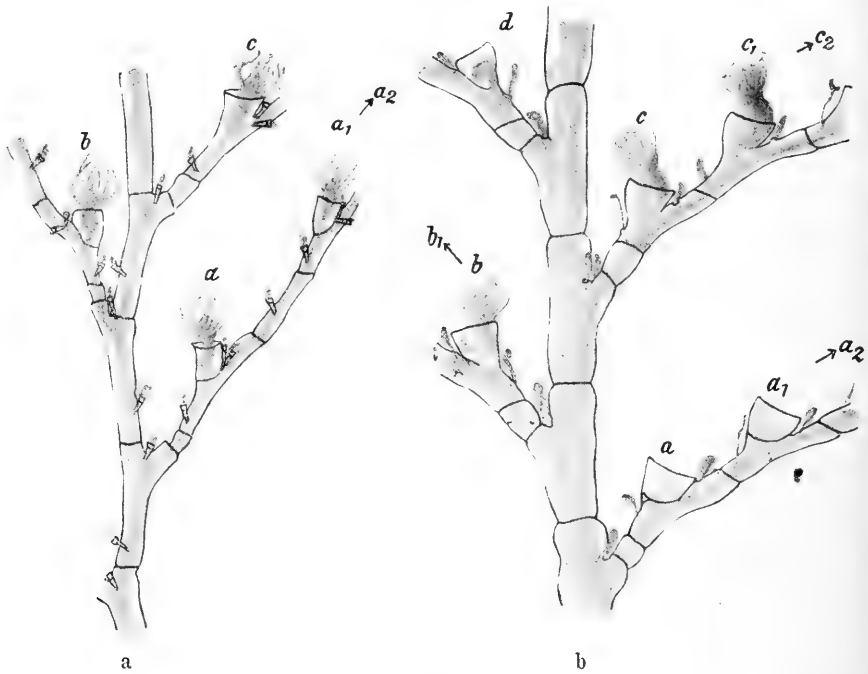


Fig. P.

a *Plumularia setacea*. b *Plum. echinulata*. Stockpartien bei gleicher Vergrößerung. a, b, c die ersten Polypen der Hydrocladien.  $a_1, 2, b_1, 2$  etc. die folgenden Hydrocladialpolypen.

proximalen Personen der Hydrocladien (Textfig. Pa, b, c etc.). Jede Person der primären Reihe erzeugt eine „sekundäre Knospe“ (Textfig. Pa<sub>1</sub>, b<sub>1</sub>, c<sub>1</sub>), „woraus sich ohne weiteres die strenge Alternanz der Hydrocladien ableitet“. Diese „Sekundärknospe“ wendet ihr Köpfchen nach oben wie die Mutter, „und indem sie an der untern Seite ihrerseits eine Knospe (ihre Primärknospe [Textfig. Pa<sub>2</sub>, b<sub>2</sub> etc.] erzeugte und dieser Prozeß sich fortsetzt, wird das Hydrocladium zu einer Sichel“.

Soweit DRIESCH. SCHNEIDER gibt, ihm folgend, eine Beschreibung der Stockentstehung, die sich indessen nicht auf ontogenetische Untersuchungen gründet (1898, p. 528): „Die Art der Knospung ist die gleiche wie bei den 3 andern Familien der Thecaten. Der unterste Polyp ist der älteste, an seinem Stiel entsteht der 2., an dessen Stiel der 3. usw.; die Summe dieser primären Polypen bildet entweder eine Fächer — ebenso wie bei allen anderen Familien — oder aber eine Sichel.“ Diese Schilderung der Sproßbildung der Plumulariden, offenbar ein Rückschluß aus den morphologischen Verhältnissen des fertigen Stockes und dem Vergleiche mit den Campanulariden, trifft nicht zu. BRAEM (1894) hat in seiner Arbeit über das Verhalten der Keimblätter bei der Knospung eine Abbildung für eine Sproßspitze von *Plumularia echinulata* gegeben, welche, wie hier voraus bemerkt sei, den Verhältnissen völlig entspricht. Eine Erörterung über den Stockbau hat er jedoch nicht daran angeschlossen.

Um alle Stadien der Stockentwicklung zu erhalten, züchtete ich mir junge Plumularien. Es wurden Steine mit daraufsitzenden Rasen von *Plumularia echinulata* und *P. setacea* mit weiblichen Gonangien, die reife und auch schon in Entwicklung begriffene Eier enthielten, in kleine Aquarien eingesetzt, durch die ein Luftstrom dauernd geleitet wurde. Der Boden des Aquariums wurde mit Glasplatten (Objektträgern) belegt, und an der Wand wurden solche angelehnt und andere frei im Wasser aufgehängt. Nach einiger Zeit schlüpfen Planularlarven aus den Gonangien aus. Die kleinen länglich-ovalen Larven (Fig. 47) schwammen mit ihrer Flimmerbekleidung frei im Wasser; viele ließen sich auf den Glasplatten nieder. Diese konnte man nun leicht herausnehmen und die Tierchen im hängenden Tropfen oder mit einer Flüssigkeitsschicht überschwemmt unter dem Mikroskop beobachten und zur Weiterentwicklung ins Aquarium zurücksetzen oder fixieren. Auf der Unterlage sah ich die Planulae oft wie Planarien umherkriechen, wobei das Vorderende meist stumpf, das Hinterende spitz auslaufend war (Textfig. Q). Nach einiger Zeit des Umherschwimmens und -kriechens setzen sie sich fest. Ihre Umwandlung in die junge Stockanlage geben die Figg. 48—51 wieder. Sie sind nach lebenden Tieren mit dem Zeichenapparat entworfen. Allmählich nehmen die Larven eine rundliche Gestalt an, unten platt, der Unterlage angepaßt, oben kupfelförmig (Fig. 48). Dann hebt sich in der Mitte ein an der Spitze abgerundeter Kegel empor (Fig. 49). Allmählich setzt sich eine basale Platte gegen den zylindrischen jungen Hydrocaulus

deutlicher ab (Fig. 50). Der Hydrocaulus wächst nun weiter und scheidet auf der Oberfläche ein zunächst noch sehr dünnes Periderm ab. Nach kurzer Zeit wird der Ring gebildet, der an der Basis jedes Stämmchens auftritt (Fig. 51). Die Basalplatte wächst auf der Unterlage in die Breite und erhält einen gelappten Umfang. Hier beginnen schon die Rhizostolonen vorzuwachsen, die dann die verschlungene und weit verzweigte Hydrorhiza bilden, von der sich neue Hydrocaulen erheben und die allmählich zur Grundlage eines dichten *Plumularia*-Rasens wird.



Fig. Q.

Kriechen einer Planula  
von  
*Plumularia echinulata*.

Die Figg. 47—51 entsprechen etwa den Verhältnissen, die WULFERT (1902) für die ersten Entwicklungsstadien der festsitzenden Planulae und jungen Hydrocaulen bei der Campanularide *Gonothyracea loveni* beschrieben hat. Dort entwickelt sich in der Folge am Ende des Hydrocaulus eine Polypknospe und aus ihr ein erster Endpolyp (l. c., tab. 18, fig. 52). Es entsteht also aus der Planula, wie von der Hydrorhiza aus, eine Einzelperson, die dann später durch Lateralknospung zur Grundlage eines sympodialen Stockes werden kann. Bei den Plumulariden verlaufen die Bildungsprozesse an der Spitze nun wesentlich anders. Sie stimmen bei den jungen aus Planulae erzogenen Stöckchen und den jungen von der verzweigten Hydrorhiza aufsprössenden Hydrocaulen wie an der Wachstumsspitze älterer Stöcke bei den beiden untersuchten Arten im Prinzip völlig überein (Textfig. R). Zunächst ist ein wesentlicher Unterschied gegenüber den Campanulariden der, daß ein Endpolyp nicht gebildet wird.

An der gerade fortwachsenden Sproßspitze, unter dem „Vegetationspunkt“ (*v*) bildet sich eine laterale Knospe (Textfig. Ra *k*). In Fig. 52 ist auf einem Schnitt durch den Vegetationspunkt eines Stöckchens im Stadium der Textfig. Rb die erste Anlage der Knospe zu sehen. An der zur vorhergehenden Knospe (*k'*) entgegengesetzten

Seite tritt unter einer kleinen, halbmondförmig am Sproßscheiden hinziehenden Furche eben eine schwache Vorwölbung auf (*k*). Sie wird stärker, während die Sproßspitze weiter wächst (Fig. 53). In diesen Stadien und auch, wenn die laterale Knospe und der Stammscheitel noch weiter vorgewachsen sind, ist die Sproßspitze zweiteilig. Figg. 53 u. 54 ähneln auf den ersten Blick den Figg. 41 u. 42 von *Halecium*. Es ergeben sich jedoch zwei wesentliche Unterschiede. Einmal ist die überwiegende, in diesen Stadien das

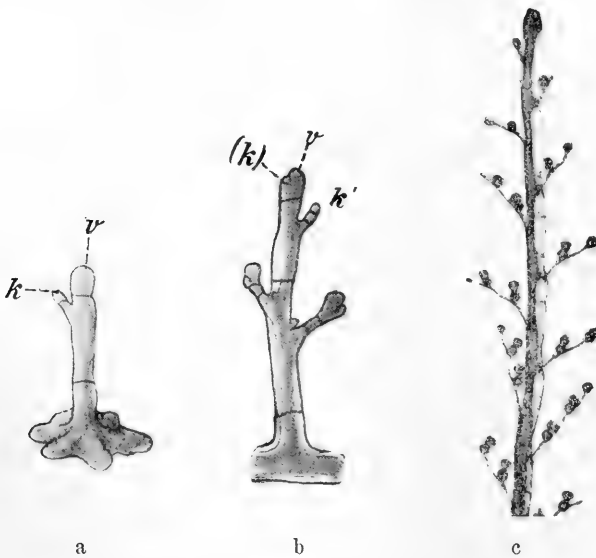


Fig. R. *Plumularia echinulata*.

a junger aus einer Planula entstandener Hydrocaulus. b von der Hydrorhiza aufsteigendes Stämmchen. c Spitze eines ältern Stockes (Mikrophotogramm).

Sproßende einnehmende Anlage bei *Halecium* (*k*) ursprünglich eine seitliche Knospe an dem Sproßteile, der einen Stammpolypen (Endpolypen  $p_2$ ) ergeben wird und erst sekundär zur Seite rückt. Die Sproßfortsetzung entsteht also ursprünglich subterminal (Fig. 38). Bei *Plumularia* hingegen nimmt immer die Stammkuppe, der Vegetationspunkt des axialen Sprosses, die Spitze ein; das Wachstum ist also ein monopodiales, ähnlich wie wir es bei *Hydrallmania* trafen. Ferner entwickelt sich bei *Halecium* aus dem zurückbleibenden, sekundär lateral stehenden Gebilde ein sitzender Primärpolyp, d. h. ein Hydranth ohne einen freien Stielabschnitt, bei *Plumularia* wird von

der subterminalen Knospe zunächst ein Stielabschnitt gebildet. Kurz nach der Abgabe dieses seitlichen Sprosses wird am Stamme ein Peridermring abgeschieden, die basale Begrenzung des nächsten Internodiums, an dem erstern 2 Ringe, die Gelenke, die an der Basis der Hydrocladien zu finden sind (Fig. 55).

Verfolgen wir nun das Schicksal der subterminalen Knospe und damit die Entstehung der Hydrocladien. Nach einem Stück Längenwachstum über die Ringe hinaus schwillt das Ende keulenförmig an (Fig. 54). Die Auftreibung des Sproßendes ist etwas nach oben gewendet, und an der Unterseite gliedert sich durch eine Verdickung und dann eine Faltung der Blätter unter dem Periderm des Scheitels ein neuer Sproßteil, eine Achsenknospe, ab (Fig. 56, 58 *ax*). Der keulenförmig angeschwollene Teil der Sproßspitze wendet sich nun noch stärker nach oben; er wird zur Polypenknospe (*p*); er wächst weiter und bildet eine Endplatte aus (Fig. 59). Die mit dieser Hydranthenanlage zugleich gebildete Achsenknospe wächst auch weiter; zunächst wird sie von der Polypenknospe nur durch eine Peridermscheidewand (Fig. 58 *ff.*) getrennt, entsprechend dem später mit der Achse „verwachsenen“ Teile der Hydrotheca; dann hebt sie sich frei ab und setzt das Hydrocladium fort.

Die weitere Entwicklung der Polypenknospe ist nun in wesentlichen Momenten von der niedrigen Hydrotheca bedingt. Bald ist von der mit einer Endplatte wachsenden Knospe (Fig. 58) seitlich die Höhe der Hydrotheca erreicht. Nun wölbt sie das Häutchen, das ihr Ende überzieht, vor und nimmt eine rundliche Form an, die an *Halecium* erinnert (Fig. 60 *ff.*, vgl. Fig. 43). Auch die Tentakelbildung verläuft entsprechend; am Endplattenrande sind die bekannten Entodermkegel entstanden, die in das Ectoderm hineinwachsen und es vorwölben (Fig. 60). Später wachsen, genau wie bei *Halecium*, die jungen Tentakelchen, deren Entoderm sich durch eine Stützlamelle von dem Entoderm der Gastralhöhle abgesetzt hat, unter dem Peridermhäutchen, dicht gedrängt nach der Kuppe des immer noch flachen Mundkegels zu (Fig. 61, 62). Unterdessen vollziehen sich in der Polypenwand die Differenzierungen, die der erwachsene Polyp aufweist. Schon früh zeigen im Entoderm die Zellen der obern Körperhälfte feinkörnigere, dichtere Struktur, die sie mit den Zellen des Mundkegels zusammen von dem übrigen Epithel unterscheidet (Fig. 61). Bald tritt im Verein damit eine eigentümliche Erscheinung auf, die zum Längenwachstum des Polypen in Beziehung steht. Während bei *Halecium* der freigewordene Polyp,

dessen Mund sich schon geöffnet hat, erst allmählich die volle Länge erreicht, ist der *Plumularia*-Polyp darin den Campanulariden ähnlicher, daß er nach seinem Freiwerden schon im wesentlichen die Gestalt des fertigen Hydranthen hat. Da in der niedern Hydrotheca unter der Peridermdecke eine ungehemmte Streckung nicht möglich ist, wachsen die Wände in einer Ringfalte nach innen (Fig. 62). Diese Faltung tritt an der Stelle ein, wo sich auch am erwachsenen Tiere der „Vormagen“ von dem proximalen Teile des Polypenkörpers durch eine Einziehung absetzt. Sie ermöglicht eine wesentliche Verlängerung der Körperwand, da die Falte soweit vorwächst, daß der Gastralraum dadurch völlig geschlossen wird. Auf ihrer Oberseite zeigt das Entodermepithel den Charakter des Vormagens, auf der Unterseite den der übrigen Gastralhöhle des Polypen. Sobald nun der Mund durchgebrochen ist und der Peridermüberzug abreißt, wird die Falte der Körperwand wie die Falten einer Ziehharmonika ausgezogen, und der junge Polyp hebt sich aus der Hydrotheca heraus (Fig. 63).

Die Achsenknospe ist inzwischen weiter gewachsen und hat einen Peridermring abgeschieden, der das Ende dieses Hydrocladialinternodiums bezeichnet (Fig. 57). Weiterwachsend bildet sie nun bei *Plumularia echinulata* gleich wieder ein polypentragendes Internodium (Textfig. P u. R), bei *P. setacea* zunächst ein Zwischenglied, das nur ein Nematophor trägt (Textfig. P). Der zweite Polyp entsteht genau auf gleiche Weise wie der erste, in engstem Zusammenhang mit einer das Hydrocladium fortsetzenden Achsenknospe. Die Bilder sind völlig gleich; die Figg. 56—62 stellen teils die Entwicklung eines ersten Polypen dar, teils eines in der Reihe höher stehenden. Diese Art des Spitzenwachstums stellt eine ähnliche Stufe in der Verlegung des Sproßwachstums an die Spitze dar, wie sie in der Sertularidenreihe etwa bei *Sertularella* erreicht ist.

Die Entwicklungsgeschichte führt uns zu einer erneuten Diskussion der Frage nach dem morphologischen Werte des Hydrocladiums. Nach der Auffassung von DRIESCH und K. C. SCHNEIDER sind die Polypen des Hydrocladiums und die seine Achse fortsetzenden Sprosse (Achsenknospen) nicht gleichwertig. Der 1. Hydrocladialpolyp ist nach den Autoren ein „Primärpolyp“, ein Sympodialpolyp des Hauptstammes; die an ihm entstehende Knospe (Textfig. P  $a_1$ ,  $b_1$ ,  $c_1$  etc., Fig. 53 *ax*) ist also eine Sekundärknospe, während die folgenden, genau gleich entstehenden Sproßteile (Textfig. P  $a_2$ ,  $b_2$  etc., Fig. 56 *ax*) Primärknospen sind, da

alle Polypen, die auf den ersten folgen, die Einzelpersonen des Seitenzweiges sind. In bezug auf die Ontogenese ist diese Auffassung sicher unrichtig. Es handelt sich nicht um ein uneinheitliches Gebilde, dessen 1. Polyp in einer engeren Beziehung zum Hauptstamme entsteht, sondern um einen Sproß, der aus einer subterminalen Knospe hervorgeht und ein einheitliches typisches Spitzenwachstum zeigt, das stets einen Polypen und eine Achsenknospe zugleich entstehen läßt. Sein 1. Polyp bildet sich als Endpolyp an der Spitze der Lateralknospe in gleicher Weise wie alle folgenden. Wir haben diese Entwicklung nun mit der Seitenzweigung der übrigen Thecaphorenfamilien zu vergleichen. Da fragt es sich: ist anzunehmen, daß in der Phylogenese im Anschluß an das monopodiale Wachstum eine Abänderung der primitiven Knospungsverhältnisse in der Art stattgefunden hat, daß die untersten Hydrocladialpolypen den Stammpolypen der übrigen Thecaphoren gleichzusetzen sind und der Rest des Hydrocladiums einem Seitenzweige entspricht? Es müßten dann die Primärpolypen des Stammes im Gegensatz zu den entsprechenden Hydranthen von *Halecium* und zu allen übrigen sitzenden Hydranthen des Plumularidenstockes sich vom Hauptstamme mit einem freien Stielabschnitt erheben und mit den Seitenzweigen, den Sekundärknospen, in immer nähere Beziehung getreten sein, gleichsam auf jene hinaufgerückt sein. Bei sämtlichen andern Thecaphoren sind alle „Primärknospungen“, sei es an einem Haupt- oder Seitenstamme, unter sich gleichartig. Von ihnen verschieden sind in der Art der Verbindung mit dem Stamme alle Sekundärknospungen, die zu Seitenzweigung führen. Die Primärpolypen zeigen enge entwicklungsgeschichtliche Beziehung zum Stamme, dem sie dann als „Stammpolypen“ ansitzen. Die Sekundärknospen legen den Grund zu einem neuen Stamme und stehen zu den Polypen des Hauptstammes nur in der Beziehung, daß sie am Stamm von der gleichen Knospungszone aus gebildet werden (vgl. die Sertulariden und Haleciden). Der neue Stamm ist ein einheitliches Gebilde, und seine Polypen stehen zu ihm in derselben nahen Beziehung wie die Hauptstammpolypen zum Hauptstamme. Wenn wir auf Grund davon eine junge Hydrocladialanlage vergleichen mit einem eine Seitenzweiganlage tragenden Internodium bei andern Formen, z. B. *Halecium*, so können wir die am Ende der Lateralknospe zusammen entstehenden Anlagen — Polypenknospe und Achsenknospe — hier wie dort nur als erste Stammpolypenanlage am Seitenzweig und als die Achse fortsetzende „Primärknospe“ auffassen (vgl. Fig. 46 mit Fig. 53,



54). Alle Polyphen des Hydrocladiums sind danach homolog, wie alle Polyphen an einem Sertulariden- oder Halecienzweige. Somit ist die am monopodialen Hauptstamme subterminal vorwachsende Hydrocladialknospung einer Seitenzweigknospung der andern Familien zu vergleichen, also einer Sekundärknospung am Stamme.

Diese Auffassung stellt aber die Frage: wo sind die Primärknospungen des Stammes? Ein Fehlen der Primärhydranthen ist natürlich unmöglich bei einem sympodialen Wachstum; denn da könnte ja überhaupt keine Hauptachse vorhanden sein, wenn die Primärpersonen, die sie als aufeinanderfolgende Einheiten aufbauen, nicht vorhanden wären. Wenn sich aber die Wachstumsregion an die Spitze verschoben hat, ein Wachstum mit terminalem Vegetationskegel eingetreten ist, an dem alle Anlagen subterminal hervorknospung, so ist das Sproßwachstum davon unabhängig geworden, ob eine der Knospungen unter der Spitze gebildet wird oder nicht. Besonders charakteristisch für die Plumulariden ist ihre Fiederung und die Entfaltung ihrer Seitenzweigsysteme. Wir sehen auch z. B. bei *Hydrallmania* die Seitenzweige am Stamme gleichzeitig mit der zugeordneten Polyphenknospung (Fig. 36, 37) entstehen; so ist es durchaus möglich, daß sie bei einer weitgehenden Anpassung an die Seitenzweigausbildung vor den Polyphenanlagen desselben Internodiums entstehen oder sogar dann, wenn diese überhaupt nicht mehr gebildet werden. Dann sind alle Knospungen, die am Stamme entstehen, Sekundärknospungen, und die Primärpolyphenknospungen, die in ihrer Bedeutung für die Kolonie bei Formen wie *Hydrallmania* schon sehr zurücktreten, sind in der Entwicklungsgeschichte ganz weggefallen.

Für die Auffassung, daß das Hydrocladium, wie es ontogenetisch ein einheitliches Gebilde ist, auch phylogenetisch auf einen einheitlichen Sproßteil, einen Seitenzweig, zurückgeht, sprechen verschiedene weitere Tatsachen, die sich teils an unsern beiden Arten, teils an andern Formen beobachten lassen. Wenn die Bildung des Hydrocladiums sekundär von einem Stammpolyphen ausgeht, so muß man erwarten, daß die Hydrocladien in ihrer Stellung unbedingt an solche Stammpolyphen gebunden sind, d. h. nur da entstehen, wo ein Stammpolyphen zu erwarten wäre. Nun ist ja eine strenge Alternanz bei den Plumulariden die Regel und auch nicht verwunderlich, wenn man die Hydrocladien für Sekundärsproßsysteme hält; denn diese entstehen ja auch bei den andern Formen von der primären Knospungszone aus. Aber es kommen auch Ausnahmen von diesem

Verhalten vor, und bei *Plumularia echinulata* fand ich sie ab und zu. So zeigt Textfig. Sa an einem Internodium 2 Hydrocladien, die vollkommen gleich ausgebildet sind, ein Abweichen von der Norm, wie Seitenzweige es öfters zeigen (vgl. *Sertularella*, Textfig. Fd). Ferner können auch ausnahmsweise von der Hydrorhiza aufsteigende Sprosse eine einreihige Anordnung der Polypen zeigen. Diese Sprosse zeigen

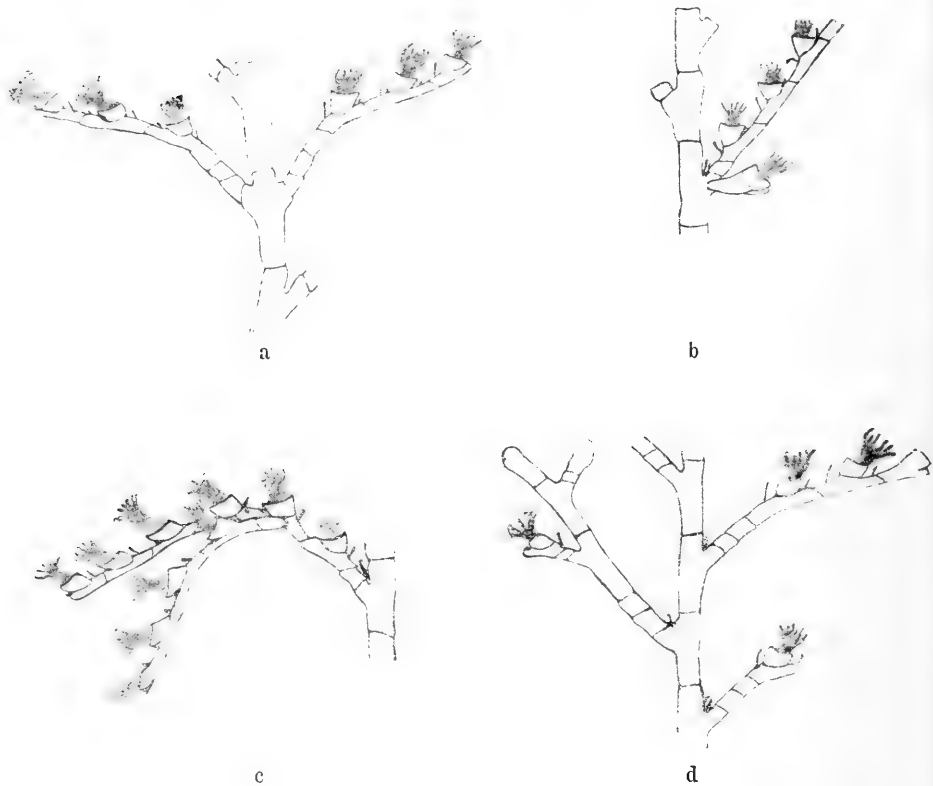


Fig. 5. *Plumularia echinulata*.

a abnorme Bildung von 2 Hydrocladien an einem Internodium. b, c überzählige Sekundärknospen. d Bildung eines „neuen Hauptstammes“.

in Ringelung und Nematophorenverteilung ganz den Typus von Hydrocladien derselben Species. Bei *Plumularia setacea* erhoben sich von derselben Hydrorhiza, die auf dem Stamme und den Hydrocladien eines *Aglaophenia*-Stockes in die Höhe gekrochen war, normale Stämmchen mit typischer, beiderseitig alternierender Hydro-

cladialanordnung und einfache Hydrocladien. Die Stöckchen waren alle noch ziemlich jung. An den normalen Stöcken sind die einzelnen Hydrocladien noch kurz und tragen erst wenige Hydranthen; die auf der Hydrorhiza stehenden „Hydrocladien-Stämme“ haben etwa gleiche Höhe wie die ganzen typischen Stämme und eine ganze Anzahl von Hydranthen hintereinander. So erscheinen sie, allein für sich betrachtet, als eigentümliche Stöckchen mit einreihiger Polypenanordnung, deren Zugehörigkeit zu *Plumularia setacea* hier jedoch durch das Vorkommen auf derselben Hydrorhiza, ja nahe beieinander auf demselben Stolo, garantiert wird. Dies beweist auch, daß das ganze Hydrocladium einem Zweige zu homologisieren ist, da auf der Hydrorhiza von einem Primärpolypen mit Sekundärknospung nicht die Rede sein kann.

Hier sei auch noch die Bildung von überzähligen Sekundärknospen erwähnt, die ausnahmsweise außer den normalen Seitenzweigen auftreten können. Bei *Plumularia echinulata* fand ich sie ab und zu. Sie gehen von den normalen Knospungsregionen aus und finden sich demnach am Hauptstamme im Durchschnittskreise der Hydrocladialknospen (Textfig. Sb) oder auch an der Basis der Stammopolypen der Hydrocladien, und zwar können sie am ersten so gut wie an den folgenden auftreten. Meistens gehen lange Polypenfolgen nicht aus ihnen hervor; aber manchmal können sie auch zu völligen akzessorischen Hydrocladien auswachsen (Textfig. Sc).

Bei vielen Plumulariden kommen „Zweige höherer Ordnung“ oder „neue Hauptstämme“ vor, das sind am Hauptstamme des Stockes an Stelle eines Hydrocladiums seitlich ansitzende Sprosse, die wie jener selbst auf beiden Seiten Hydrocladien tragen. Auch bei *P. echinulata* werden sie gefunden. DRIESCH (1890, II) sagt über sie: „Das zur Bildung neuer Hauptstämme führende abnorme sekundäre Knospungsverhalten besteht darin, daß die normal gebildete Sekundärknospe sich nicht nach oben, sondern nach unten wendet, also nach oben ihre Primärknospe abgibt und so fort. So wird der Seitenzweig zu einem Fächer“ (l. c., p. 661). Diese Schilderung trifft so wenig zu, wie ich sie für das Spitzenwachstum der Hauptstämme gültig fand. Die neuen Hauptstämme wachsen genau wie die alten. Es entsteht überhaupt am Ende keine Polypenanlage, wie dies der Fall ist, wenn die Seitenknospe zu einem Hydrocladium werden soll. Es entwickelt sich vielmehr ganz wie an einem jungen Hydrocaulus ein Sproßvegetationspunkt, der subterminale Knospen abgibt (Textfig. Sd). Sobald eine Polypenanlage gebildet ist, ist die Art

dieses Sproßstückes bestimmt; die Art des Spitzenwachstums entscheidet, was für ein Gebilde aus der Knospe wird. In diesem Falle läßt sich natürlich überhaupt keiner der Polypen, die der Seiten-

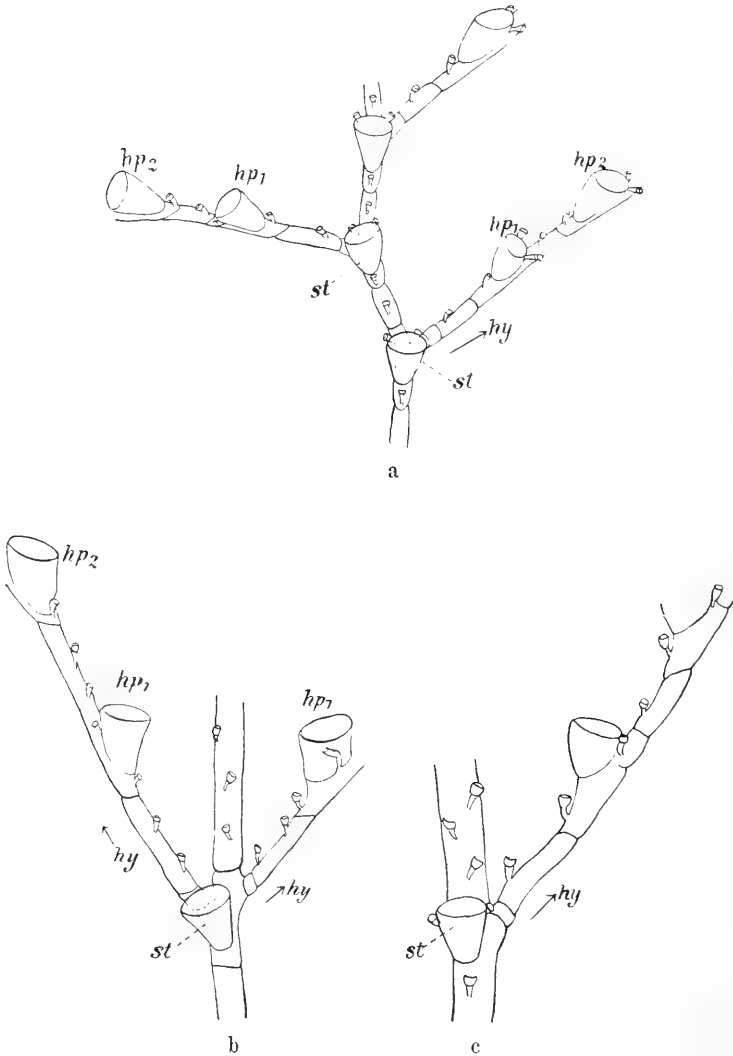


Fig. T.

a *Plumularia alternata* NUTTING. b *Plumularia clarkei* NUTTING.

c *Schizotricha tenella* VERRILL. Nach NUTTING (1900).

st Stammopolypen des Hauptstammes. hy Hydrocladien. hp Hydrocladialpolypen.

stamm trägt, auf den Hauptstamm als Primärpolyp beziehen. Alle sind Stammpolypen an den Hydrocladien des Seitenstammes.

Alle diese Tatsachen nötigen zu der Auffassung, daß alle die subterminalen Knospen, die in alternierender Folge an einem *Plumularia*-Vegetationspunkt entstehen, Seitenzweigknospen, in Homologie mit Campanulariden, Sertulariden und Haleciden „Sekundärknospen“ sind. Die meisten wachsen im Hydrocladialtypus, der spezifischen Form der Zweigausbildung bei den Plumulariden, weiter, während einige das Spitzenwachstum der Hauptstämme annehmen, wie andererseits von der Hydrorhiza sich ausnahmsweise ein Sproß von Seitenzweigtypus erheben kann.

An die Betrachtung der normalen und exzeptionellen Stockausgestaltung bei *Pl. echinulata* und *Pl. setacea* seien noch einige Bemerkungen über andere Formen, von denen mir Material zu entwicklungsgeschichtlicher Untersuchung nicht vorlag, angefügt, die den Zweck haben sollen, die hier gewonnene Auffassung von dem morphologischen Wert der Hydrocladien an anders organisierten Formen zu prüfen. Bei einigen Plumulariden kommen Hydranthen am Stamme vor, Hauptstammpolypen, die den Primärpolypen bei andern Thecaphoren wohl homolog zu setzen sind. Es ist nun von Interesse, zu sehen, wie sich hier die Hydrocladien zu den Stammpolypen verhalten. Drei solche Formen habe ich in Textfig. T in verkleinerten Umrißkopien nach NUTTING's schönen Tafeln wiedergegeben. *Plumularia alternata* NUTTING (1900, p. 62) zeigt einen gefiederten Stamm (Textfig. Ta). Die Hydranthen sitzen ohne freie Stielabschnitte an Hauptstamm und Hydrocladien. Die Hauptstammpolypen sitzen auf der Vorderseite der ziemlich dünnen Stockachse. Die Hydrocladien, als deutliche Sekundärsprosse, entspringen auf demselben Stammdurchschnitt mit dem Primärpolypen und sind mit einem kurzen basalen Gliede an den Stamm angelenkt. *Pl. clarkei* NUTTING (1900, p. 61) vertritt die Formengruppe, der *Plumularia catharina* JOHNSTON und *Pl. geminata* ALLMAN angehören (Textfig. Tb). Bei allen tragen die Hauptachsen Stammpolypen in einer Reihe auf der Stammvorderseite. Auf derselben Höhe mit einem Stammhydranthen steht je 1 Paar opponierter Hydrocladien. Hier schließt sich auch DRIESCH's *Pl. catharina* var. *alternans* an, die sich durch ein Alternieren der Hydrocladien von den vorigen unterscheidet. Als weiteres Beispiel (Textfig. Tc) aus einer andern Reihe diene noch *Schizotricha tenella* VERRILL (NUTTING, 1900, p. 80). Allen diesen Arten ist gemeinsam, daß sitzende Stammpolypen an der Haupt-

achse stehen und die Hydrocladien von ihnen ganz unabhängig sind. DRIESCH führt dies auf den Umstand zurück, „daß hier, wo die primären Personen in 1 statt in 2 Reihen an der scheinbaren Axe angeordnet sind, die Bilder typischer Fieder, die doch hier wie dort das Resultat der Erzeugung sekundärer Knospen ist, in wesentlich anderer Weise vor sich gehen muß. Die Personen der primären Reihe liegen hier nicht zu beiden Seiten der Mediane des ganzen Stockes, wie dort, sondern in derselben; daher können sie nicht in die Hydrocladienbildung eingezogen werden“ (1890, p. 662). Wenn man nun aber diese Arten (Textfig. T) mit *Plumularia echinulata* und *Pl. setacea* (Textfig. P) u. a. m. vergleicht, so wird man, ganz abgesehen von den früher angeführten entwicklungs-geschichtlichen Tatsachen, keinen Grund finden, die dort mit a, b, c . . . bezeichneten ersten Hydrocladialpolypen mit den Hauptstammpolypen (st) hier zu homologisieren. Auch die rein morphologische Vergleichung spricht dagegen, daß die sitzenden Stammpolypen lange freie Stielabschnitte bekommen haben und mit den Sekundärsprossen in innige Beziehung getreten sind. Die Hydrocladien sind bei den Arten der *catharina*-Gruppe schon fertige Bildungen. Ihre Anlenkung am Stamm und ihr Bau im einzelnen ist den Hydrocladien der *echinulata*-Gruppe unmittelbar zu vergleichen. Dabei wird man aber auch den untersten Hydrocladialpolypen hier mit dem untersten dort homolog setzen müssen. Für die Hauptstammpolypen fehlt bei diesen Formen eine homologe Bildung. Die Homologisierung von DRIESCH basierte auf der irrigen Vorstellung von der Ontogenese der Plumularidenstöcke, die ein Sympodium aus sukzedenten Einzelpersonen annahm. Das abgeleitete monopodiale Wachstum erlaubte aber eine weitgehende Modifikation des ursprünglichen Knospungsprozesses, speziell ein Überwiegen der Zweigsysteme, in denen die charakteristische Ausbildung des Plumularidenstockes liegt, und damit ein früheres Hervortreten und an die Spitze Rücken der Sekundärknospen in der Entwicklungsgeschichte, während die Stammpolypen zuletzt gar nicht mehr gebildet werden. Es wird damit auch der scharfe Gegensatz zwischen den Plumulariden mit sitzenden Hauptstammpolypen und denen mit scheinbar langgestielten überbrückt. Von Interesse ist es, daß BILLARD in seinen Hydroidenstudien (1904) von einer ganz andern Seite, einer vergleichend anatomischen Untersuchung über die Sproßgliederung und die Nematophorenstellung, zu dem Ergebnis kommt, daß *Pl. catharina*, im Anschluß an *Pl. secundaria*, primitive Arten

seien, die der Wurzel der *echinulata*-Gruppe und andererseits *Antennularia* nahe stehen.

Fraglich könnte nur noch die Stellung von Formen sein, die nur einen Polypen auf dem Hydrocladium tragen wie *Plumularia obliqua* SAUNDERS, Formen mit einem „Primärsymphodium mit zweireihig gestellten Hydranthen an freien Stielteilen“ nach SCHNEIDER'S Auffassung (1898, p. 486). Allem Anschein nach müssen wir sie nun nicht für primitive, sondern für einseitig differenzierte, in bezug auf die weitere Ausbildung der Seitenzweige reduzierte Formen halten, dies um so mehr, als „junge Exemplare von z. B. *Pl. setacea* solchen von *obliqua* zum Verwechseln ähnlich sehen“ (DRIESCH). Hier aber handelt es sich sicher um eine Form mit typischen Hydrocladialknospen, die nur nicht immer gleich zu einer ganzen Polypenfolge auswachsen. Aber an der Spitze wird stets nach der für die Hydrocladien typischen Art des Spitzenwachstums eine Polypenknospe und eine Achsenknospe gebildet (Fig. 55). Auch der kurze Zweig von *Pl. obliqua* stellt nicht einen gestielten Endpolypen dar, sondern einen Sproßteil, mit dem die Hydrotheca des an der Spitze stehenden Hydranthen ein Stück weit verwachsen ist. Schon dadurch wird der abgeleitete und nicht primitive Charakter der Bildung klar. Dasselbe gilt wohl auch für die von NUTTING (1900) beschriebene *Monotheca margaretta*.

Wenn wir den Vergleich des Plumularidenstockes mit dem Aufbau der übrigen Thecaphoren durchführen wollen, bleibt uns noch die Betrachtung der Nematophoren. Ihr mannigfaltiger Bau, der unter den Plumulariden von sehr einfachen bis zu recht komplizierten Gebilden schwankt, wurde von mehreren Autoren eingehend behandelt. Ich erwähne nur MEREJKOWSKY (1862), WEISMANN (1883), v. LENDENFELD (1883), JICKELI (1883), NUTTING (1898). Eine spezielle histologische oder histogenetische Untersuchung liegt außerhalb des Rahmens der vorliegenden Arbeit. Wir untersuchen nur die Entstehung der Nematophoren aus den Blättern des Hydroidenkörpers und ihre Gesamtstellung in der Kolonie, die Frage nach dem „Personwert“ der Nematophoren.

Stadien der Nematophorenentwicklung finden wir überall an knospenden Sprossen. Ohne daß eine Hohlknospe auftritt, trägt doch die Bildung der Nematophoren ganz den Charakter der Knospung, beide Leibesschichten sind daran beteiligt. In Fig. 52 sehen wir die Anlage (*n*) zu einem der beiden Nematophoren, die bei *Pl. echinulata* an der Abgangsstelle jedes Hydrocladiums stehen. Im Ecto-

derm sind die Zellen höher geworden und färben sich intensiver. Das Entoderm darunter ist mehrschichtig geworden. Im Folgenden wölbt sich das Ectoderm nach außen vor, wie dies eine Hydrocladialnematophorenknospe in Fig. 56 zeigt, und vom Entoderm folgen Zellen, die der Stützlamelle aufliegen und sie ausstülpfen, und nun schiebt sich ähnlich, nur viel schmaler als in einer Tentakelanlage, eine Entodermssäule in dem Ectoderm vor, und die fingerförmige Anlage wächst hervor (Fig. 57 *n* u. *n''*). Die Nematophoren von *Pl. echinulata* sind von einem dünnen Peridermhäutchen überzogen, das sie später abstreifen, die von *Pl. setacea* scheiden auf ihrer Oberfläche eine Nematotheca aus, die durch ein schwaches Septum in einen basalen, langen, kelchförmigen Ansatzteil und einen distalen nieder-zylindrischen Mündungsabschnitt geteilt wird, die sich äußerlich durch einen Ring voneinander absetzen. Die freien Hauptstamm-Nematophoren, die bei *Pl. setacea* vorhanden sind, entstehen in einiger Entfernung von dem weiterwachsenden Sproßscheitel (Fig. 53, 55). Die an der Abgangsstelle eines Hydrocladiums stehenden wölben sich vor, wenn die Hydrocladialknospe schon ein Stück weit vorgewachsen ist (Fig. 52, 54). Von den Hydrocladialnematophoren entstehen die proximalen des Internodiums (Fig. 56, 57 *n*), etwa wenn sich am Sproßende Polypenanlage und Achsenknospe zu sondern beginnen, die distalen, direkt über dem Hydranthen stehenden, bei *Pl. setacea* und den meisten andern in Zweizahl, bei *Pl. echinulata* in Einzahl vorhanden (*n''*), wenn die Polypenknospe sich entwickelt hat und die Achsenknospe (wenigstens in der Regel) ein Stück weiter vorgewachsen ist. Bei *Pl. setacea* finden sich auch auf den Schaltstücken der Hydrocladien Nematophoren (Textfig. Pa), wie sie bei andern Formen auch auf Zwischengliedern des Stammes in Einzahl (z. B. *Pl. alternata*, Textfig. Ta) oder Mehrzahl hintereinander vorkommen (z. B. *Pl. clarkei*, Textfig. Tb).

In bezug auf den „Personwert“ der Nematophoren haben aus dem anatomischen Aufbau aus 2 Blättern die meisten Autoren geschlossen, daß die Nematophoren „reduzierte“ oder zu bestimmten Zwecken in der Kolonie spezialisierte Hydranthen seien. Nur JICKELI faßt sie als Organe des Hydroidenkörpers auf und setzt sie mit den Tentakeln in Parallele. Auch DRIESCH kommt zu dem Schlusse, daß die Nematophoren nicht modifizierte Hydranthen darstellen, sondern anfangs regellos verteilten Stockorganen, die in die gesetzmäßige Form des Stockganzen sich immer regelmäßiger einpaßten, den Ursprung verdanken. Es ist dies eine Konsequenz seiner Auffassung



des Stockaufbaues aus sukzedent knospenden Einzelpersonen. Wenn man dann die Nematophoren als Personen in das Gefüge des Sympodiums einordnen will, so ergeben sich allerdings Schwierigkeiten. Bei einigen Formen mit einreihiger Anordnung der Hydrocladialnematophoren (z. B. *Plum. echinulata*) „würde der 1. Hydranth nicht die 1., sondern die 3. Person der Pinnula sein“, was schon mit DRIESCH'S Auffassung vom Primärpolypencharakter des 1. Hydrocladialpolypen im Widerspruch stünde. Doch bei andern Formen sind die Stellungsverhältnisse an Hauptstamm und Ästen komplizierter, so daß man einen Wechsel von Fächer- und Sichelknospung in wiederholter Folge an einem Sproßteile annehmen müßte. SCHNEIDER (1898) stimmt DRIESCH'S Argumentation nicht zu. Ausgehend von Formen, bei denen (wie bei *Oplorhiza* ALLMAN) sowohl Hydranthen wie Nematophoren wie Blastostyle gleichwertig nebeneinander am Rhizom vorkommen, nimmt er an, daß die Nematophoren vom Stolo auf den Schoß übergewandert sind, um sich hier in bestimmter Weise zu verteilen. Wir müßten dann die Plumulariden zu primitiven Formen, deren Stockbildung noch wenig entwickelt ist, in nahe Beziehung setzen, während doch ihr hochkomplizierter Stockbau in seinem abgeleiteten Spitzenwachstum, der Polypenstellung auf einer Achsenseite etc. viel mehr auf Stöcke hinweist, deren ursprünglich sympodiales Wachstum sich schon in der Richtung zum einheitlichen Spitzenwachstum entwickelt hat, wie wir es z. B. bei den Haleciden fanden. Da nun bei den Plumulariden ein monopodiales Wachstum mit subterminaler Entwicklung der Anlagen an dem Vegetationspunkte vorliegt, bietet sich noch eine andere Auffassung für die Erklärung der Anordnung der Nematophoren, wenn man annimmt, daß sie aus Hydranthen entstanden sind. Die Bedenken, die DRIESCH geltend machte, fallen hier weg; denn aufeinanderfolgende Einzelpersonen im Sinne des Campanularidensympodiums kommen überhaupt nicht mehr vor. Sitzende Hydranthen entstehen wie bei *Hydrallmania* an den Knospungszonen des Stockes. Wenn wir nun an Sekundärpolypen denken, wie sie die Stamm- polypen mancher Halecien flankieren, so könnte man darauf wohl die paarigen Nematophoren bei den Stamm- und Zweighydranthen von Plumulariden beziehen (vgl. z. B. *Pl. alternata*, Textfig. Ta). Ob aber die am Hauptstamme und den Hydrocladien zwischen den Hydranthen in verschiedener Zahl auftretenden Nematophoren durch eine entsprechende Umwandlung von bestimmten Stamm- polypen in den Knospenfolgen entstanden sind, etwa solchen, in deren Höhe eine

Zweigknospe nicht ansetzte (vgl. in Textfig. O die zwischen den Seitenzweigknospen liegenden Primärhydranthen von *Halecium*), oder ob auch hier Sekundärpolypenknospen den Ausgangspunkt bildeten, läßt sich auf Grund der Formen, die schon so ausgeprägt den Plumularidentypus tragen, nicht entscheiden. Vielleicht geben Arten, welche primitivern Formen näher stehen, aber schon Nematophoren besitzen, darüber Auskunft. Soviel aber werden wir sicher vermuten dürfen, daß die Nematophoren Hydranthen entsprechen, die von den ursprünglichen Knospungszonen aus gebildet wurden, aber nach der Ausbildung eines monopodialen Wachstums am Stamme mannigfache Verschiebungen durchmachten, so daß man sie jetzt als „wilde“ Knospen (SCHNEIDER) an verschiedenen zum Teil phylogenetisch nicht mehr klar verständlichen Stellen auftauchen sieht. SCHNEIDER hat schon mit Recht die Parallele mit den Blastostylen gezogen, die bei den Campanulariden und Sertulariden stets die Stellung von echten Sekundärknospen einnehmen, ein Verhalten, das sich auch noch bei einigen Plumulariden findet (*Plumularia setacea*), bei vielen andern aber einer unregelmäßigen Verteilung an der Achse oder einer anderweitigen neuen Beziehung zu bestimmten Sproßteilen Platz gemacht hat.

Fassen wir unsere an den Arten der Gattung *Plumularia* gewonnenen Resultate kurz zusammen, so kommen wir zu den Sätzen: Das Wachstum der Stämme ist ein abgeleitet monopodiales. Die Hydrocladien sind einheitliche Zweige; sie entstehen aus subterminalen Knospen am Vegetationspunkte. An der Spitze der Hydrocladialspresse entsteht jeder Polyp im engen Anschluß an eine Achsenknospe, die den Sproß fortsetzt und von der aus die distalen (meist paarigen) Nematophoren ihren Ursprung nehmen. Bei vielen *Plumularia*-Arten werden Polypen, die den Stammpolypen („Primärpolypen“) der übrigen Thecaphoren homolog zu setzen sind, nicht ausgebildet; bei andern sind sitzende Stammpolypen auf dem Stammdurchschnitte der Hydrocladialknospen vorhanden. Die Nematophoren lassen sich in dem monopodialen Wachstumssystem auf eine Verschiebung der phyletischen Knospungsregionen beziehen und als spezialisierte Hydranthen betrachten.

An die Arten der Gattung *Plumularia* schließt sich *Antennularia* an. Ihre nahe Beziehung zu primitiven Plumularien hat neuerdings besonders BILLARD (1904) betont. Ihr Wuchs weicht durch zwei Hauptmomente von den Plumularien ab: die Wirtelstellung der

Hydrocladien und die Teilung des einheitlichen Cönosarcschlauches in der Peridermröhre des Stammes. DRIESCH behandelt diese Formen im 3. Teil seiner Tektonischen Studien (1891). Hier versagt die Anwendung des Personbegriffes vollständig; er versuchte keine Zurückführung dieser Stockform auf die Bauart der andern Thecaphoren, denen sie als etwas völlig Gegensätzliches gegenüberzustehen schien. Da wir die Entwicklung der *Plumularia*-Arten und ihr monopodiales Spitzenwachstum kennen, so gelingt die Zurückführung des *Antennularia*-Typus auf jene unschwer. Es hat sich hier das Wachstum mit einheitlichem Vegetationspunkte im Anschlusse an ein bedeutendes Stärkerwerden des Stammes noch viel mehr ausgebildet. STROHL (1907) hat in seiner Arbeit über „Jugendstadien und ‚Vegetationspunkt‘ von *Antennularia antennina*“ gezeigt, „daß in der Nähe der Stammspitze Ectoderm und Entoderm in eine undifferenzierte Masse übergehen“ und untersucht, wie unterhalb dieser Region sich die getrennten Cönosarcrröhren herausdifferenzieren. Diese innere Entwicklung macht die Verhältnisse des Spitzenwachstums wesentlich komplizierter, als sie bei den andern Plumulariden sind, und erinnert an die geweblichen Differenzierungen, wie sie unter einem Vegetationspunkte im Pflanzenreiche vorliegen. Zur Bildung der subterminalen Hydrocladienknospen vereinigen sich stets 2 Kanäle, wie dies von HAMANN (1882) beschrieben und von DRIESCH und STROHL bestätigt wurde. Die Knospungsregionen der *Plumularia*-Stämme, die alternierend oder opponiert gestellt sind, müssen bei der Entwicklung des *Antennularia*-Typus phyletisch zusammengedrückt sein unter allseitiger Umgreifung des Stammes. Eine Rekapitulation dieser Prozesse zeigt offenbar die Ontogenese der Antennularien in ihren „aufgelösten“ Wirteln und „plumularoiden Stadien“ (DRIESCH). Da mir Entwicklungsstadien von *Antennularia* selbst nicht vorlagen, sei nicht weiter auf diese Formen eingegangen; diese Hinweise sollen nur zeigen, daß auch sie sich aus den Wachstumsformen ableiten lassen, die wir von *Plumularia* her kennen. Sie stellen eine einseitige und extreme Fortbildung jener dar.

### *Aglaophenia.*

Der Stamm der Aglaophenien ist durch meist ziemlich tief einschneidende Peridermfurchen regelmäßig gegliedert. Jedes Internodium trägt gegen das obere Ende zu ein Hydrocladium, etwas auf die Stammvorderseite verschoben, und „cauline“ Nematophoren. Das Hydrocladium erhebt sich auf einem Ansatzstück am Stamme, das

meist ein Nematophor trägt. Von ihm setzt sich durch ein Gelenk das erste einen Polypen tragende Glied des Hydrocladiums ab. Alle Hydrocladialglieder sind gleich gestaltet und durch Gelenke voneinander getrennt. Jedes Internodium trägt einen Hydranthen und in enger Beziehung zu ihm 3 Nematophoren, die in ihrer Stellung genau den 3 Nematophoren entsprechen, die bei den meisten Plumularien (so *Pl. setacea*, vgl. Textfig. P) an den Hydrocladialinternodien sitzen. Sie werden sicher durch näheres Heranrücken an den Hydranthen aus homologen Nematophoren hervorgegangen sein. Von diesen liegt eins proximal vor dem Polypen („Medialnematophor“). Seine Röhre ist mit der Hydrotheca mehr oder weniger verwachsen und kommuniziert mit dem Calyxinnern meist nahe dem obern Rande. Die beiden andern Nematophoren sitzen distal seitlich neben dem Calyxrande am Hydrocladialstamme an. Ihre Röhren schauen nach der Seite und sind mit der Mündung meist nach vorn und oben gedreht („supracalycine Nematophoren“). Die Hydrotheca ist sehr hoch und weit und kann den ganzen Polypen bergen. Sie ist auf der „Rückseite“ mit dem Stamme verwachsen. Ihr Rand weist eine für die einzelnen Formen spezifische Zähnelung auf. Der Körper des Polypen ist durchaus ähnlich dem *Plumularia*-Polypen gebaut, nur ist die bilaterale Symmetrie wie auch die der so eng an die Achse angelegten Hydrotheca noch viel mehr ausgeprägt.

Meine Untersuchung des Sproßwachstums und der Polypenentwicklung bei *Aglaophenia* erstreckte sich auf 5 Arten aus dem Golf von Neapel: *Aglaophenia kirchenpaueri* HELLER (1868; vgl. MARKTANNER-TURNERETSCHER, 1890); *Agl. filicula* ALLMAN (1883; vgl. PICTET et BEDOT, 1900); *Agl. acacia* ALLMAN (1883; vgl. MARKTANNER-TURNERETSCHER, 1890; PICTET et BEDOT, 1900) und 2 *Agl. sp.*, die ich nach den mir zugänglichen Diagnosen nicht völlig einwandfrei identifizieren kann. Von einer systematischen Diskussion der Arten muß ich an dieser Stelle absehen; sie würde, zumal bei der mangelhaften Durcharbeitung der *Aglaopheniden* (mit Ausnahme der amerikanischen durch NÜTTING), einen zu breiten Raum einnehmen. Alle von mir untersuchten Arten stimmen in den wesentlichen Punkten der Stockentwicklung überein. Die auf Taf. 21 und 22 gegebenen Abbildungen beziehen sich auf *Agl. filicula* und die eine der erwähnten *Agl. sp.* Auf *Agl. acacia* werden wir um ihrer eigenartigen Verästelung willen eingehen.

Die Spitze des Hauptstammes (Fig. 64) nimmt ein breiter Vegetationskegel ein, der an die Kuppe des Seitenzweiges von



a

b

Fig. U.

a *Aglaophenia filicula*. b *Aglaophenia acacia*.

Photographien in natürlicher Größe.

*Hydrallmania* (Fig. 36) erinnert. Subterminal entstehen an ihm die Hydrocladialknospen und die Stammnematophoren, erstere als Auswölbungen beider Blätter, letztere als Ectodermvorwucherungen, in die, wie bei *Plumularia*, eine Säule von Entodermzellen hineinwächst. Nematophoren werden am Stamme in verschiedener Verteilung gebildet, bei unserer Form (*Ag. filicula*) eins frei am Stamme etwas über dem untern Drittel des Internodiums. 3 weitere haben enge Beziehung zum Abgange des Hydrocladiums. 2 davon flankieren rechts und links das Ansatzstück, wo es mit dem Stamme einen spitzen Winkel bildet (Achselnematophoren), sitzen also vom Hydrocladium aus lateral und nach rückwärts zu. Das 3. sitzt auf der Vorderseite des Grundgliedes des Hydrocladiums, da wo es aus dem Stamme herausspringt. Fig. 65 zeigt auf einem etwas schiefen Sagittalschnitt die Sproßkuppe (*Ag. sp.*) mit ihrem besonders hohen Ectodermepithel, von sehr dünnem Periderm überzogen (*v*). Unterhalb der Spitze hat sich eben eine junge Hydrocladialknospe gebildet und gleichzeitig mit ihr die Knospen der Achselnematophoren, von denen eins auf dem Schnitt getroffen ist (*n'*). Weiter unten ist ein Stammnematophor schon weiter vorgewachsen (*n*). Diese Bildungsprozesse sind denen von *Plumularia* (Fig. 52—55) sehr ähnlich, nur überwiegt die Dimension des Hauptstammes hier noch mehr als dort, und die Entwicklung von Hydrocladial- und Nematophorenknospen ist an der Spitze zusammengedrängt.

Die junge Hydrocladialknospe wächst nun ein Stück weiter, dann wird ein Peridermring gebildet, der das Ansatzstück des Fiederchens abschließt. Nun setzt das typische Spitzenwachstum der Hydrocladien ein. Es entsteht wie bei *Plumularia* der Polyp in engem Anschlusse an eine Achsenknospe, und diese Verbindung ist noch inniger geworden. Zugleich aber ist die Bildung der 3 Nematophoren des Hydrocladiums mit der Polypenbildung eng vereinigt worden. Diesen komplizierten Entfaltungsprozeß hat MÉREJKOWSKY (1882) beobachtet und, soweit dies ohne Anwendung der Schnittmethode möglich war, trefflich beschrieben und abgebildet (l. c., tab. 29 A, fig. 1—3, 12—13). Der äußere Verlauf läßt sich an den Spitzen der aufeinanderfolgenden Hydrocladienanlagen einer Stammspitze sehen (Fig. 64). Die einheitliche Hydrocladialspitze verbreitert sich in der Dorsoventralebene und wird dicker. Dann tritt zunächst jederseits eine Falte auf (Fig. 64,  $\frac{1}{2}$  Hydrocladium  $h_1$ , *fl*), die etwas von der Spitze entfernt in die Tiefe schneidet und ganz

ähnlich wie dies an der Spitze der *Hydrallmania*-Endfiederchen geschieht, die Hydranthenknospe ( $p$ ) von der Achsenknospe ( $ax$ ) trennt. Der Schnitt Fig. 66 zeigt unterhalb der Spitze schon eine peridermale Scheidewand zwischen den beiden Anlagen, während der Scheitel noch einheitlich wächst. An der Polypenknospe vollziehen sich nun die nächsten Veränderungen, deren Totalansicht in Fig. 64 die Spitzen der Hydrocladien  $h_1$  und  $h_3$  veranschaulicht. An der Ventralseite des Polypen verdickt sich das Ectoderm. Zuerst ist es einschichtig und aus sehr hohen Zellen gebildet, dann wird es mehrschichtig und tritt äußerlich als ein auf der Ventralseite der Hydranthenanlage hinauflaufender Wulst hervor. Ein mediosagittaler Schnitt (Fig. 66) zeigt, daß von der Basis der Polypenknospe her vom Entoderm ein dünner Zellenstrang ( $en$ ) sich in diesen Wulst hinein vorschiebt. Zwischen dem Entodermstrange und dem Entoderm der Hauptknospe lockern sich nun die ectodermalen Zellen im Verbands, und es treten kleine Lücken zwischen ihnen auf (Fig. 66), als wollten sie sich in ein lockeres Füllgewebe auflösen. Und nun tritt die erste Veränderung auf, die MÉREJKOWSKY am Totalpräparat wahrnehmen konnte: „C'est l'apparition dans l'ectoderme d'une fente qui se forme par une sorte de déchirure“ (l. c., p. 598, fig. 1). Dieser Spalt scheidet in der basalen Region Polypenknospe und Nematophoranlage, ohne aber gegen das distale Ende zu durchzugreifen (Fig. 67). Doch bezeichnet das Auftreten einer feinen peridermalen Wand im Ectoderm nun auch proximal die Grenze zwischen der künftigen Hydrotheca und der Nematophorenanlage, die sich nun frei vorzuwölben beginnt, um den abstehenden Teil der Nematothekröhre abzuschneiden (Fig. 64  $h_3$  u. Fig. 68), während die Hydranthenanlage gerade weiterwächst und den Hydrothekenrand abscheidet. Die Trennung der Nematophorenanlage von der Hydranthenknospe erfolgt natürlich früher, wenn es sich um eine Form mit sehr kurzem oder nur sehr wenig mit der Hydrotheca verwachsenen Medialnematophor handelt. Unterdessen hat sich an der Stelle, wo die Polypenknospe distal sich von der Hydrocladienachse absetzt, jederseits eine Vorwölbung gebildet (Fig. 64  $h_3$  *sn*). Es sind das die Anlagen der supracalycinen Nematophoren, die ein Stück weit mit der Theca verschmolzen sind und sich hakig gekrümmt nach vorn wenden. Auf dem frontalen Längsschnitt (Fig. 70, Tab. 6) sind sie auch getroffen. Dieser zeigt auch den Polypen schon weiter entwickelt. Er hängt nur noch basal und gegen die Endplatte zu mit der Theca zusammen. Basal sitzt der Polyp in dem Kelch auf dem Diaphragma fest, und es

zieht ectodermales Epithel die Wand hinauf, das auch die fertige Hydrotheca ein Stück weit auskleidet. Am Rande der Endplatte scheiden mächtige Ectodermwülste die Zähne des Thekenrandes aus, während darunter im Entoderm die Tentakelkeime zu wuchern beginnen (Fig. 69). Nun hebt sich die Endplatte von dem Deckelhäutchen ab (Fig. 71). Die Tentakel stülpen sich vor, und die Polypenwand bleibt nur durch eine trichterförmige ectodermale Haftlamelle mit dem Thekenrand in Verbindung (*hl*); diese bleibt bei den meisten Aglaophenien dauernd erhalten. Im Entoderm bildet sich die histologische Beschaffenheit des Epithels im „Vormagen“ und „Magen“ heraus (Fig. 72, 73), bevor sich die Einziehung der Wand geltend macht, die später diese beiden Abschnitte des Bauchteiles voneinander trennt (Fig. 74). Unterdessen hat sich der Spalt zwischen Polypenwand und Mesialnematophoranlage sehr erweitert (Fig. 68). Am längsten bleiben beide da in ectodermalem Zusammenhange, wo später die Kommunikation zwischen Nematothek und Calyxinnern besteht. Bei *Agla. kirchenpaueri* wird von der Unterseite dieser Ectodermbrücke das „intrathecale“ Septum, das von der Außenwand der Hydrotheca gegen den Polypen vorspringt, abgetrennt. Das Ectoderm der Nematophorenanlage scheidet gegen den Spaltraum zu ein Peridermhäutchen ab, so daß eine enge, ventral der Hydrotheca vorgelagerte Röhre entsteht (Fig. 73, 74). Das freie distale Ende der Nematophorenanlage hat die Mündung der Nematotheca ausgeschieden und sich zu der doppelten Endigung des Nematophors entwickelt (Fig. 74), auf deren histologische Ausbildung hier nicht näher eingegangen werden soll. Der ganzen Länge nach ist das Gebilde von dem axialen Entodermstrange durchzogen; einen axialen Hohlraum, wie ihn NÜTTING bei einigen Arten beschreibt, habe ich hier nicht gefunden.

Das Neue in der Hydrocladienbildung bei *Aglaophenia* gegenüber *Plumularia* ist das Zusammenrücken der am Stocke sitzenden Einzelindividuen. Die Internodien des Stammes und der Zweige sind verkürzt; die dort meist in gleicher Zahl vorhandenen Nematophoren sind derart an die Polypen herangerückt, daß sie in ihrer Entwicklung von ihnen abhängig geworden sind. Aus getrennten Knospungsprozessen ist ein Ausfaltungs- und Differenzierungsprozeß geworden, der besonders bei der Bildung des Medialnematophors auffällt. Auch die Sonderung von Achsenknospe und Polypenknospe (Fig. 66) ist gegen *Plumularia* (Fig. 58) gegen die Spitze zu verschoben unter einem stärkern Überwiegen der Achse. Es ist ein



Schritt zu einem monopodialen Wachstum, wie er auch etwa zwischen *Sertularella* (Fig. 13) und *Diphasia* (Fig. 26) liegt.

Eine Bildung von Seitenzweigen höherer Ordnung oder neuen Hauptstämmen kommt auch bei Aglaophenien vor. Bei den meisten findet sie sich in unregelmäßiger Weise, vorwiegend in den basalen Teilen der Stämme. Es wächst dann eine subterminale Knospe nicht nach dem Typus eines Hydrocladiums, sondern mit dem Spitzenwachstum eines Hauptstammes. Dabei finden wir nicht selten einen Wechsel des Spitzenwachstums in der Weise, wie wir sie im Folgenden bei *Agl. acacia* kennen lernen werden.

Bei *Aglaophenia acacia* ist das Auftreten neuer Hauptstämme Regel. Hat die Kolonie von der Hydrorhiza aus eine bestimmte Höhe erreicht, so erscheint ein Hauptast, der mit dem ursprünglichen Ast im Weiterwachsen gleichen Schritt hält. An beiden wiederholt sich nach einer Reihe von Hydrocladienfolgen dasselbe, so daß für den ersten Anblick das Bild eines dichotom sich aufteilenden Stockes entsteht (Textfig. U). Bei genauer Betrachtung erweist sich jedoch die Dichotomie als eine scheinbare. An jeder Verzweigungsstelle geht die

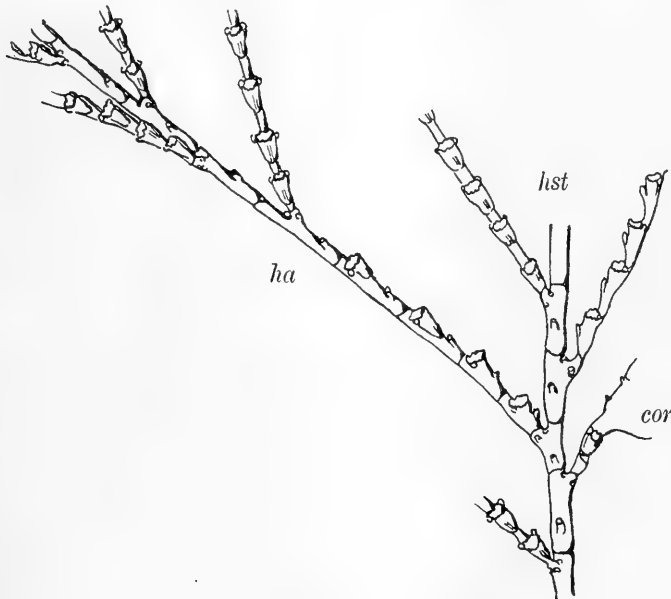


Fig. V.

*Aglaophenia acacia*. Abgangsstelle eines Hauptastes.  
*hst* Hauptstamm. *ha* Hauptast. *cor* Corbula.

Achse des betreffenden Stammteiles gerade durch oder wird nur ganz wenig aus ihrer Richtung seitlich abgelenkt. Der neue Stamm steht an der Stelle und in der Richtung eines Hydrocladiums. In derselben Region stehen meist Corbulae, ebenfalls Hydrocladien vertretend. Die Zweigabgangsstellen sind häufig hier etwas zusammengeschoben durch Verkürzung der Internodien. Aber in der Alternation stimmen stets Stammast und Corbulae mit den vorangehenden und folgenden Fiedern. Der neue Stamm selbst nun ist anfänglich noch kein richtiger Hauptstamm, er setzt wie ein Hydrocladium an; an seiner Basis stehen wie an der Abgangsstelle aller Hydrocladien 3 Nematophoren, und er trägt stets ein Stück weit nur Hydranthen auf der Vorderseite (Textfig. V). Dann wechselt das Spitzenwachstum, und es werden alternierende Hydrocladien gebildet. Der Übergang vom Hydrocladien-Typus zur Bauart des Hauptstammes ist kein ganz plötzlicher, sondern erfolgt in gewisser Weise vermittelt. Das 1. Internodium mit 1 Hydranthen und seinen 3 Nematophoren ist den gewöhnlichen Hydrocladiengliedern völlig ähnlich. Nur ist der Stamm etwas stärker, besonders sein Periderm ist dicker und zeigt das gelbe, hornartige Aussehen, das den Hydrocladien sonst fehlt und nur dem Stamme eigen ist. Nun jedoch strecken sich die sonst so kurzen Internodien, und es tritt an jedem ein caulines Nematophor auf zwischen dem Hydranthen und dem proximalen Grenzringe des Internodiums. Nach 3—4 Polypenfolgen hört dann das hydrocladiale Spitzenwachstum überhaupt auf, und die Achse wächst mit einem Vegetationspunkte weiter, an dem Hydrocladialknospen und cauline Nematophoren vorsprossen.

In allem zeigt sich in der Entwicklung von *Aglaophenia* eine Weiterbildung der bei den Plumulariden vorgefundenen Verhältnisse in der Richtung nach dem Zusammenrücken der Einzelpolypen und der Durchführung des monopodialen Wachstums an Hauptstamm und Hydrocladien.

---

## Allgemeiner Teil.

## A. Die Ausbildung der Thecaphorenstöcke und ihre Phylogenese.

Wenn wir die Entfaltung der Stöcke bei den Thecaphoren in Rücksicht auf ihre phylogenetische Stellung betrachten, müssen wir uns nach dem Vorangegangenen etwa folgende Anschauung bilden.

Am einfachsten ist die Art der Stockbildung bei den Campanulariden. Ihre Hydranthen sind selbständige Personen. Aus der Planula entwickelt sich wie bei *Tubularia* oder *Eudendrium* ein einfacher Polyp, ganz gleichgültig, ob es sich um eine dauernd unverzweigte Art handelt wie *Clytia* oder ob eine später sich verzweigende Form wie *Gonothyrea* vorliegt. Am Stiele dieses Polypen kann sich im letztern Falle eine Knospe entwickeln, und es entsteht, wie an dem Hydrocaulus eines athecaten Polypen, eine lateral ansitzende neue Person. Durch die weitere Entwicklung der Mutterperson, die sich nicht mehr über die Knospungszone hinaus erhebt, und das überwiegende Wachstum der Knospe unterscheidet sich nun die folgende Entfaltung des Thecaphorenstockes von der Koloniebildung der Athecaten. In der Unfähigkeit zu einem dauernden Längenzwachstum und zu der Ausbildung neuer Knospungsregionen in verschiedenen Höhen liegt der wesentliche Unterschied zwischen den thecaten und athecaten Polypen. Die Konsequenzen daraus hat K. C. SCHNEIDER formuliert (1898, p. 501): „In der Vereinigung aller oder fast aller Knospen auf einem bestimmten Umkreis am Hydranthenstiel ist die Ursache für die cymöse Verzweigung zu suchen. Denn nun konnte überhaupt der Schoß sich nur entfalten, wenn ihm die Seitenzweige über den Kopf wuchsen und wenn an diesen wieder das gleiche Verhältniss statt hatte.“ So bildet der Campanularidenpolyp seine „Primärknospe“, diese zeigt dasselbe Verhalten usw. Auf diese Weise entsteht der sympodiale Stock; aber jeder Polyp ist morphologisch etwas Fertiges für sich, und der die Sproßspitze einnehmende Hydranth ist einem einfachen Individuum von *Clytia* und einem einfachen athecaten Polypen homolog. Der Campanularidenstock als Ganzes ist mit dem Athecatenstock nicht vergleichbar.

Von der Knospungsregion an einer Person können noch „sekundäre“ Knospen vorwachsen, die für sich einem von der Hydrorhiza aufspriessenden Einzelpolypen entsprechen und unverzweigte einfache „Sekundärpolypen“ bleiben können oder, wenn sie selbst wieder

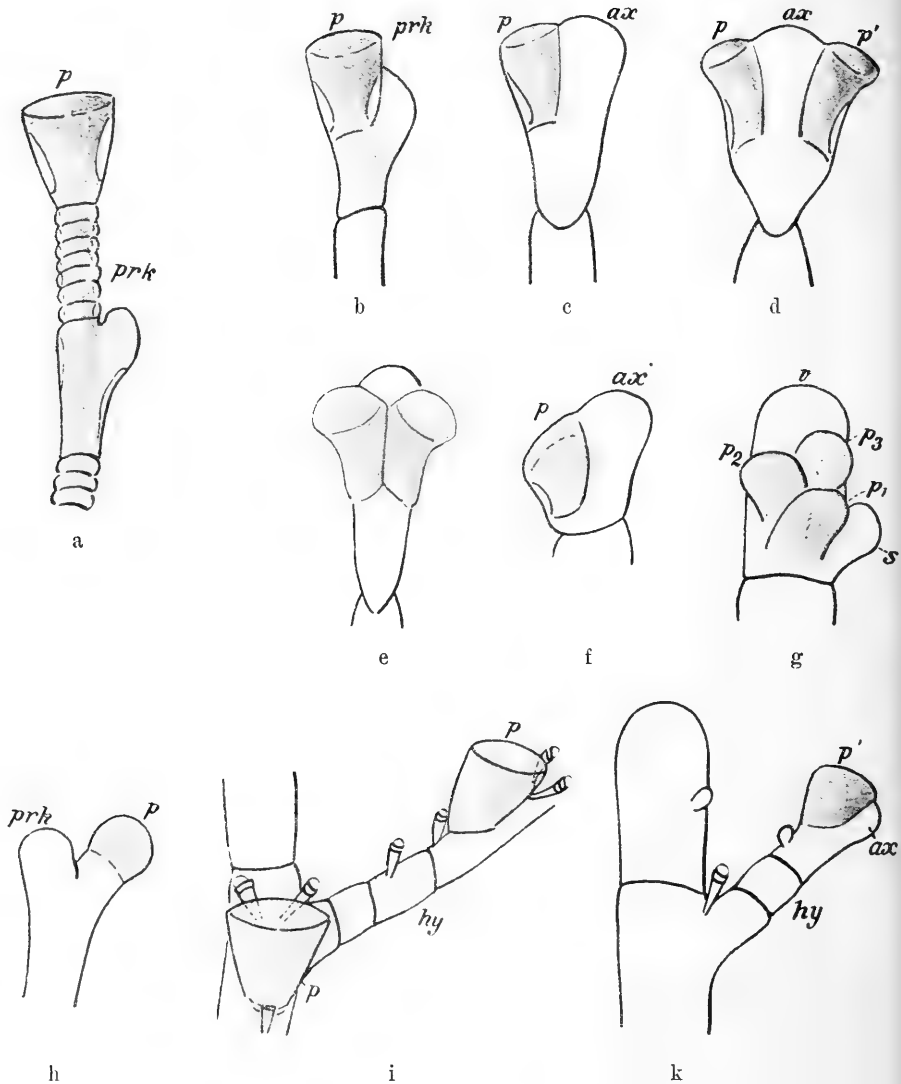


Fig. W.

Schemata zum Vergleich des Spitzenwachstums der Thecaphoren. a Campanulariden. b *Sertularella*. c *Diphasia* (primitiver Typus). d *Diphasia*, *Dynamena*. e *Sertularia* (mit ventral verschobenen Hydranthen). f *Hydrallmania*, Seitenzweige 2. Ordnung. g *Hydrallmania*, Seitenzweige 1. Ordnung. h *Halecium*. i *Plumularia* mit Stammpolyphen. k *Plumularia* ohne Stammpolyphen, Hydrocladialwachstum.

knospen, einem neuen Sympodium, einem „Seitenast“ den Ursprung geben.

Von dem einfachen Typus der Campanulariden haben sich nun die andern Familien der Thecaten entfernt.

Die Sertulariden werden wohl direkt aus Campanularidenformen sich entwickelt haben, mit denen sie noch jetzt durch „Zwischenformen“ verbunden sind. *Sertularella* zeigt den Modus der Primärknospung noch am reinsten. Die Sproßfortsetzung entsteht noch als Lateralknospe an der Polypenanlage, obgleich das Heranrücken der Knospungsregion an den Polypen schon in dem „Verwachsensein“ von Polyp und folgendem Sproßstück sich zu erkennen gibt, das auf der engen genetischen Gemeinschaft beruht. Ein Übergang zu diesem Wachstum wird daher wohl bei Formen zu suchen sein, die zwar schon *Sertularella*-Charaktere besitzen, aber völlig freie Hydrotheken (vgl. HARTLAUB, 1901, p. 8f.). Innerhalb der Sertulariden laufen nun aber verschiedene Reihen auseinander, die sich alle in ihrem Sproßwachstum von dem *Sertularella*-Typus entfernen, indem sie das Hinaufrücken der Knospungs- und Wachstumsregion an die Spitze immer weiter ausbilden. Schon bei *Sertularella* ist das aus der Planula hervorgehende Gebilde sowie die den Sproßscheitel einnehmende Polypenknospe (Textfig. Wb) nicht mehr dem einfachen Stammpolypen der Athecaten oder dem *Clytia*-Hydranthen gleichzusetzen. Die Anpassung an das sympodiale Wachstum ist soweit gediehen, daß an der Sproßspitze stets die Anlage von Endpolyp und Primärknospe zusammen entsteht. In den Gattungen *Diphasia*, *Sertularia*, *Dynamena* nimmt nun die wachsende Region des Stockes die Spitze ein. An Stelle der subterminalen Achsenknospung an einem Endpolypen tritt eine terminale. Aus einem einheitlichen Sproßscheitel gliedert sich die „Stammpolypenknospe“ (*p*) und die den Sproß fortsetzende „Achsenknospe“ (*ax*) heraus (Textfig. Wc). Während bei *Sertularella* zeitlich und morphologisch noch der Stammpolyp als Endpolyp dominiert und die Knospe als seine Lateralknospe entsteht, ist durch weitere Verfrühung der Knospe die Bildung beider in einen „Vegetationspunkt“ verschmolzen worden. An Stelle einer sukzessiven Knospung ist eine Differentiation aus gemeinsamer Anlage getreten. Damit ist das sympodiale Wachstum im Prinzip aufgegeben und der Übergang zu einem monopodialen gegeben, das aber prinzipiell verschieden ist von dem der Athecaten. — Letzteres ist im Gegensatz zu diesem terminalen Wachstum stets ein „intercalares“. Untergeordnete Modifikationen erfährt diese Wuchsart durch eine Verschiebung der Polypenknospen im Ver-

hältnis zur Achsenknospe, wie sie in dem paarweisen Zusammenrücken vorliegt, das in verschiedenen Reihen unabhängig eintritt (Textfig. Wd), und in der Verlagerung der Polypen auf die Vorderseite (Textfig. We), wobei sich die Stammpolypenknospen von der Sproßachse lateral oder auf der Ventralseite abfalten. Vollständig dominierend ist die Stammknospe bei *Hydrallmania* geworden. An den Seitenzweigen 2. Ordnung (Textfig. Wf) erinnert die Abfaltung der Hydranthenanlagen noch etwas an *Diphasia*; die Seitenzweige 1. Ordnung aber und der Hauptstamm zeigen ein neues Verhalten, das mit dem ursprünglichen sympodialen nichts mehr gemein hat. Ein mächtiger Vegetationskegel (Textfig. Wg und Fig. 36 u. 37) bildet, wie bei einem Pflanzensproß, die wachsende Spitze. Unterhalb davon wölben sich die Stammpolypen als richtige subterminale Knospen vor. So grundverschieden diese Wachstumsweise auch von der des Campanularidenstockes zu sein scheint, so haben wir doch alle Übergänge, die von der einen zur andern führen. Während zuerst der Stamm ein Teil des Polypen war, ist dadurch, daß die Knospungs- und Wachstumszone immer mehr an die Sproßspitze rückte und immer mehr von den Stielteilen der Einzelhydranthen zu allgemeinem Stockgewebe geworden ist, ein entwicklungsgeschichtlich selbständiger und dominierender Sproßvegetationskegel entstanden. Die Polypen stehen nun „am Stamme“.

Die Sekundärknospung haben die Sertulariden auch von den Campanulariden übernommen. An der Knospungsregion des Sprosses, auf dem Durchschnittskreise eines Polypen, entsteht die Knospe, die jedoch hier in der Regel dicht unter dem Stammpolypen lokalisiert ist. Der sekundäre Sproß verhält sich in bezug auf sein Spitzenwachstum so, als ob er von einer Hydrorhiza aufstiege. So ist jede Sekundärknospe bei den Sertulariden eine „Seitensproßknospe“, da an ihrem Ende sich Stammpolyp und Achsenknospe anlegen. Einfache Sekundärpolypen kommen hier nicht vor. Die Verteilung und weitere Verzweigung der Seitenzweige wird innerhalb der Gruppe fixiert und führt zu regelmäßig gefiederten Stöcken, bei deren Einbnigkeit häufig durch die Wendung der Polypen nach einer Seite eine „Zoidfläche“ (Vorderseite) ausgebildet wird. Bei *Hydrallmania* sind infolge der Spiraldrehung des Stockes die Hydranthen allseitig um den Hauptstamm und nach oben orientiert.

Eine phylogenetische Gruppierung der einzelnen Gattungen der Familie der Sertulariden läßt sich nur auf Grund einer Vergleichung der Entwicklungsgeschichte und der Morphologie der einzelnen

Formen vornehmen und ist auf Grund der hier vorliegenden Untersuchung von 7 Arten nicht möglich. Erwähnt sei nur noch, daß in der durchaus einseitigen Ausbildung des Polypen mit dem typischen abcaulinen Blindsacke *Sertularia* und *Hydrallmania* u. a. m. sich ganz an *Sertularella* anschließen, während *Diphasia* und *Dynamena* den Blindsack entweder sekundär verloren haben oder in Beibehaltung eines primitivern Zustandes nie erworben haben. Eine auffallende Erscheinung unter den andern Sertulariden ist eine Form mit auf der Hydorrhiza sitzenden Hydranthen, *Calamphora parvula* ALLM., die von ALLMAN (1888) als neue Gattung der Campanulariden aufgestellt wurde, von HARTLAUB (1901) aber zu den Sertulariden als *Sertularella parvula* gezogen wird. Vorausgesetzt, daß die Einordnung von HARTLAUB sich bestätigt, sollen wir die Form als primitiv unverzweigt (wie etwa *Clytia*) oder als einseitig spezialisiert mit Rückbildung der Verzweigung auffassen? Das letztere erschiene mir wahrscheinlicher, da allem nach die Verzweigung der Sertulariden (Spitzenwachstum!) nicht selbständig entstanden, sondern von einem cymösen, campanularidenartigen Typus weitergebildet wurde.

Wenn wir uns nun zu den Haleciden wenden, so finden wir in ihrem Polypenbau und seiner Entwicklung, besonders in der geringen Ausbildung der Hydrotheken, primitive Merkmale, und es ist sicher, daß man sich die Entwicklung des Endabschnitts der Peridermröhre von Athecaten in solche niedrige napf- oder zylinderförmige Basaltuben leichter vorstellen kann als in die mächtigen glockenförmigen Hydrotheken der Campanulariden. Aber das Stockwachstum der Haleciden weist schon auf eine lange Vorgeschichte hin, in der Stadien mit der Wuchsart von Campanulariden gestanden haben müssen. Das Wachstum der Stöcke zeigt nicht mehr wie dort die Aufeinanderfolge von selbständigen Einzelindividuen mit Fähigkeit zur Fortsetzung des Sympodiums durch weitere Knospung. Die Anpassung an das sympodiale Wachstum ist soweit gediehen, daß an der Sproßspitze, bevor eine Endpolypenknospe zur Ausbildung kommt, sich stets auch eine Achsenknospe anlegt (Textfig. Wh). Wir können nun kaum annehmen, daß die Haleciden von Campanulariden abstammen, d. h. daß Formen mit den ausgebildeten Charakteren dieser Gruppe unter ihren Vorfahren gewesen sind. Man muß vielmehr annehmen, daß beide Familien von Formen sich herleiten, die selbst noch primitive Thecaphoren waren, d. h. die Eigenschaft der Thekenbildung in den Anfängen erst besaßen, aber doch schon nach dem charakteristischen sympodialen Typus wuchsen. Diesen Typus haben

nun die Campanulariden ursprünglicher bewahrt, während die Halecien, zwar in bezug auf die Polypenhülle weniger weiterentwickelt, ihre Knospungsweise zu einer viel weitem Entfaltung brachten. In Rücksicht darauf habe ich sie in dem Schema (S. 465) „höher“, d. h. vom fraglichen Ursprung entfernter angeordnet.

In bezug auf die Sekundärknospung nehmen einige Halecien eine eigentümliche Stellung ein. Es können sekundär „Polypenknospen“ gebildet werden, die zu den Polypenbüscheln an einem Internodium führen (Fig. 44, 45). Aber es bilden sich bei *Halecium planum* und *Hal. plumosum* auch in regelmäßigen Abständen von der Sproßspitze typische „Seitenzweigknospen“, die von vornherein das Spitzenwachstum eines Stammes, d. h. die Anlage von Polypenknospe und Achsenknospe, zeigen (Fig. 46). Die regelmäßige Seitenzweigknospung ergibt gefiederte Stöcke, deren Fiedern stets einige Internodien mit Stammpolypen zwischen sich lassen.

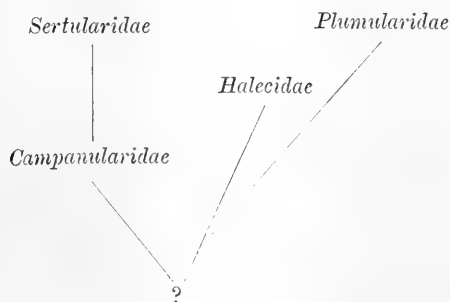
Bei den Plumulariden ist ein monopodiales Wachstum mit einheitlichem Vegetationskegel völlig durchgeführt. Subterminal entstehen die „Hydrocladialknospen“, Anlagen der Fiederchen, deren Spitzenwachstum etwa die Stufe von *Sertularella* einnimmt; es entsteht in engem Anschluß an eine Stammpolypenknospe die Achsenknospe (Textfig. Wk). Bei einigen Arten trägt die Stockachse Stammpolypen (Textfig. Wi), die bei den meisten Arten nicht mehr gebildet werden. Gegen die Annahme eines Hinausrückens der Stammpolypen auf die Hydrocladien bei den Formen ohne Stammpolypen sprechen die vergleichend morphologischen und entwicklungsgeschichtlichen Tatsachen, so daß man die subterminale Hydrocladienknospung der regelmäßigen Seitenzweigknospung der Halecien homolog setzen muß. Die am Stamme und den Zweigen vorknospenden Nematophoren sind nach Bau und Tektonik höchstwahrscheinlich spezialisierte Polypen, die von den Knospungszonen des Monopodiums aus gebildet werden in reicher Variation, wie sie eben das monopodiale Wachstum ermöglicht. Die gefiederten Stöcke der Gattung *Plumularia* bilden den Ausgangspunkt für die weitere Entwicklung innerhalb der Familie. Durch eine Verschiebung der Seitenzweigknospen an der Achse schreitet *Antennularia* zu einer Anordnung der völlig *Plumularia*-artigen Hydrocladien in Wirteln fort, während zugleich die Stammstärke und das Wachstum mit einem Vegetationspunkte, wie STROHL (1907) gezeigt hat, eine außerordentliche Ausbildung erfährt. In der Gattung *Aglaophenia* werden an die Hydranthen, deren Hydrotheken zu mächtigen Glocken geworden sind,



Nematophoren herangerückt und in nahe entwicklungsgeschichtliche Beziehung zu ihnen gesetzt. Auch hier hat der Vegetationskegel eine der Stammstärke entsprechende Ausbildung erlangt (Fig. 64).

Die geringe Ausbildung der Theken bei den *Plumularia*-Arten und manche Einzelheiten in Histologie und Tektonik der Stücke erinnert bei *Plumularia* an die Halecien. Wenn wir wohl auch nicht direkt die erstern aus den letztern herleiten dürfen, so ist doch sehr wahrscheinlich, daß sie beide Zweige eines phyletischen Astes sind, der sich früh von der andern Thecaphorenreihe (Campanulariden—Sertulariden) abzweigt hat, wobei aber unzweifelhaft die Halecien durchweg primitivere Charaktere bewahrt haben. In manchen Formen scheinen sie auch Ansätze zu einer plumularidenartigen Entwicklung zu zeigen.

Die Resultate über die phylogenetische Beziehung der Thecaphoren-Familien zueinander lassen etwa folgende schematische Gruppierung zu:



## B. Divergenz und Konvergenz.

Auf das Divergieren der Arten und Gattungen in ihrer Organisation brauchen wir nach den vorhergehenden Ausführungen kaum noch hinzuweisen. Ausgehend von einfachen Knospungsformen, die an die Lateralknospung der Athecaten anschließen, bilden sich neue Wuchsformen verschiedenster Art. Die Organisation des Polypenkörpers ändert sich und wird ungleichartig; die Hydranthen tragen Merkmale, die ihre Familien voneinander unterscheiden, und auch Gattungs- und Artmerkmale kommen zu reicher Ausbildung. Auch die passiven, nicht selbst lebenden Teile, die Peridermhüllen, ändern sich ab. In verschiedenem Umfang werden Thekenbildungen erworben. Verschlößmechanismen bilden sich aus und variieren von

Gattung zu Gattung. Und welche Mannigfaltigkeit finden wir in den Stockformen, wenn wir von den einfachen und gleichförmigen der beiden primitiven Gruppen der Campanulariden und Haleciden zu den Gattungen der Sertulariden und Plumulariden blicken!

Aber in dieser Mannigfaltigkeit, in diesen von einigen primitiven Typen auseinanderlaufenden Linien, finden sich Formen von auffallender Übereinstimmung ihres ganzen Habitus; Formen, bei denen die divergenten Charaktere ihrer Familien typisch, zum Teil sogar extrem ausgebildet sind, ähneln einander doch in der Gesamtform des Stockes und im allgemeinen Eindruck ihrer Architektur. Es ist das nicht Ähnlichkeit gleicher Abstammung, wie sie Arten zeigen, die der gemeinsamen Wurzel noch nahe stehen, sondern es ist das Zusammenbiegen von Ästen getrennt sich entwickelnder Familien, ein Ähnlichwerden in bestimmten Merkmalen von Formen, deren phylogenetische Vorfahren schon viel stärker divergierten, eine Erscheinung, die wir als Konvergenz zu bezeichnen pflegen. Solche Konvergenzerscheinungen finden wir unter den Hydroiden sehr zahlreich.

Schon die Herausbildung eines ganz entsprechenden monopodialen Wachstums bei auseinanderliegenden Formen (z. B. *Hydrallmania* — *Aglaophenia*, vgl. Fig. 36 und 64) ist eine auffallende Parallelbildung.

Die Verschiebung der Wachstumsregion gegen die Spitze ist ohne Zweifel von Vorteil für die Art. Zunächst wird durch die Verfrühung der Primärknospung eine Beschleunigung des Tempos der Stockausbildung erreicht. Schon bei den Campanulariden macht sich dieses Prinzip geltend, wenn nach einigen Knospungsfolgen die Primärknospung schon auftritt, bevor der Endpolyp der knospenden Person ganz fertig entwickelt ist (Textfig. A). Unterstützt wird die Verlegung der Wachstumsregion des ganzen Stockes an die Spitze dadurch, daß die freien Stielteile der Primärhydranthen reduziert werden. Dieses Sitzen der Stammpolypen findet sich nun wieder als unabhängige Erwerbung bei den Sertulariden und Plumulariden (mit den Haleciden mögen die letztern vielleicht gemeinsam das Merkmal erworben haben). Es ist dies einer der Gründe, die so lange eine enge Beziehung zwischen den beiden Gruppen vortäuschten. Das Motiv zu dieser Umbildung des primitiven Verhaltens wird wohl hauptsächlich in erhöhter Befestigung der Einzelindividuen an der Achse zu suchen sein und damit in dem verstärkten Widerstand gegen Wasserbewegung. Im Anschluß an dieses Sitzen gestaltet sich in den Parallelreihen auch der Bau der Polypen um. Die Hydrotheken und der Körper der Hydranthen selbst wird einseitig,

und die Theca erscheint teilweise mit dem betreffenden Achsenstück „verwachsen“. Damit geht Hand in Hand eine enge Verschmelzung der Hydranthenanlage und Achsenanlage am Vegetationspunkte. Ganz entsprechend finden wir eine Differenzierung jener beiden Anlagen durch Ausfaltung bei Sertulariden [z. B. an der Spitze der Endfiederchen von *Hydrallmania* (Fig. 34)] wie an der Hydrocladialspitze von *Aglaophenia* (Fig. 66). Weniger entwickelte, aber durchaus in der Beziehung von Polypenknospe und Primärknospe entsprechende Verhältnisse finden wir bei den *Plumularia*-Hydrocladien (Fig. 58) und *Sertularella* (Fig. 13). Also auch hier eine parallele Herausbildung ähnlicher Entwicklungsweisen. Und auch die peridermalen Abscheidungen der Polypenknospen, die Hydrotheken zeigen eine Konvergenz. Aus den primitiven niedrigen Theken der Plumularien entwickeln sich die mächtigen Glocken der Aglaophenien, die so stark wie die in der Campanulariden—Sertulariden-Reihe sind. Weitere Entwicklung brachte die Ausbildung der Sekundärknospung, die von den primitiven Formen übernommen wurde. Wo die Seitenzweigsysteme sich stark und regelmäßig am Stamme entfalten, fand auch er als Träger eine wuchtigere Ausbildung. Seine Dicke wurde wesentlich über die hergebrachte eines Stieles einer Person gesteigert dadurch, daß er bei abgeleiteten Formen zu einem selbständigen Kolonieteil mit eignem, axialem Vegetationspunkte wurde. Als „Einzelpersonen“ blieben nur die Hydranthenköpfchen, die nun „am Stamme“ entstehen. *Hydrallmania* aus der einen, die Plumulariden, besonders *Aglaophenia* und *Antennularia*, in der andern Reihe bilden Beispiele dafür. Einen guten Beweis dafür, daß die Steigerung der Achsendimension zu erhöhter Tragfähigkeit im Zusammenhange mit der entwicklungsgeschichtlichen Abänderung steht, geben uns auch gerade die erwähnten Formen dadurch in die Hand, daß die schwächern Endverzweigungen einen phyletisch ältern und einfachern Knospungstypus beibehalten haben.

Und dann die Fiederung der Stöcke selbst. Schon die Athecaten haben in *Pennaria* einen gefiederten Typus erreicht, dessen Regelmäßigkeit und einseitige Stellung der Polypen eine Habitusähnlichkeit mit gefiederten Thecaphorenstöcken ergibt. Und unter diesen ist in verschiedenen Gruppen ein Übergang von unregelmäßiger, büscheliger Verzweigung zu gesetzmäßig gefiederten Typen zu finden (Sertulariden mehrmals, Haleciden, Plumulariden). Bei extremen Formen führt diese Entwicklung auch in den verschiedenen

Reihen zur Differenzierung der Zweige gegenüber dem Stamme nach Dimension, Wachstumsweise und Ausbildung der Hydranthen.

Fiederstellung, einebnige Ausbreitung und die Verschiebung der Polypen auf eine Seite des Stammes führt bei vielen systematisch auseinanderliegenden Formen zu einer „Zoidfläche“ oder Vorderseite, nach der alle Personen Mundkegel und Tentakel wenden. Aber es fehlt auch nicht an Formen, die eine „Antizoidfläche“ vermeiden und eine allseitige Orientierung ihrer Polypen anstreben.

Bei *Hydrallmania*, *Thujaria*, *Antennularia* etc. sind alle Polypen nach oben gewendet und stehen auf rings um die Achse angeordneten Zweigen. Hier ist die Art und Weise, auf welche das Resultat bestimmter räumlicher Verteilung der Hydranthen erreicht ist, verschieden und damit auch der Habitus der Stöcke. Aber der Spiral-treppentypus der erstern und die Quirlstellung der Hydrocladien bei letzterer haben denselben Effekt. Und darin scheint mir eben die Erklärung für die beschriebenen Fälle von konvergierender Stockausbildung zu liegen. Diese Konvergenz ist noch eine viel ausgebreitetere und tritt noch zwischen viel entferntern Gruppen auf. So zeigen in ihrem Habitus Stöcke von Bryozoen und Primnoiden (*Octactiniaria*) eine geradezu frappante Ähnlichkeit mit Sertulariden und Plumulariden. Wenn man z. B. die schönen Photographien, die KINOSHITA (1908) von japanischen Primnoiden gegeben hat, vergleicht, so wird man zu den einzelnen Korallen einzelne Hydroidenformen finden, die eine ganz ähnliche Stufe der Annäherung an den geschlossenen Fiederstock oder eine dichotome Aufteilung repräsentieren. Ja sogar analoge Verschiebungen von Alternanz in Gegenständigkeit der Polypen finden sich, wie wir sie innerhalb der Diphasien z. B. fanden.

Ich glaube, alles spricht dafür, daß wir es in diesen Fällen mit Anpassungsformen zu tun haben. Verhältnisse der Wasserbewegung und allerhand Einflüsse der Umgebung werden den Stock direkt und indirekt bestimmen. Wichtige Faktoren sind sicher Abwehr der Feinde und Nahrungserwerb. Gerade auf letztere Motive, glaube ich, muß man viele der konvergenten Tierstöcke beziehen. Eine Anordnung der einzelnen Individuen, die möglichst dicht ist, aber auch jedes einzelne zur Wirkung bringt, muß von Vorteil für den Nahrungserwerb sein. Die gefiederten Stöcke der Sertulariden, Plumulariden und Prymnoiden lassen auf den Maschen eines lebendigen Reusenapparats in einer Fläche alle Polypen zur Geltung kommen. Fast der ganze Bezirk wird beherrscht durch die nahe

beisammen stehenden Polyphen mit ihren Nesselorganen. Und auch die Vorteile der allseitigen Anordnung der Polyphen bei *Hydrallmania* und *Antennularia* werden so verständlich. So verschieden die einzelnen Formen sind, jede zeigt ein gewisses Stellungs- und Ausbildungsprinzip der Hydranthen, das als die Ausprägung einer bestimmten Entwicklungsrichtung erscheint. Anpassung an gleiche Verhältnisse schafft einen bestimmten Habitus der Stöcke, Annäherung an eine gewisse Verteilung der Personen, eine Gesamtarchitektur, die etwas Bestimmtes leistet. Der Weg ist ein verschiedener, denn die Ausgangspunkte, an denen die Umwandlungen ansetzen können, die Entwicklungsstadien, sind in den verschiedenen Formen verschieden. Hier können verschiedene Wege zum gleichen Resultat führen. Die Verschiebung der Knospung an die Sproßspitze erfolgt bei *Sertularella* und *Halecium* auf verschiedene Weise; beide Knospungsarten tragen die Möglichkeiten zu weiterer Divergenz und Konvergenz in sich.

Mögen immerhin hier und da äußere Einflüsse direkt die Stockform modifizieren, Wasserverhältnisse die Länge, die Stärke und den Verzweigungsreichtum mitbestimmen, die typische Wuchsform der ganzen Kolonie, das „Wachstumsgesetz“ DRIESCH's ist vererbt, und für die Herausbildung des angepaßten Charakters ihrer ganzen Organisation muß wohl in allererster Linie die Selektion in Anspruch genommen werden. In der wenig spezialisierten Wuchsart der primitiven Arten waren viele Möglichkeiten gegeben. Ein Variieren nach den verschiedenen möglichen Richtungen hat z. B. aus Campanularidenformen Sertulariden werden lassen und unter diesen zu den mannigfachen aberranten Typen geführt. Welche der Variationen sich weiter ausbildete und eine neue Entwicklungsrichtung einleitete, darüber muß wohl ihre Tauglichkeit unter gegebenen äußern Bedingungen entschieden haben. Dadurch, daß in den verschiedenen Reihen ähnliche Möglichkeiten der Knospung gegeben waren und bald die eine, bald die andere ausgenützt wurde, konnten die konvergenten Formen in auseinanderlaufenden Reihen zustande kommen. Daß tatsächlich indirekt wirkende Faktoren, Selektionsprozesse, bei der Prägung der Hydroidtypen wirksam waren, zeigt z. B. die Herausbildung von Hydrotheken und Deckelapparaten, Ausscheidungen der lebenden Teile, die erst wirken können, wenn sie schon gebildet sind. So kann ich DRIESCH's Ansicht von der Bedeutungslosigkeit der darwinistischen Prinzipien (1891) für das Verständnis der Stockform der Hydroiden nicht zustimmen. Selbst-

verständlich kann eine Naturzüchtung die Veränderung der Knospungsverhältnisse nicht hervorrufen, sondern nur benützen.

Die Knospungsweise der Polypenstöcke ist weit mannigfaltiger, als es bisher schien. Die Thecaphorenstöcke fügen sich nicht aus scharf umschriebenen Einheiten zusammen, die nur als Einzelpersonen und in ihrer Zusammenordnung variieren können. Die Beziehungen, die zwischen den ursprünglich durch Knospung auseinander hervorgehenden Individuen bestehen, haben sich viel enger und bildungsfähiger erwiesen. Wenn bei den einfachen Formen die *Planula* einem Polypen den Ursprung gibt, der eine Reihe von Generationen durch Knospung entstehender Individuen einleitet, so determiniert die Larve einer *Hydrallmania* oder *Aglaophenia* eine weit kompliziertere Individualität, einen komplexen Tierstock. Wenn anfänglich die Stockform durch die Knospungsmöglichkeiten des Einzelpolypen bestimmt wird, so ist bei den fortentwickelten Formen ein indifferentes Stockgewebe, ein Vegetationspunkt, der die Spitze des ganzen Organismus einnimmt, der Träger der gesetzmäßigen Knospenbildung geworden.

Freiburg i. B., April 1909.

---

### Literaturverzeichnis.

---

- ALLMAN, G. J., 1871, A monograph of the Gymnoblatic or Tubularian Hydroids, London.
- , 1874, Report on the Hydroida collected during the expeditions of H. M. S. Porcupine, in: Trans. zool. Soc. London, Vol. 8.
- , 1877, Report on the Hydroida collected during the exploration of the Gulf Stream by L. F. DE POURTALÈS, in: Mem. Mus. comp. Zool., Vol. 5.
- , 1883, 1888, Report on the scientific results of the voyage of H. M. S. Challenger, Zool., Vol. 7, 13.
- BILLARD, A., 1904a, Contribution à l'étude des Hydroides, in: Ann. Sc. nat., Zool. (7), Vol. 20.
- , 1904b, Développement de l'hydranthe des Campanulariidae et des Plumulariidae, in: CR. Acad. Sc. Paris, Vol. 139.
- BRAEM, E., 1894, Über die Knospung bei mehrschichtigen Tieren, insbesondere bei Hydroiden, in: Biol. Ctrbl., Vol. 14.

- BROCH, H.J., 1905, Nordsee-Hydroiden von dem norwegischen Fischereidampfer „Michael Sars“ in den Jahren 1903—1904 gesammelt, nebst Bemerkungen über die Systematik der thecaphoren Hydroiden, in: Bergen. Mus. Aarbog, 1905, No. 6.
- DRIESCH, H., Tektonische Studien an Hydroidpolyphen. 1890a. I. Campanulariden und Sertulariden. — 1890b. II. Plumularia und Aglaophenia, die Tubulariden. — 1891a. III. Antennularia, in: Jena. Ztschr. Naturw., Vol. 24, 25.
- , 1891b, Die Stockbildung bei den Hydroidpolyphen und ihre theoretische Bedeutung, in: Biol. Ctrbl., Vol. 11.
- HAMANN, OTTO, 1882, Der Organismus der Hydroidpolyphen, in: Jena. Ztschr. Naturw., Vol. 15.
- HARTLAUB, CL., Die Hydromedusen Helgolands. 1894, I. 1897, II, in: Wiss. Meeresuntersuch. (N. F.), Vol. 1 u. 2.
- , 1901, Revision der Sertularella-Arten, in: Abh. nat. Ver. Hamburg, Vol. 16.
- HELLER, C., 1868, Die Zoophyten und Echinodermen des adriatischen Meeres, Wien.
- HINCKS, TH., 1868, A history of the British Hydroid Zoophytes, London.
- JICKELI, C. F., 1883, Der Bau der Hydroidpolyphen, in: Morphol. Jahrb., Vol. 8.
- KINOSHITA, K., 1908, Primnoidae von Japan, in: Journ. Coll. Sc. Tokyo, Vol. 23.
- KIRCHENPAUER, G. H., 1872, 1876, Über die Hydroidenfamilie Plumularidae, einzelne Gruppen derselben und ihre Fruchthälter, in: Abh. nat. Ver. Hamburg, Vol. 5, 6.
- VON LENDENFELD, R., 1883, Über Coelenteraten der Südsee. III. Über Wehrpolyphen und Nesselzellen, in: Z. wiss. Zool., Vol. 38.
- (LEVINSEN, G. M. R., 1893, Meduser, Ctenophorer og Hydroider fra Grönlands Vestkyst tilligemed Bemærkninger om Hydroidernes Systematik. Kjöbenhavn. — Mir nicht selbst zugänglich.)
- MARKTANNER-TURNERETSCHER, G., 1890, Die Hydroiden des k. k. naturhistorischen Museums, in: Ann. Naturh. Hofmus. Wien, Vol. 5.
- DE MÈREJKOWSKY, C., 1882, Structure et développement des némato-phores chez les Hydroides, in: Arch. Zool. exp. (1), Vol. 10.
- NUTTING, C. C., 1898, The sarcostyles of the Plumularidae, in: Amer. Naturalist, Vol. 32.
- , American Hydroids, Washington. 1900, Part I. The Plumularidae. — 1904, Part II. The Sertularidae.
- PICTET, C. et M. BEDOT, 1900, Hydriaires provenant des campagnes de l'Hirondelle, in: Résult. Camp. sc. Albert I.
- SCHNEIDER, K. C., 1898, Hydroidpolyphen von Rovigno, nebst Übersicht über das System der Hydropolyphen im Allgemeinen, in: Zool. Jahrb., Vol. 10, Syst.

- SCHULZE, F. E., 1876, *Tiarella singularis*, ein neuer Hydroidpolyp, in: Z. wiss. Zool., Vol. 27.
- SEELIGER, O., 1894, Über das Verhalten der Keimblätter bei der Knospung der Coelenteraten, *ibid.*, Vol. 58.
- STROHL, J., 1907, Jugendstadien und „Vegetationspunkt“ von *Antennularia antennina* JOHNST., in: Jena. Ztschr. Naturw., Vol. 42.
- WEISMANN, A., 1883, Die Entstehung der Sexualzellen bei den Hydro-medusen, Jena.
- WULFERT, J., 1902, Die Embryonalentwicklung von *Gonothyrea loveni*, in: Z. wiss. Zool., Vol. 71.

---

### Erklärung der Abbildungen.

---

Alle Figuren wurden mit Hilfe des ABBE'schen Zeichenapparats auf Objektstischhöhe gezeichnet.

#### Tafel 17.

##### Fig. 1—7. *Campanularidae*.

Fig. 1. *Gonothyrea loveni*, Längsschnitt durch einen jungen Sproß, Abscheidung der distalen Ringzone.

Fig. 2. Längsschnitt durch eine junge Polypknospe von *Obelia dichotoma*.

Fig. 3. Längsschnitt durch eine ältere Polypknospe von *Gon. loveni*, „Petschaftform“.

Fig. 4. *Gon. loveni*, Partie vom Rand der Endplatte; Beginn der Tentakelanlage, *tb* Tentakelbildungszellen.

Fig. 5. Polypknospe von *Gon. loveni*, Längsschnitt. Entodermale Tentakelknospen.

Fig. 6. Junger Polyp von *Gon. loveni* kurz vor dem Durchbrechen der Mundöffnung.

Fig. 7. Junger, ausgebildeter Polyp von *Campanularia flexuosa*. *mk* Mundkegel. *b* Bauchteil. *v* Verbindungen zwischen Stützlammelle und Diaphragma.

##### Fig. 8—37. *Sertularidae*.

Fig. 8—12. Totalpräparate von Sproßenden: Primärknospung und Polypenentwicklung.

Fig. 8—11. *Sertularella polyzonias*.



Fig. 12. *Sert. crassicaulis*.

Fig. 13. Junge Polypenanlage von *Sert. polyzonias*, Längsschnitt. Erster Beginn der Primärknospung. *w* Peridermwand zwischen Polypenknospe und Stammknospe.

#### Tafel 18.

Fig. 14, 16—19. *Sert. crassicaulis*.

Fig. 14. Polypenanlage und Primärknospe. Beginn der Tentakelknospung. *w* Peridermwand zwischen Hydrothekenraum und Stammknospe. *rl* Randleiste. *hl* Haftlamelle.

Fig. 15. Polypenknospe mit fortgeschrittener Tentakelknospung, Beginn der Blindsackausstülpung. *Sert. polyzonias*.

Fig. 16. Tangentialer Schnitt durch den Rand der Endplatte einer Polypenknospe mit entodermalen Tentakelkeimen.

Fig. 17. Zurückgezogene Polypenknospe mit freien Tentakeln. *hl* Haftlamelle.

Fig. 18. ausgestreckter und

Fig. 19. zurückgezogener ausgebildeter Polyp. *Op* Operculum. *hl* Haftlamelle. *d* Diaphragma. *bl* abcauliner Blindsack.

Fig. 20. *Diphasia rosacea*, Polypenpaar an einem Internodium. *op* Operculum. *d* Diaphragma.

Fig. 21. *Diphasia pinaster*. Hydranth. *al* aborale Peridermleiste der Hydrotheca.

Fig. 22—25. *Diph. rosacea*. Spitzenwachstum. Fig. 22, 23, 25 Totalbilder, Fig. 24 Längsschnitt. *ax* Achsenknospe. *p* Stammpolypenknospen.

#### Tafel 19.

Fig. 26, 27. Spitzenwachstum in den basalen Sproßteilen: Alternierende Abfaltung der Polypenknospen; Fig. 26 *Diph. pinaster*, Fig. 27 *Diph. rosacea*.

Fig. 28. *Diph. rosacea*. Sagittalschnitt durch eine Polypenknospe, Tentakelbildung.

Fig. 29. *Dynamena pumila*. Querschnitt durch das Polypenpaar eines Internodiums. *hl* Haftlamelle.

Fig. 30—33. *Sertularia gracilis*.

Fig. 30a u. b. Sproßspitze, a von der Vorderseite, b von der Rückseite. Beginn der Ausfaltung der Knospenanlagen.

Fig. 31a, b, c. Querschnitte durch eine Sproßspitze in absteigender Folge. *ax* Achsenknospe. *p* Polypenknospen.

Fig. 32a u. b. Sproßspitze in einem fortgeschrittenen Stadium der Polypenabgliederung. a von vorn, b von hinten gesehen.

Fig. 33a u. b. Sproßwachstum in den basalen Sproßteilen, Anlage des 2. Internodiums von der Hydrorhiza aus.

Fig. 34—37. *Hydrallmania falcata*.

Fig. 34, 35. Spitzenwachstum der Fiederchen 2. Ordnung.

Fig. 34. Abgliederung des 1. Polypen eines Internodiums ( $p_1$ ).

Fig. 35a u. b. Abgliederung des 2. Polypen des Internodiums ( $p_2$ ), a von der linken, b von der rechten Seite aus gesehen. *ax* Achse des Sprosses.

Fig. 36. Spitze eines Seitenzweiges 1. Ordnung.  $p'_{1-3}$  Polypen des vorletzten Internodiums in aufsteigender Folge. *s'* Knospe des Seitenzweiges 2. Ordnung am vorletzten Internodium.  $p_1, p_2$  Polypenknospen des letzten Internodiums am Vegetationskegel. *s* Seitenzweigknospe desselben.

Fig. 37. Hauptstammspitze. *v* Vegetationskegel. *p* Stammpolypenknospe. *s* Knospe des Seitenzweiges 1. Ordnung.

Fig. 38—46. *Halecium*.

Fig. 38, 43—46 *Halecium plumosum*. Fig. 39—42 *Hal. sp.*

Fig. 38—42. Spitzenwachstum.

Fig. 38. Auftreten der die Stockachse fortsetzenden „Primärknospe“ *k* unter der Sproßspitze, welche die nächste Polypenknospe ( $p_2$ ) liefern wird.  $p_1$  vorhergehender Stammpolyp.

Fig. 39—42. Weiteres Vorwachsen der Primärknospe *k* und Einrücken in achsiale Stellung.  $p_2$  letzte Stammpolypenknospe, die in Lateralstellung tritt.  $p_1$  vorhergehender Stammpolyp (von Fig. 40 an nicht mehr mitgezeichnet).

Fig. 43. Längsschnitt durch eine junge Polypenknospe, Tentakelbildung.

Tafel 20.

Fig. 44—46. Sekundärknospenbildung bei *Hal. plumosum*.

Fig. 44, 45. Bildung einfacher „Sekundärpolypen“.

Fig. 46. Bildung eines „Seitenzweiges“, an seiner Spitze die Polypenknospe  $p'_1$  und die Achsenknospe *ax* (Primärknospe).

Fig. 47—74. *Plumularidae*.

Fig. 47—51. Entwicklung des jungen Hydrocaulus aus der Planula von *Plumularia echinulata*, nach dem Leben.

Fig. 47. Frei schwimmende Planula.

Fig. 48. Larven kurz nach dem Festsetzen.

Fig. 49. Erhebung des jungen Hydrocaulus.

Fig. 50. Ausbildung des Hydrocaulus und der Basalplatte.

Fig. 51. Basalplatte gelappt, Auswachsen der Rhizostolonen; Hydrocaulus mit dem 1. Chitinringe.

Fig. 52. Vegetationspunkt eines jungen Stämmchens von *Plum. echinulata* (entsprechend Textfig. Rb). *v* Vegetationspunkt. *k* Anlage der subterminalen Knospe (Hydrocladienknospe). *n* Nematophorenknospe. *k'* vorhergehende Hydrocladialknospe.

Fig. 53. Spitze eines jungen Stöckchens von *Pl. setacea*. *v* Vegetationskegel. *k* Subterminalknospe. *p* Polypenknospe. *ax* Achsenknospe des Hydrocladiums.

Fig. 54. Spitze eines Stöckchens von *Pl. echinulata*.

Fig. 55. Junges Stöckchen von *Pl. setacea*.

Fig. 56—61. *Plumularia echinulata*.

Fig. 56. Spitze eines Hydrocladiums. *ax* Achsenknospe. *p* Polypenknospe. *n* Knospe des proximalen Nematophors des Internodiums.

Fig. 57. Spitze eines Hydrocladiums mit einem fertigen Polypen. *n'* Knospe des distalen Nematophors.

Fig. 58—63. Polypenentwicklung am Hydrocladium. Längsschnitte durch Hydrocladienspitzen.

Fig. 58. Ausbildung der Polypenknospe *p* und Achsenknospe *ax* an der Hydrocladienspitze.

Fig. 59. Ausbildung der Endplatte an der Polypenknospe.

Fig. 60. Beginn der Tentakelknospung.

Tafel 21.

Fig. 61. Polypenknospe mit fortgeschrittener Tentakelknospung.

Fig. 62. Ältere Polypenknospe, Einfaltung der Wand zwischen „Vormagen“ und „Magen“.

Fig. 63. Junger, fertig ausgebildeter Polyp.

Fig. 64—74. *Aglaophenia*.

Fig. 64. Stockspitze von *Aglaophenia filicula*.  $h_1$ — $h_5$  Hydrocladien in aufsteigender Folge. *f* Falte zwischen Achsenknospe (*ax*) und Polypenknospe (*p*). *nm* Medialnematophor. *sn* supracalycine Nematophoren.

Fig. 65. *Aglaophenia* sp. Sproßspitze, etwas schiefer Frontalschnitt. *v* Vegetationskegel. *k* Subterminalknospe (Hydrocladienknospe). *n*, *n'* Nematophorenknospen.

Fig. 66—74. Entwicklung der Hydranthen an der Hydrocladienspitze von *Aglaophenia filicula*.

Fig. 66. Abfaltung der Polypenknospe von dem Vegetationspunkte des Hydrocladiums, Sagittalschnitt. *ax* Sproßachse. *p* Polypenknospe. *en* Entodermsäule der vertralen Nematophorenanlage.

Fig. 67. Auftreten des Spaltes zwischen Polypenknospe und Medialnematophorenanlage.

Fig. 68. Ältere Polypenknospe.

Fig. 69. Ende einer Polypenknospe mit beginnender Tentakelknospung.

#### Tafel 22.

Fig. 70. Frontalschnitt durch eine Polypenknospe vor Beginn der Tentakelknospung. *sn* supracalycine Nematophoren.

Fig. 71. Von dem Deckhäutchen abgehobene Polypenknospe, freies Vorwachsen der Tentakel. *hl* Haftlamelle..

Fig. 72. Junger Polyp. Eben durchgebrochene Mundöffnung. *hl* wie Fig. 71.

Fig. 73. Schräger Frontalschnitt durch einen fertigen Hydranthen. *sn* supracalycine Nematophoren, *mn* Medialnematophor.

Fig. 74. Sagittalschnitt durch einen fertigen Hydranthen. *hl* wie Fig. 71. *en'* axiales Entoderm des Medialnematophors.

*Nachdruck verboten.  
Übersetzungsrecht vorbehalten.*

# Über die Entwicklung von *Agelena labyrinthica* Clerck.

Von

**Gerhard Kautzsch.**

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Marburg.)

Mit Tafel 23–25 und 25 Abbildungen im Text.

---

## Inhalts-Übersicht.

A. Einleitung. Material. Methoden.

B. Der Verlauf der Entwicklung.

Erster Abschnitt. Die Entwicklung von der Eiablage bis zum Erscheinen des Blastoderms.

1. Äußere Erscheinung des jungen Eies.
2. Die ersten innern Entwicklungsvorgänge.
  - a) Die Bildung der Richtungskörper.
  - b) Die Furchung.

Zweiter Abschnitt. Die Entwicklung von der Anlage des Blastoderms bis zum Erscheinen der Segmente.

I. Von der Bildung des Blastoderms bis zum Auftreten des  
1. Cumulus.

1. Äußere Entwicklung.
2. Innere Entwicklung.

II. Die Entwicklung der beiden Cumuli und ihre Bedeutung.

1. Äußerer Verlauf der Entwicklung.
2. Innerer Verlauf der Entwicklung.

Dritter Abschnitt. Von dem Auftreten der Segmente bis zum Beginn der Umrollung.

1. Äußere Entwicklung.
2. Innere Entwicklung der Segmentierung.
3. Über die erste Differenzierung der Keimdrüsen.
4. Über die Bildung der dorsolateralen Zellenplatte und der freien Dotterzellen.

Vierter Abschnitt. Die Periode der Umrollung des Keimstreifs.

1. Der äußere Verlauf der Umrollung.
2. Über einige innern Vorgänge während der Umrollung: Die erste Anlage des Dorsalgefäßes und der Blutzellen.

Schluß. Über das Entoderm bei den Arachnoideen.

### A. Einleitung. Material. Methoden.

Obwohl schon eine Reihe von Arbeiten über die Entwicklung der Araneinen vorliegt, sind doch namentlich die frühen Entwicklungsvorgänge in manchen wichtigen Punkten noch nicht aufgeklärt oder doch so umstritten, daß weitere Untersuchungen auf diesem Gebiete sich rechtfertigen dürften. Schon die erste Embryonalbildung, der sogenannte Cumulus primitivus, hat in bezug auf seine Entwicklung und seine Beziehungen zum Embryo die verschiedenste Beurteilung erfahren. Mit seinem Auftreten ist auch die Frage nach der Entstehung und Ausbildung der 3 Keimblätter bei den Spinnen eng verknüpft, sowie endlich auch die nach der frühzeitigen Differenzierung wichtiger Organe, namentlich der Keimdrüsen.

Bei dem Widerstreit der Ansichten, der in der Literatur zutage tritt, schien es notwendig, nochmals die Entwicklung von Anfang an bei einer geeigneten Species zu untersuchen. Die im Folgenden mitgeteilten Beobachtungen beziehen sich auf die Embryonalentwicklung von der Eiablage bis zum Ende der Umrollung des Keimstreifs.

Als Objekt diente mir *Agelena labyrinthica* CLERCK. Da diese Spinne leicht in Gefangenschaft zur Eiablage gebracht werden kann, erhält man bequem die Eier bzw. Embryonen in allen gewünschten Entwicklungsstadien. Im Durchschnitt konservierte ich dreimal täglich, und zwar meist in ZENKER'scher Lösung, die immer gute Resultate lieferte. Die Eier blieben einige Stunden in der heißen Flüssigkeit und wurden nach entsprechender Weiterbehandlung in Paraffin oder Nelkenölkollodium eingebettet. Um das Auspringen

des Dotters zu verhüten, bepinselte ich die Schnittflächen mit einer Lösung von Mastix in Apfeläther. Die Schnitte, deren Dicke 5—7  $\mu$  betrug, wurden meist in Hämatoxylin nach HEIDENHAIN oder nach DELAFIELD gefärbt. Auch Hämalaun-Orange gibt klare Bilder.

## B. Der Verlauf der Entwicklung.

Zum Zweck einer übersichtlichen Einteilung der Entwicklungsvorgänge will ich im Anschluß an LOCY als Hauptabschnitte unterscheiden

- die 1. Periode: bis zum Erscheinen des Blastoderms,
- die 2. Periode: bis zum Auftreten der Segmente,
- die 3. Periode: bis zum Beginn der Umrollung,
- die 4. Periode: bis zur Vollendung der Umrollung des Keimstreifs.

### Erster Abschnitt.

#### Die Entwicklung des Eies von der Ablage bis zum Erscheinen des Blastoderms.

##### 1. Äußere Erscheinung des jungen Eies.

Das junge Spinnenei zeigt auf seiner Oberfläche bei auffallendem Lichte ein weißes Netzwerk von Polygonen und kleinen Kreisen, in dessen Maschen die an der Peripherie liegenden Dotterkugeln sichtbar sind (Fig. 1, Taf. 23).

Diese Forderung weist, wie schon LOCY bemerkte, lokale Unterschiede auf. Im Bereich der einen Hemisphäre sind die Polygone und Kreise kleiner und gehen in einen fast homogenen weißlichen Bezirk über; auf der andern dagegen erscheint ein gröberes polygonales Maschenwerk. Die größern Felder sind wieder in kleinere eingeteilt. In der Fig. 1 tritt die Grenze beider Hemisphären deutlich hervor.

Diese Verhältnisse sind schon wenige Stunden nach der Ablage des Eies zu erkennen. Über die Entstehung der Forderung sind die Ansichten geteilt. Da ich die Eier unmittelbar vor und nach dem Verlassen des mütterlichen Körpers nicht daraufhin untersucht habe, möchte ich zu dieser Frage nicht Stellung nehmen.<sup>1)</sup>

1) Nachtrag während der Korrektur. Inzwischen konnte ich an Eiern unmittelbar nach der Ablage schon eine Forderung der ganzen Oberfläche konstatieren (mit KISHINOUE, gegen LOCY). Die von LOCY beschriebene „Polarität“ trat allerdings erst etwas später deutlich hervor.

Auf Schnitten erscheinen die peripheren Dotterschollen eingebettet in das Blastem, das nach außen durch eine doppelt konturierte Membran begrenzt wird. Eine Reihe glänzender Kügelchen sitzt dieser Membran äußerlich auf.

Während diese Hüllmembran am jungen Ei scheinbar homogen ist, zerfällt sie in spätern Entwicklungsstadien durch die Konservierung meist in 2 Häute, die gewöhnlich als Chorion und Dotterhaut gedeutet werden. Indessen findet sich neuerdings bei MONTGOMERY die Angabe, daß die Dotterhaut nur eine schwache Kondensation des äußern Cytoplasmas darstelle.

Die Körnchen auf dem Chorion wurden schon von v. WITTICH richtig als die Reste einer Kittsubstanz aufgefaßt, durch die die einzelnen Eier des Geleges zusammengehalten werden. LUDWIG und BARROIS erwähnen eine polygonale Felderung in dieser Körnchenschicht, die von andern Beobachtern geleugnet wird. Sie läßt sich jedoch als Ausdruck der Grenzlinien zwischen den dicht aneinander haftenden Eiern eines Geleges erklären, an denen sich die Kittsubstanz staute. Nach LUDWIG und SCHIMKEWITSCH würde sie schon vor der Eiablage entstehen und durch die Zellgrenzen des secernierenden Epithels im Muttertier bedingt sein.

## 2. Die ersten innern Entwicklungsvorgänge.

### a) Die Bildung der Richtungskörper.

In der ersten Zeit nach der Ablage findet die Bildung der Richtungskörper statt. Ich habe diese Vorgänge nicht weiter verfolgt, will aber von den zufällig erhaltenen Präparaten eine kurze Beschreibung geben, da meine Befunde von den Ergebnissen MONTGOMERY'S in manchen Punkten abweichen.

In der Fig. 21, Taf. 24, die eine Höhlung des Dotters inmitten des Eies (nicht die Peripherie!) zeigt, sieht man den großen, ovalen, schwach färbbaren weiblichen Vorkern; daneben liegen 2 ovale Zellen augenscheinlich frei in der intravitellinen Flüssigkeit. In andern Fällen lagen die beiden Zellen an der Peripherie des Eies, mehr oder weniger in Auflösung begriffen. Eine von ihnen zeigte ziemlich deutlich eine Kernspindel. Sie lag der Peripherie näher als die andere und ist wohl als 1. Richtungskörper aufzufassen, der nach seiner Abschnürung wieder eine Spindel gebildet hatte (vgl. Fig. 22, die nach einem 1 Stunde alten Ei gezeichnet wurde). Der 2. Richtungskörper war offenbar schon im Zerfall begriffen.



Die gleiche Lage beider Richtungskörper zeigte ein weiteres Präparat, doch war die Spindel des (abgeschnürten) 1. Richtungskörpers hier parallel zur Eiperipherie gestellt. Auf diesen Präparaten sah ich auch den kleinen männlichen Vorkern (Fig. 23).

Der Vorgang verläuft sonach hier etwas anders, als er von MONTGOMERY für *Theridium* geschildert wird. Während nach diesem Autor zwar die Vereinigung beider Vorkerne im Innern des Eies erfolgt, die Bildung der Richtungsspindeln aber an der Peripherie, würde sich nach den mitgeteilten Beobachtungen die Reifung des Keimbläschens im Innern des Eies vollziehen, und die Richtungskörper würden dann an die Peripherie wandern.

Da ich indes das Stadium der Fig. 21 nur einmal gelegentlich fand, möchte ich nicht entscheiden, ob das geschilderte Verhalten für *Agelena* als Norm anzusehen ist.

Bemerkenswert ist ferner noch, daß die Richtungskörper hier völlig isolierte Zellen darstellen.

#### b) Die Furchung.

Auch bei *Agelena* zeigen die Dotterschollen im jungen Ei eine gewisse radiale Anordnung, die sich aber nicht auf eine periphere Schicht beschränkt, wie es nach MONTGOMERY bei *Theridium* der Fall ist. Ebenso wenig ist hier eine Abnahme der Größe der Dotterpartikel nach dem Zentrum hin wahrzunehmen.

Durch das Auftreten der Furchungskerne wird die Gruppierung der Dotterpartikel wesentlich modifiziert. Von den Kernen aus dringt das Protoplasma nach allen Richtungen strahlenförmig in den Dotter ein und bewirkt so mehr oder weniger deutlich eine konzentrische Anordnung der Dotterschollen um den Kern. Der 1. Furchungskern färbt sich noch sehr schwach. Textfig. A und Fig. 24 auf Taf. 24 beziehen sich auf den gleichen Schnitt aus einem 8 Stunden alten Ei, wo der 1. Furchungskern noch erhalten war. Obwohl die Dotterschollen, die das mikroskopische Präparat zeigt (Textfig. A—D), in gewissem Sinne Kunstprodukte sind, so entspricht ihre Anordnung doch einer ähnlichen Gruppierung der zähen Dotterpartikel im lebenden Ei. Im Dotter bemerkt man, was aus den Abbildungen nicht hervorgeht, vielfach runde, mit Plasma erfüllte Hohlräume, die ein Ausdruck der Assimilationstätigkeit in diesen frühesten Stadien sind. Die Richtungskörper konnte ich jetzt nicht mehr mit Sicherheit nachweisen.

In der Textfig. A fällt vor allem die starke einseitige Abplattung

des Dotters auf. Der so entstandene freie Raum ist im lebenden Ei von Flüssigkeit erfüllt; über diesem Bezirk erscheint dann das Ei durchsichtig, wie es schon BALBIANI beschrieb. Ich möchte aber hervorheben, daß eine so starke Abplattung zwar schon in frühen Stadien wie dem vorliegenden auftreten kann, aber keineswegs eine

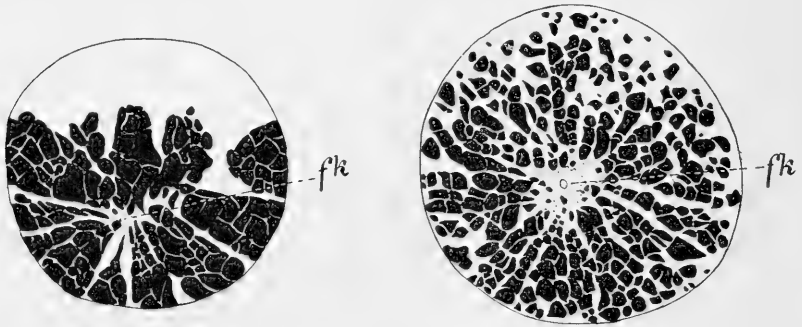


Fig. A.

Fig. B.

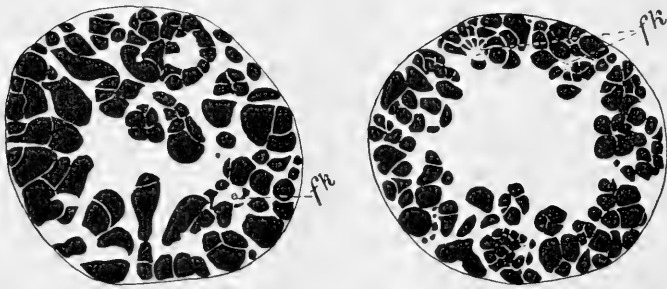


Fig. C.

Fig. D.

Fig. A. 1. Furchungskern.

Fig. B. Zweizellenstadium. 1 Kern sichtbar.

Fig. C. Vierzellenstadium.

Fig. D. Stadium kurz vor der Bildung des Blastoderms.

Fig. A—D wurde mit Ok. 0 und Obj. 3 gezeichnet. 0,67:1.

allgemeine Erscheinung ist. Die Mehrzahl der Eier zeigt die bekannte ventrale Abplattung erst nach dem Erscheinen des Blastoderms. In der Textfig. B, die einen der beiden ersten Furchungskerne darstellt, nimmt die Menge der Dotterschollen auf einer Seite gegen die Peripherie hin ab. Diese Auflockerung des Dotters ist auf allen Schnitten zu sehen; den ganzen Bezirk darf man wohl

mit dem dotterfreien Raume in Fig. A vergleichen. Die Figg. B, C zeigen das Ei im Zwei- und Vierzellenstadium, während Fig. D den Zeitpunkt darstellt, wo der zentrale Hohlraum seine größte Ausdehnung erreicht hat und die Kerne der Peripherie schon nahe sind.

Aus den Figuren sieht man, wie schon erwähnt, daß die Furchungskerne samt ihrem Plasma gewissermaßen Zentren bilden, um die sich die benachbarten Dotterelemente gruppieren. Protoplasmatische Ausläufer dringen strahlenförmig nach allen Seiten in den Dotter ein. Bald tritt diese Beziehung deutlicher zutage (Fig. A, B), bald schwächer (Fig. C). Doch vermochte ich in keinem Stadium die Bildung isolierter Dotterbezirke, an Zahl den Kernen genau entsprechend, bei *Agelena* nachzuweisen. Es sei dahingestellt, ob sich dieser Furchungsmodus noch von der totalen Furchung ableiten läßt, der sich die Entwicklung bei andern Spinnen (vgl. besonders die Angaben von MORIN) mehr zu nähern scheint. Doch möchte ich noch darauf hinweisen, daß eine regelmäßige Abgrenzung der Dotterbezirke durch plasmatische Zellgrenzen bis jetzt für keine Spinne beschrieben wurde. Um so mehr verliert diese Frage an Bedeutung, als ja die durch einen Kern und das umgebende Plasma ausgezeichneten Dotterpartien keinen dauernden morphologischen Wert besitzen, wie er den Furchungszellen bei der totalen Furchung zukommt. Denn sobald die Kerne mit ihrem Plasma durch den Dotter an die Peripherie durchgedrungen sind, sinken hinter ihnen die Dotterelemente zusammen, die Höhlung wird sehr bald ganz ausgefüllt, und der Dotter stellt wieder eine einzige ungefurchte Masse dar, deren Assimilation von der Peripherie aus in Angriff genommen wird.

Nebenbei möge erwähnt werden, daß sich die Furchungskerne durch große, aus feinen Punkten bzw. Fädchen bestehende Centrosomen auszeichnen. Fig. 25, Taf. 24 stellt eine Mitose im Stadium von 4 Furchungskernen dar. Ich habe auch im Spiremstadium ein solches Centrosoma neben dem Kerne liegen sehen. Wohl die gleiche Bildung ist von MONTGOMERY als ausgestoßene Chromatinmasse beschrieben worden; es scheint mir übrigens kein Grund vorzuliegen, die Erscheinung als abnorm aufzufassen.

In dem Stadium der Fig. D sehen wir die Kerne überall der Peripherie gleichmäßig genähert. Die Kernteilungen schreiten dabei weiter fort. Wie schon KISHINOUE gegen LOCY betont, erreichen die ersten Furchungskerne die Peripherie überall zu gleicher Zeit. Eine polare Verschiedenheit ist nicht wahrzunehmen.

## Zweiter Abschnitt.

**Die Entwicklung von der Anlage des Blastoderms bis zum Erscheinen der Segmente.****I. Von der Bildung des Blastoderms bis zum Auftreten des 1. Cumulus.**

## 1. Äußere Entwicklung.

Die Vorgänge, die mit dem Erscheinen der Kerne an der Oberfläche einsetzen, sind von den frühern Beobachtern so ausführlich beschrieben worden, daß ich mich auf einige Bemerkungen beschränken kann. Die Blastodermzellen erscheinen zunächst (Fig. 2, Taf. 23) als einzelne weiße, sternförmige Gebilde in dem polygonalen Maschenwerke des Blastems. Infolge ihrer raschen Vermehrung überzieht sich die ganze Oberfläche mit einem Netz solcher Sterne, während die ursprünglichen Maschen verschwinden. Daher lassen sich jetzt die in Fig. 1, Taf. 23 deutlichen Unterschiede beider Eihälften nicht mehr erkennen. Aber auch die sternförmigen Ausläufer der anfangs vereinzelt Blastodermzellen verschwinden im Verlauf der Zellvermehrung, und schließlich erscheint das Blastoderm oberflächlich als eine Lage dicht aneinander schließender Polygone, in deren Zentrum der Kern oft schwach sichtbar ist (Fig. 3, Taf. 23). Schon jetzt tritt ein Unterschied in der Entwicklung beider Hemisphären ein. Auf der spätern vegetativen (dorsalen) Hälfte geht die Zellvermehrung langsamer vor sich; die Polygone sind länger sichtbar. Auf der entgegengesetzten Seite aber schreitet der Prozeß rascher fort, und hier überzieht sich das Ei infolgedessen bald mit einem weißlichen Schleier, in dem die Polygone verschwinden. In dieser Region tritt dann später der 1. Cumulus auf.

## 2. Innere Entwicklung.

Schon zu einer Zeit, wo noch Furchungszellen im Dotter liegen, beginnen andere Zellen von der Peripherie aus wieder einzuwandern. Im Gegensatz zu den Angaben von SCHIMKEWITSCH und KISHINOUE kann ich auf Grund eines ziemlich großen Materials sagen, daß zu keiner Zeit der Dotter ganz frei von Zellen erscheint, wenn sich auch im Zentrum des Eies eine Zeitlang keine finden. Obwohl

natürlich nicht bei jeder Zelle entschieden werden kann, ob sie im Dotter zurückblieb oder von der Peripherie stammt, läßt sich doch die Einwanderung von Zellen in den Dotter vielfach direkt beobachten. Einen solchen Vorgang zeigt Fig. 26, Taf. 24. Hier ist die Achse der Teilungsspindel radial gestellt, also gegen das Innere des Eies gerichtet; die neue Dotterzelle geht daher direkt aus der Teilung einer Blastodermzelle hervor. Derartige nach innen gerichtete Spindeln finden sich allenthalben an der Eiperipherie, wenn auch die tangentialen Mitosen, der schnellen Vermehrung in der peripheren Zellschicht entsprechend, weit häufiger anzutreffen sind.

Ich hebe diese Einwanderung von Dotterzellen aus dem Blastoderm deshalb hervor, weil nach einer frühern Anschauung schon bei der Blastodermbildung das primäre Entoderm aus den im Dotter bleibenden Kernen entstehen sollte.

## II. Die Entwicklung der beiden Cumuli und ihre Bedeutung.

### 1. Äußerer Verlauf der Entwicklung.

Die Vermehrung der Blastodermzellen beschränkt sich bald auf eine Fläche, die der spätern Ventralseite des Embryos entspricht. Sie führt hier zur Bildung des sogenannten Cumulus primitivus. Zur Orientierung mögen die Figg. 4—8, Taf. 23 dienen, die nach dem lebenden Ei gezeichnet sind.

Auf der einen Seite des Eies, deren Abplattung jetzt mehr oder weniger deutlich ausgeprägt ist, macht sich zunächst die starke Zellvermehrung durch eine diffuse weißliche Färbung im auffallenden Licht bemerkbar. Auf dieser Fläche entsteht nun, bald in der Mitte, bald am Rande, ein kleiner weißer Fleck oder Streif, der sich bald vergrößert (Fig. 4, Taf. 23). Ich will ihn den 1. Cumulus nennen. Sein Umriß erscheint bald kreisrund, bald zeigt er mehr oder weniger gezackte Ränder. Nach einiger Zeit bemerkt man an dem Fleck eine Ausbuchtung, deren kreisrunder Rand sich scharf gegen den Dotter abhebt (Fig. 5, Taf. 23). Sie soll als 2. Cumulus bezeichnet werden.

Bald löst sich dieser von dem ersten größern Fleck bis auf einen Verbindungsfaden los, der früher oder später verschwindet (Fig. 6, 7 auf Taf. 23), und wandert unter der Oberfläche entlang bis zum Äquator des Eies und mitunter darüber hinaus. Dabei ist er stets als scharf umgrenzter weißer Punkt deutlich, während der 1. Fleck

seine Kontur allmählich verliert und sich in Form einer schwach weißlichen Kalotte über die ganze Hemisphäre ausbreitet, mit Ausnahme eines bogenförmig begrenzten Bezirks zwischen beiden Flecken (Fig. 8, Taf. 23). Dieser Bezirk bildet sich im Verlauf der Wanderung des 2. Cumulus aus und bleibt in der weißen Kalotte als Ausschnitt noch sichtbar, während der 2. Cumulus an Größe abnimmt und schließlich verschwindet. Dann verschleiert sich die ganze Hemisphäre immer mehr, bis endlich wieder mit dem Auftreten der Segmente eine Differenzierung sichtbar wird.

Wir erhalten dadurch noch keine Auskunft auf die Frage, in welcher Beziehung die beiden Cumuli zur Längsachse des Embryos und zu seinen einzelnen Teilen stehen. Etwas weiter führt uns das Studium der konservierten Eier. Durch die Einwirkung der Konservierungsflüssigkeit wird der Dotter orange bis braun gefärbt; die embryonalen Bildungen heben sich dann durch ihre weiße Farbe deutlicher vom Untergrunde ab, als es beim lebenden Ei der Fall ist. Ich habe versucht, auf Taf. 23 in Fig. 9—20 diese Verhältnisse möglichst naturgetreu so wiederzugeben, wie sie am konservierten Material erscheinen.

In der Fig. 9 ist unten rechts der 2. Cumulus noch als kleiner Punkt sichtbar. Der Raum zwischen ihm und dem 1. Cumulus, dem bogenförmigen Ausschnitt entsprechend, ist noch verhältnismäßig frei von den weißen Streifen, in die sich der 1. Cumulus nach allen andern Seiten hin aufgelöst hat. Die Ausbreitung dieser Streifensysteme ist der Ausdruck für die Verbreitung des Mesoderms über die Hemisphäre. Wie ich sicher beobachten konnte, zeigen die Streifen zu der Zeit, wo die Cumuli gerade noch sichtbar sind, keine bestimmte Orientierung zu ihnen, sondern verlaufen in den verschiedensten Richtungen, bald vorwiegend radial vom 1. Cumulus ausgehend, bald in konzentrischen Ringen, bald sich unregelmäßig durchkreuzend, wie es die Figur andeutet.

Wenn dann der 2. Cumulus ganz verschwunden ist, erinnert nur noch zuweilen eine scharf abgeschnittene Ecke am Rande der weißen Hemisphäre an den bogenförmigen Ausschnitt der Kalotte. Sobald auch diese verschwunden ist, haben wir kein Merkmal der Orientierung mehr. Nur ist zu bemerken, daß die weißen Streifen in den meisten Fällen nicht gleichmäßig die ventrale Hemisphäre überziehen, sondern stellenweise verdickt erscheinen, wenn auch undeutlich (Fig. 10). Auf die Beziehung dieser Verdickung zum 1. Cumulus komme ich noch zurück. Das folgende Stadium bringt uns wieder

Klarheit (Fig. 11). Hier hat sich die Verdickung bereits auf einen kleinern Bezirk des Eies zusammengezogen, und eine Anzahl Parallelstreifen verläuft mit schwacher Krümmung über die Hemisphäre. Damit ist, wie später gezeigt werden soll, die Längsachse des Embryos und die Richtung der Segmente gegeben.

Ich habe die Vorgänge vom Auftreten des 1. Cumulus an so dargestellt, wie sie weitaus in der Mehrzahl der Fälle verlaufen. Indes kommen auch Abweichungen vor, namentlich in bezug auf die Entwicklung des 2. Cumulus, die mitunter nicht so deutlich zum Ausdruck kommt. Zuweilen trat der 2. Cumulus doppelt auf; beide Flecken wanderten, etwas divergierend, zum Äquator und waren dort noch einige Zeit sichtbar. Später bildeten sich dann in völlig normaler Weise die Segmente aus. In manchen Fällen kann auch der 2. Cumulus länger erhalten bleiben.

Wie wir sahen, ermöglicht das Studium der Totalpräparate keine Orientierung der Cumuli zur Längsachse des Embryos, weil diese vor dem Auftreten der Segmente verschwinden. Immerhin wäre noch eine solche Beziehung denkbar.

Ich stellte infolgedessen noch eine andere Untersuchung an. In einem Gefäß legte ich eine größere Anzahl lebende Eier in kleine grubenförmige Vertiefungen einer plastischen Unterlage, wo sie vor Erschütterungen geschützt waren. Nachdem sich der 2. Cumulus vom 1. abgezweigt hatte, orientierte ich sämtliche Eier in gleicher Weise so, daß die Verbindungslinie der Cumuli bei allen parallel lief. Als ich mich im Laufe der nächsten Zeit wiederholt davon überzeugt hatte, daß der 2. Cumulus bei allen Eiern in der gleichen Richtung vorrückte und schließlich am Äquator anlangte, ließ ich das Gefäß ruhig stehen. Die Segmente, die nun bald auftraten, waren bei den Eiern ganz verschieden orientiert, und ihre Längsachse zeigte keine konstante Beziehung zur Verbindungslinie der Cumuli. In vielen Fällen lag diese Achse mehr oder weniger quer dazu; der 2. Cumulus, bzw. die Stelle, wo er verschwand, kam somit ganz außerhalb des Keimstreifs zu liegen. Diese Versuche wurden wiederholt angestellt, und zwar immer mit dem gleichen Resultat. Sie lassen mit Sicherheit erkennen, daß die Bahn des 2. Cumulus keinen Einfluß auf die Richtung der Längsachse des Embryos hat.

#### Besprechung der Literatur.

Die Angaben über den Cumulus primitivus und seine Derivate widersprechen sich so stark, daß es notwendig sein wird, etwas

CLAPARÈDE	EMERTON	BALBIANI	BALFOUR	LOCY
pôle anal	central portion of the cumulus	plaque cephalique	procephalic lobe	caudal thickening?
cumul. prim.	pear-shaped appendage	cum. prim.	cum. prim.	cum. prim.?

MORIN	KISHINOUE	SCHIMKEWITSCH	KAUTZSCH
Blastodermverdückerung	primary thickening	vorderer Fleck	1. Cum.
cum. prim.	secondary th.	Cum. prim.	2. Cum.

näher darauf einzugehen, um die vorliegenden Befunde auch durch den Vergleich mit der Literatur zu rechtfertigen. Obwohl ich nicht die Abbildungen der verschiedenen Autoren wiedergeben kann, dürfte die kritische Orientierung doch mit Hilfe der Figg. 4—8 und der obenstehenden Tabelle leicht möglich sein. Die Tabelle bezieht sich auf die Stadien, in denen beide Cumuli sichtbar sind. Hauptsächlich zwei Irrtümer kehrten bei den meisten Beobachtern wieder. Einmal wurde der zuerst auftretende Fleck (fast allgemein als Cumulus primitivus bezeichnet) verwechselt mit dem später allein deutlichen 2. Fleck, auf den infolgedessen diese Bezeichnung übergeht. Der zweite Fehler ergab sich aus den Versuchen einer Orientierung der Cumuli zum Embryo, die mehr oder weniger willkürlich waren und denn auch jedesmal zu einem andern Resultat führten.

Schon aus den Abbildungen bei HEROLD und aus seiner Darstellung vom Keim, von seiner Ausbildung zu einem geschweiften Kometen und seiner Wanderung über das Ei lassen sich beide Cumuli erkennen. Die Angaben bei RATHKE und v. WITTICH bedeuten keinen Fortschritt. Erst CLAPARÈDE gab eine genauere Beschreibung dieser Erscheinungen, die als Grundlage für alle spätern Untersuchungen gedient hat.

Als cumulus primitif bezeichnet zuerst CLAPARÈDE die erste äußerlich sichtbare Differenzierung des Blastoderms. Er nimmt nach seiner Darstellung stets den Gipfel des Eies ein, dem Beschauer zugewandt. Wird das Ei gedreht, so kehrt er in diese Lage wieder zurück. Die ihn umgebende Partie des Eies, die spätere Dorsal-



region, hat sich abgeflacht und wird zeitweise konkav, während die Ventralregion konvex bleibt.

Anfänglich von der Gestalt einer Halbkugel, wird der Cumulus später birnförmig. Sein schmales Ende wendet sich gegen einen um 90° entfernten Bezirk des Eies, der eine schwächere weiße Färbung zeigt und undeutlich begrenzt ist. Er stellt den Analpol des Eies dar (in Wirklichkeit den Ausbreitungsmittelpunkt des 1. Cumulus). Von ihm breitet sich ein weißlicher Schleier über die Hemisphäre aus, mit Ausnahme eines Streifens vom Pol bis zum Rande der Kalotte. Dieser geradlinig begrenzte Ausschnitt repräsentiert den Dorsalmeridian des Eies, in ihm liegt der Cumulus, dessen fadenförmig ausgezogene Spitze bis zum Analpol reicht. Die weiße Kalotte überschreitet nun den Äquator und bedeckt schließlich das ganze Ei bis zum entgegengesetzten Pol, dem Kopfpol. Nur dorsal bleibt noch der Ausschnitt sichtbar; in seiner Mitte liegt der Cumulus, jetzt nicht mehr mit dem Analpol verbunden.

In der Folge kommt dann durch Kontraktion des Eies eine Verkürzung des Dorsalmeridians zustande. Kopf- und Analkappe treten jetzt deutlich hervor. Dorsal ist der Cumulus noch sichtbar, obwohl sich sein Volumen stark vermindert hat. Er verschwindet erst, nachdem die 6 Protozoniten zwischen Kopf- und Schwanzkappe aufgetreten sind.

Abgesehen von den letzten Angaben ist CLAPARÈDE'S Darstellung so deutlich, daß wir sie auf den 1. und 2. Cumulus ohne weiteres beziehen können. Die Beschreibung von der Kopf- und Schwanzkappe beruht aber auf einem Irrtum. Seine Angaben von der Persistenz des Cumulus auf dem Dorsum haben zu der Annahme geführt (SCHIMKEWITSCH), daß dieser dorsale Cumulus mit dem ventralen der andern Autoren überhaupt nichts gemeinsam habe.

Nach alledem bleibt nur noch eins unaufgeklärt: Ist bei manchen Spinnen noch während der Segmentbildung regelmäßig ein dorsaler Cumulus sichtbar, wie ihn CLAPARÈDE für *Pholcus* abbildet, oder liegt nicht doch auch hier ein Irrtum in der Beobachtung vor, ähnlich wie wir es bei BALBIANI finden werden? Nur wenn sich diese Angaben CLAPARÈDE'S bestätigen sollten, würde ein Vergleich dieses persistierenden Cumulus mit gewissen Dorsalorganen anderer Arthropoden (CLAPARÈDE, BALBIANI, MORIN, SCHIMKEWITSCH) diskutierbar werden. Ich komme auf diesen Punkt noch zurück. Eine weitere Beschreibung des Cumulus findet sich, von den unbestimmten Angaben PLATEAU'S abgesehen, bei EMERTON. Nach seiner Darstellung

erscheint bei *Pholcus phalangioides* der Cumulus in einiger Entfernung vom Zentrum der Oberseite. Von ihm zweigt sich ein birnförmiger Anhang ab, dessen Stiel später zugrunde geht, nachdem der Anhang den Rand der Hemisphäre erreicht hat. Inzwischen verbreitet sich vom Cumulus aus die weiße Färbung über die Oberfläche, mit Ausnahme eines Streifens auf jeder Seite des birnförmigen Anhangs. Es erscheinen dann die ersten Segmentspuren als 4 weiße Streifen, die dorsal vom Zentralteil des Cumulus jederseits ausgehen und sich schließlich auf der ventralen Hemisphäre treffen. Auf einer Abbildung EMERTON'S, die schon 6 Segmente zeigt, ist der Cumulus dorsal noch angegeben, wie bei CLAPARÈDE. Aber trotz dieser scheinbaren Übereinstimmung entspricht dieser Zentralteil des Cumulus bei ihm dem Analpol in CLAPARÈDE'S Darstellung (dem 1. Cumulus in meinen Figuren).

Eine ausführliche Schilderung dieser Entwicklungsperiode finden wir dann bei BALBIANI für *Tegenaria* und *Agelena*. Wie BALBIANI richtig bemerkt, stellt die abgeplattete Seite des Eies, die bei einer Drehung wieder nach oben zurückkehrt, die spätere Ventralseite dar. Auf ihr entsteht die ventrale Zellenplatte, in deren Zentrum die Zellvermehrung am stärksten ist. Hier bildet sich durch Superposition der Zellen eines kleinen Bezirkes ein Hügel, der nach CLAPARÈDE als cumulus primitif zu bezeichnen ist. Seine Höhe und Breite sind bei *Agelena* ungefähr gleich. Die ventrale Zellenplatte zeigt eine vorübergehende Einsenkung. Nach dem Erscheinen des Cumulus, der übrigens zum Dotterkern in genetischer Beziehung stehen soll, läßt sie die zukünftige Kopfkappe als weißen Fleck erscheinen (1. Cumulus). Der nach oben gerichtete Pol ist also der Kopfpol. Beide Flecke, Cumulus und Kopfplatte, entfernen sich nunmehr in entgegengesetzter Richtung. Die Ursache dafür liegt darin, daß durch die Vergrößerung der Zellen zwischen beiden ihr Abstand zunimmt. Diese Zellen kehren gewissermaßen in den Zustand der primitiven Blastodermzellen zurück, und es wird so die Dorsalfläche bis zum Vorderrande der Kopfplatte ausgedehnt (vgl. den Kalottenausschnitt in meiner Fig. 8 auf Taf. 23). Der Cumulus kommt selbst in die Dorsalregion zu liegen. Inzwischen hat sich der Rest der ursprünglichen Ventralplatte über das Ei ausgebreitet und ist zur Embryonalanlage geworden, die nach der Kopfplatte zunächst 3 Protozoniten bildet. Die Abdominalanlage erscheint erst später. Der Cumulus ist jetzt noch zu sehen, verschwindet aber dann.

BALBIANI'S Ansicht von der Ursache der Entfernung beider Cumuli ist unhaltbar. Der Bezirk zwischen beiden kehrt nicht in den Primitivzustand des Blastoderms zurück, sondern bleibt nur mehr oder weniger frei von dem Mesoderm, das sich über die Hemisphäre ausbreitet.

Noch unbegreiflicher erscheint die Beschreibung und Abbildung dreier Segmente zu einer Zeit, wo beide Cumuli noch vorhanden sind (vgl. die figg. 44—46 bei BALBIANI). Als tatsächliche Unterlage dieser offenbar stark schematisierten Bilder können ihm nur die undeutlichen weißlichen Streifen gedient haben, die zuweilen vorwiegend in einer Richtung zu verlaufen scheinen (vgl. Fig. 9 auf Taf. 23). Bei konzentrischem Verlauf, den ich auch gelegentlich vorherrschen sah, mögen diese Streifen Segmentspuren vortäuschen. Damit stimmt auch BALBIANI'S Schilderung von dem undeutlichen Anfang der Segmentierung gut überein (p. 72).

Auch BALFOUR<sup>1)</sup> gibt eine Beschreibung und Abbildungen vom Cumulus. Als Objekt diente auch ihm *Agelena labyrinthica*. Nach seiner Darstellung entsteht auf der flachen Seite des Eies der Cumulus primitivus, wird größer und verlängert sich in einen Streifen. Später ist auf einer Seite des Eies eine deutlich umgrenzte weiße Fläche sichtbar, an deren Rand der Cumulus hervorragt, während nahe ihrem Zentrum ein undeutlich abgesetzter, dreieckiger Bezirk erscheint (1. Cumulus!). Dieser entspricht BALBIANI'S Kopflappen. Die Verbindungslinie zwischen ihm und dem Cumulus ist nach BALFOUR zweifellos die spätere Längsachse des Embryos. Ein folgendes Stadium zeigt die ventrale Embryonalanlage; sie besteht aus dem Kopflappen, ungefähr 3 Segmenten und einem weniger hervorragenden Schwanzlappen. Eine schwache Vorwölbung des letztern entspricht vielleicht dem Cumulus primitivus.

In Wirklichkeit handelt es sich hier nicht um ein konstantes Gebilde. Mit Sicherheit wagt übrigens BALFOUR die Orientierung des Cumulus zur Embryonalanlage nicht zu entscheiden. Es sei überhaupt hervorgehoben, daß er seine Angaben über diese Verhältnisse nur mit Vorbehalt macht, da ihm nicht genügendes Material zur Verfügung stand.

Wieder anders werden diese Vorgänge auch für *Agelena* von LOCY beschrieben. In Übereinstimmung mit SALENSKY erwähnt er

---

1) Die Arbeiten von SALENSKY, BRUCE und LENDL waren mir im Original nicht zugänglich.

eine Depression an einem Eipol, die nach ihm vielleicht einer Invagination entspricht. Wohl in Zusammenhang mit ihr steht das Erscheinen des Cumulus primitivus an einem Ende der abgeplatteten Eiseite. Dieser ist von ovoïder Gestalt; sein spitzes, oft verlängertes Ende richtet sich gegen das Zentrum der flachen Oberfläche. Er ist bald stark, bald wenig oder gar nicht über die Oberfläche erhoben (richtig!) und zeigt nach der Konservierung oft eine mediane Längsfurche und einige radiale Furchen. Später erscheint dann eine zweite Verdickung (caudal thickening) auf der flachen Eiseite, ungefähr  $80^\circ$  vom Cumulus entfernt. Sie breitet sich, besonders nach dem Cumulus zu, stark aus und wird schließlich schildförmig. Zwischen ihr und dem Cumulus, aber zunächst nicht im Zusammenhang mit beiden, bildet sich ein weißer Bezirk — die Ventralplatte des Embryos. Es folgt unmittelbar die Bildung der quer verlaufenden Protozoniten, von denen zunächst 3 außer der Kopfplatte erscheinen.

Diese Darstellung ist ziemlich unklar. Noch weniger Aufklärung geben die Abbildungen. Die darauf sichtbaren Gebilde erinnern zum Teil an pathologische Gebilde, die an den Eiern gar nicht selten auftreten.

Erst MORIN beschreibt wieder richtig, wie von einer Blastodermverdickung (1. Cumulus) der Cumulus primitivus (2. Cumulus) als birnförmiger Anhang entsteht. Bei manchen Arten, wie z. B. *Theridium*, ist er nicht vorhanden. Wo er existiert, wandert er an die Dorsalseite des Eies, während an der Stelle der ursprünglichen Blastodermverdickung später das Abdomen liegt. Diese Darstellung wird durch Schnittzeichnungen erläutert. Ich werde darauf bei Besprechung der innern Vorgänge zurückkommen.

Bei KISHINOUE finden wir dann folgende Darstellung für *Lycosa*: Auf dem Ei entsteht ein runder weißer Fleck (primary thickening), zuerst etwas deprimiert, dann flach und schließlich etwas erhaben. Bald darauf erscheint dicht neben ihm auf der spätern Medianlinie eine zweite schwache Erhebung (secondary thickening). Der erste Fleck breitet sich allseitig in Form einer weißlichen scheibenförmigen Area aus, die sich nach der Peripherie hin verdünnt; sie bildet die erste Anlage der Ventralplatte. Durch ihr Wachstum wird die zweite Verdickung immer weiter von dem Zentrum der Area weggedrängt, bis sie an deren Rand zu liegen kommt. Ob sie dem Vorder- oder Hinterende der spätern Ventralplatte entspricht, bleibt unentschieden. Später verschwindet sie.

Diese Schilderung stimmt bis auf einige Punkte mit meinen Beobachtungen überein. Abgesehen davon, daß die so oft beschriebenen lokalen Depressionen zufälliger Natur sind, ist die Vorstellung von einer Druck- oder gar Stoßwirkung des 1. Cumulus auf den 2. unzulässig. Wie seine Vorgänger nimmt auch KISHINOUE die Verbindungslinie der Cumuli als selbstverständliche Medianlinie für den Embryo an, obwohl auch er den Zusammenhang nicht feststellt.

Endlich treffen wir noch auf eine ganz entgegengesetzte Auffassung dieser Vorgänge in einer neueren Arbeit von SCHIMKEWITSCH, in der er frühere Angaben über diesen Punkt wiederholt.

Das ventrale Grübchen, das SALENSKY und LOCY mit einer Invagination in Beziehung brachten, spricht SCHIMKEWITSCH jetzt im Gegensatz zu seiner frühern Auffassung als Kunstprodukt an. Nach seiner Darstellung für *Agroeca* erscheint zunächst der schwach erhabene Cumulus primitivus als runder, ovaler oder unregelmäßiger Fleck (2. Cumulus!), dann vor ihm ein zweiter Fleck mit nicht so deutlichen ungleichmäßigen Umrissen. Beide vereinigen sich in der Folge.

Diese Darstellung ist mit den mitgeteilten Ergebnissen unvereinbar. Die von SCHIMKEWITSCH schon in seiner ersten Arbeit aufgestellte Annahme, daß der vordere Fleck dem Kopfende, der Cumulus primitivus aber dem Analende entspreche, wird von ihm nicht näher begründet. Das erste von ihm abgebildete Stadium mit Segmenten zeigt bereits das Chelicerensegment.

## 2. Innerer Verlauf der Entwicklung.

Wir wollen nun die Periode der Cumulusbildung auf Schnitten verfolgen. Den Anfang bilde ein Stadium, das oberflächlich noch keinen deutlichen Cumulus zeigt, wo aber doch schon die mehr oder weniger abgeflachte Ventralseite des Eies an der diffusen weißen Färbung leicht kenntlich ist. Wie Fig. 27 auf Taf. 24 zeigt, haben sich hier die Blastodermzellen kubisch verdickt und bilden stellenweise zwei Lagen übereinander.

Einen andern Schnitt durch das gleiche Ei zeigt Fig. 28, Taf. 24, die es anschaulich macht, wie der Druck der rasch sich teilenden Zellen oft zu muldenförmiger Einsenkung einer Zellengruppe führt. Solche Bilder haben, wie wir sehen werden, zu falschen Deutungen Anlaß gegeben.

Erst bei dem nächsten Stadium, das äußerlich einen umschriebenen Fleck zeigt, dürfen wir auf Schnitten die Bezeichnung

Cumulus anwenden (Fig. 29, Taf. 24). Die Abbildungen früherer Stadien des Cumulus als einer Anhäufung von 2—3 Zellen unter dem Blastoderm, wie sie sich bei manchen Autoren finden, lassen sich nicht sicher auf den 1. Cumulus beziehen. Denn solche Zellenwucherungen können auch später noch außerhalb des 1. Cumulus entstehen, wie Fig. 30 auf Taf. 24 zeigt. Auf diese Tatsache möchte ich schon hier besonders hinweisen.

Während ihres Wachstums umgreifen die Cumuluszellen oft Dotterpartikel und schließen sie ein, um sie dann allmählich in sich aufzunehmen. Die Form des Cumulus wechselt häufig. In der Mehrzahl der Fälle habe ich bei ihm wie beim 2. Cumulus eine Erhebung über die Peripherie, der er ja den Namen verdankt, gar nicht wahrgenommen, doch kommt sie namentlich beim 2. Cumulus

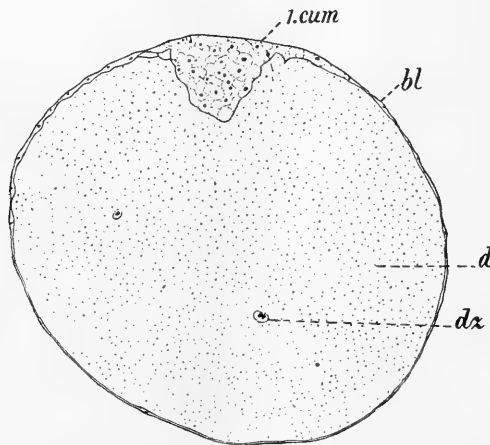


Fig. E.

1. Cumulus im Durchschnitt. 0,67 : 1.  
Ok. 2, Obj. 3.

zuweilen zum Ausdruck. Die Fig. E zeigt den 1. Cumulus zur Zeit seiner größten Tiefenausdehnung; noch jetzt sind fortgesetzt Mitosen in seinem Innern wie an seiner Peripherie wahrzunehmen. Die Zellvermehrung findet also nicht nur an seinem innern Rand statt.

Auf der nächsten Abbildung sehen wir (Fig. 31, Taf. 24) einen Längsschnitt durch das in Fig. 5, Taf. 23 gezeichnete Ei. Der 1. Cumulus hat stark an Ausdehnung zugenommen; gegen den Dotter zu liegen die Zellen immer lockerer und dringen schließlich einzeln in ihn ein. Im deutlichen Gegensatz dazu steht der scharfe, kreis-

förmige Rand, mit dem sich der knospenförmige Anhang (der 2. Cumulus) gegen den Dotter abhebt. Seine Zellen liegen dicht gedrängt, bald in Parallelreihen, bald mehr oder weniger konzentrisch angeordnet. Sie zeigen, wie ich gegenüber MORIN bemerken will, vielfach bis zur Peripherie die gleiche rundliche Form; der Bezirk der Einwucherung ist also nicht auf den 1. Cumulus beschränkt. Erst nach seiner Loslösung vom 1. Cumulus ist der Zellenkomplex während seiner Wanderung zuweilen deutlich von der Blastoderm lamelle über ihm getrennt, in andern Fällen jedoch wieder nicht (vgl. die Figg. 32 u. 33 auf Taf. 24. Fig. 32 entspricht der Fig. 6, Fig. 33 der Fig. 8 auf Taf. 23; sie gibt den 2. Cumulus aus Fig. F vergrößert wieder).

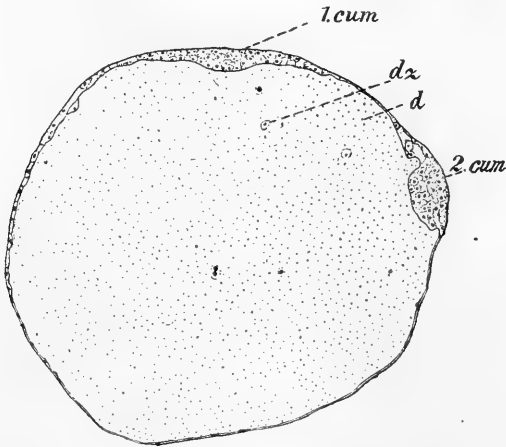


Fig. F.

Schnitt durch beide Cumuli. 0,67:1.

Ok. 2, Obj. 3.

Inzwischen hat sich der 1. Cumulus über die andern Teile der Hemisphäre ausgebreitet und dabei immer mehr verflacht. Entsprechend dem Ausschnitt in der Kalotte (Fig. 8 auf Taf. 23) enthält der Bezirk zwischen beiden Cumuli viel weniger Mesodermzellen als die übrige Hemisphäre, was in der Fig. F angedeutet ist.

In der Fig. G erscheint der 2. Cumulus schon stark reduziert. Seine Zellen sind, wie MORIN schon beschreibt, größer als die Zellen der weißen Kalotte, die sich inzwischen weiter vermehrt haben und

jetzt eine regelmäßig kubische Gestalt annehmen. In diesem Fall stellt der 2. Cumulus ein kompaktes Gebilde dar, doch finden sich auch Bilder, auf denen seine Zellen sich voneinander trennen und in den Dotter einwandern. Ein Zusammenhang der Zellen des 2. Cumulus mit den sogenannten Blutzellen, wie ihn MORIN für *Pholcus phalangioides* beschreibt, ist bei *Agelena* sicher nicht vorhanden. Ebensowenig ist eine Ableitung des Keimzellenkomplexes von diesem Gebilde möglich. Ich werde auf diese Annahmen noch zurückkommen.



Fig. G.

Schnitt durch beide Cumuli, kurz vor dem Stadium, auf dem der 2. Cumulus verschwindet. 0,67:1. Ok. 4, Obj. 3.

Eine bestimmte Bedeutung des 2. Cumulus läßt sich nach alledem nicht mehr feststellen. Da er auch, wie schon erwähnt, mehrfach vorhanden sein kann, so erscheint der ganze Vorgang nur noch als eine Modifikation der Ausbreitung des Mesoderms. Immerhin spricht die Regelmäßigkeit seines Auftretens dafür, daß ihm früher eine solche Bedeutung zukam. Doch wird es unnütz sein, hier Vermutungen aufzustellen, zumal da uns ein Vergleich mit den verwandten Arthropoden-Gruppen ganz im Stich läßt.



Wie wir sahen, stellt der 1. Cumulus die Bildungsstätte für das Mesoderm dar, dessen Zellen sich unter weitem Teilungen rasch verbreiten. Nun können aber auch ganz außer Zusammenhang mit dem 1. Cumulus Zellwucherungen auftreten, wie sie Fig. 30 auf Taf. 24 zeigt. Es ist natürlich nicht möglich, hier zu entscheiden, ob die Wucherung nur Dotterzellen liefert oder ob sie zum Aufbau des Mesoderms beiträgt, zumal da sich die Mesodermzellen vom Cumulus aus sehr rasch über die ganze Hemisphäre verbreiten. Ich möchte indes den zweiten Fall nicht ausschließen; die Mesodermbildung würde danach weder zeitlich noch örtlich scharf begrenzt sein. Dafür spricht auch eine später zu erwähnende Erscheinung.

Die Bildung der Dotterzellen findet hauptsächlich am Grunde der beiden Cumuli statt, aber nicht ausschließlich dort, wie schon SCHIMKEWITSCH bemerkte. Ihre Kerne liegen oft paarweise zusammen. Auffallend ist ferner die starke Anhäufung von Chromatinbrocken an manchen Stellen im Dotter. Wir können sonach am Ende dieser Entwicklungsperiode 3 Gruppen von Zellen unterscheiden: Ectoderm-, Mesoderm- und Dotterzellen. Eine weitere Sonderung ist nicht möglich.

Es bleibt mir darum noch übrig, die Keimblätterbildung bei den Spinnen vom vergleichend entwicklungsgeschichtlichen Standpunkt aus kurz ins Auge zu fassen.

Es lag nahe, das Gastrulationsschema, das sich anderwärts als so fruchtbar erwiesen hatte, auch auf diese Entwicklungsvorgänge anzuwenden. Als natürlicher Ausgangspunkt der Keimblätter bot sich hier der 1. Cumulus dar. KISHINOUE bezeichnet ihn als Blastoporus, dessen Zellen das Mesoderm und nach dem Dotter zu das Entoderm liefern sollen. Noch ausführlicher wird dieser Vorgang als Gastrulation von SCHIMKEWITSCH beschrieben. Nach seinen Angaben für *Agroeca* ist im Stadium der Vereinigung beider Flecke (Stadium der Ablösung des 2. Cumulus!) die Bildung des Mesoentoderms auf den mittlern Teil des Keimflecks im Bereich einer Rinne beschränkt. Diese stellt die Gastraleinstülpung dar, und nur hier sollen die innern Zellschichten mit dem Ectoderm zusammenhängen. Die Zellen des hintern Teiles (Anlage des 2. Cumulus!) sollen weiterhin Mesoderm- und Entodermelemente enthalten; der vordere, flachere Abschnitt (1. Cumulus!) wohl nur Mesoderm.

Nach meinen Beobachtungen trifft diese Darstellung bei *Agelena* nicht zu. Eine regelmäßig erscheinende Längsfalte, die als Gastraleinstülpung gedeutet werden könnte, existiert bei dieser

Spinne nicht. Wie sich aus den Schnittserien ergibt, liegen in mannigfachem Wechsel bald flache Ectodermzellen über den runden Cumuluszellen, bald reichen diese bis an die Peripherie und erscheinen dann entweder regelmäßig nebeneinander gelagert oder zeigen Bilder, auf denen die Zellen sich in die Tiefe drängen und die erwähnten Falten vortäuschen.

Dazu kommt, daß Dotterzellen und wohl auch das Mesoderm nicht ausschließlich am Cumulus entstehen. Endlich würde der Vergleich mit einem Blastoporus auch die Lokalisation des ganzen Gebildes in bezug auf den Embryo fordern. Da diese aber auch nicht möglich ist, so haben wir kein Recht, hier von einer Gastrulation zu reden.

### Dritter Abschnitt.

#### Von dem Auftreten der Segmente bis zum Beginn der Umröllung.

##### 1. Äußere Entwicklung.

Auch über die ersten Anlagen der Segmente und ihre weitere Ausbildung liegen in der Literatur die verschiedensten Angaben vor, wie zum Teil schon erwähnt wurde. Bevor ich darauf eingehe, möchte ich meine eignen Beobachtungen, und zwar zunächst für die äußerlich sichtbaren Erscheinungen, kurz beschreiben.

In der Fig. 10 auf Taf. 23 sahen wir das Zellenmaterial der ventralen Hemisphäre noch keine bestimmte Orientierung einnehmen. Aber bald ordnen sich die Zellen zu undeutlichen, parallel oder in schwacher Krümmung konzentrisch verlaufenden Streifen an, deren Zahl noch nicht sicher zu bestimmen ist. Am einen Ende ziehen diese Streifen über die ganze Hemisphäre, werden dann nach dem andern Ende zu allmählich kürzer und zugleich stärker gekrümmt, um schließlich dort mehr oder weniger spiralg in eine unregelmäßig begrenzte kompakte Zellenansammlung überzugehen, die gewissermaßen das Zentrum des ganzen Systems darstellt. Die Embryonalanlage hat also in diesem ersten Stadium die Gestalt eines gleichschenkligen sphärischen Dreiecks. Die Spitze des Dreiecks, durch die Zellenanhäufung ausgezeichnet, entspricht der Anlage des Abdomens, die Basis dem Kopfende (Fig. 11, Taf. 23).

Um diese Behauptung, die den Angaben in der Literatur bis

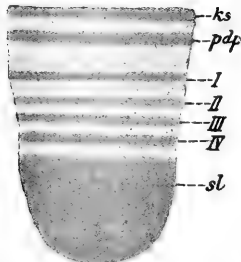


Fig. H.

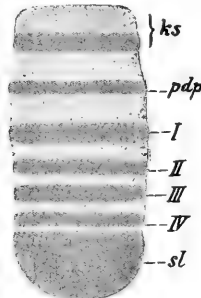


Fig. J.

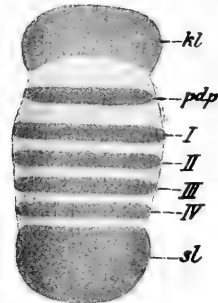


Fig. K.

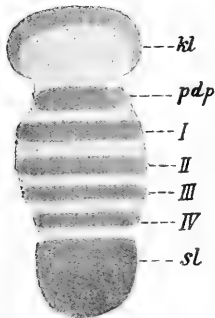


Fig. L.

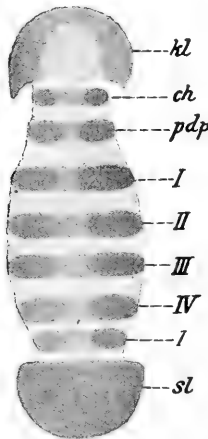


Fig. M.

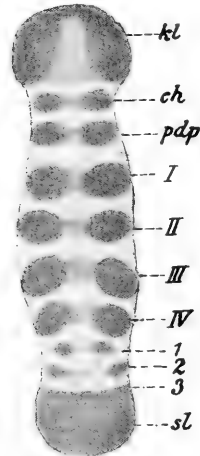


Fig. N.

Fig. H—N.

Schematische Darstellung des Keimstreifs in 6 aufeinanderfolgenden Entwicklungsstadien.

auf MORIN widerspricht, zu rechtfertigen, bedarf es eines genauen Vergleichs der nun folgenden Stadien. Sie standen mir in gewünschter Vollständigkeit zur Verfügung.

Die undeutlichen Parallelstreifen ordnen sich bald, und es erscheinen zugleich 4 Segmente (Protozoniten) vor der Abdominalanlage, während ein 5. Segment (das Pedipalpensegment) sich schon teilweise vom Rest der Embryonalanlage trennt (Fig. 12, Taf. 23). Ich möchte dies als Regel bezeichnen. Denn obwohl auch ich in frühern Stadien gelegentlich 3 Segmente angedeutet sah, ist doch die Deutung der Streifensysteme dort noch mehr oder weniger willkürlich.

Die Beziehung der Fig. 12 auf Fig. 11 wird deutlich sein, wenn wir damit ein Schema des Stadiums von Fig. 12 vergleichen, wo der Längen- und Breitenunterschied der Segmente deutlicher zum Ausdruck kommt. Dieses Schema (Fig. H) gibt übrigens wie alle folgenden nicht die Breite der Segmente in gestrecktem Zustande, sondern ihre Projektion auf die Äquatorebene des Eies, wie sie sich von oben gesehen bei Benutzung des Zeichenapparats ergibt. Die fehlerhafte Verkürzung ist daher am größten in diesen ersten Stadien, wo die Breite der Segmente am größten ist. Um den Abstand der einzelnen Segmente richtig zu fixieren, wurde jedes Ei mehrmals gedreht und von neuem gezeichnet. Die Kombination der Zeichnungen ergab dann das Schema.

Die Abdominalanlage erscheint durch die starke Zellenanhäufung am konservierten Ei intensiv weiß, sie wurde umgekehrt im Schema dunkler angegeben. Wie wir sehen werden, stellen die 4 folgenden Streifen die Thoracalsegmente dar, nach oben hin noch deutlich an Breite zunehmend. Auf das zukünftige 1. Thoracalsegment folgt nun eine kleine, aber deutliche Lücke, dann die beiden letzten Streifen. Diese Lücke ist von Bedeutung, denn nur ihre Beachtung macht uns in der Folge die Orientierung möglich.

Auf die Lücke folgt das Pedipalpensegment und zuletzt ein Streifen, den ich Kopfstreifen nennen will. Er enthält auch das Material für die später auftretenden Cheliceren. Diese geringe Breite der Kopfregion wie ihre scharfe geradlinige Begrenzung nach vorn ist sehr auffallend. Der Embryo erscheint gleichsam vorn noch unvollständig zu einer Zeit, wo das Abdomen schon die charakteristische Rundung zeigt. Indessen ist dieses Entwicklungsstadium sicher vorhanden. Dabei sind aber doch schon in diesem frühen Stadium die einzelnen Bezirke des Embryos bis zum Kopf einschließlich selbstständig vorhanden. Sie entstehen also nicht durch allmähliches Auswachsen von einem Kopf- oder Schwanzlappen aus, wie ich schon hier betonen möchte. Ja, wir können diese frühzeitige Sondierung des Anlagematerials mindestens schon für das Stadium der Fig. 11 auf Taf. 23 annehmen, wo die Segmente noch gar nicht als solche deutlich sind.

Die weitere Ausbildung des Keimstreifs zeigen die Figg. 13—15 auf Taf. 23 und die Figg. J u. K. (Die Figg. 14 u. 15 beziehen sich auf das gleiche Altersstadium.)

Wie besonders Fig. J erkennen läßt, ist das Pedipalpensegment

von seinen Nachbarn weiter entfernt als die 4 Thoracalsegmente und das Abdomen unter sich.

Die Breitenabnahme der Segmente gegen das Abdomen ist noch angedeutet; sie haben sich inzwischen weiter gegen die Mediane konzentriert und zugleich an Dicke zugenommen.

Am Vorderende läßt sich jetzt die Bildung der Kopfkappe verfolgen. Sie kommt dadurch zustande, daß der Kopfstreif an Höhe zunimmt, schließlich eine schwache Krümmung erhält und so dem Hinterende immer ähnlicher wird.

Im einzelnen sind bei diesem Vorgang manche Modifikationen zu beobachten. So sieht man die undeutlichen weißen Streifen, die der Ausdruck der Zellenvermehrung sind, am Vorderende in den verschiedensten Richtungen verlaufen, bald vom Kopfstreif aus nach vorn ausstrahlend, bald ihm parallel vorgelagert. Es läßt sich danach kaum feststellen, ob die Bildung der Kopfkappe nur durch Auswachsen vom Kopfstreif aus erfolgt oder ob auch vor diesem Streif liegendes Zellmaterial durch selbständige Vermehrung mit zur Bildung der Kappe beiträgt. Diese letztere Möglichkeit möchte ich nicht ausschließen. In vielen Fällen ist bei Beginn des Wachstums der Kopfreion an ihrem Hinterende der ursprüngliche Kopfstreif noch deutlich sichtbar (Fig. J). Selbstverständlich ist dieses Bild nicht mit dem später auftretenden Stadium der Abtrennung des Chelicerensegments zu verwechseln. Der Kopfstreif selbst ist, wie nochmals betont sein mag, allgemein zuerst als Anlage der Kopfreion nachzuweisen. An Breite ursprünglich dem Pedipalpensegment gleich, geht er in der Bildung einer Kopfkappe auf. Zu dieser Zeit (Fig. K) ist die Unterscheidung von Vorder- und Hinterende am schwierigsten. Doch ist meist noch die allmähliche Abnahme in der Breite gegen das Abdomen hin angedeutet, stets aber die Lücke, die das Pedipalpensegment von seinen beiden Nachbarn trennt.

Infolge der weitem Konzentration und Verdickung der Segmente verwischt sich dann auch diese Lücke. Das Pedipalpensegment ähnelt jetzt dem 4. Thoracalsegment, wie Fig. L zeigt. Dafür tritt jetzt an der Kopfkappe eine Verdickung des Außenrandes charakteristisch hervor (vgl. Fig. 16, Taf. 23, die sich auf das gleiche Stadium bezieht). Im Gegensatz dazu erscheint das Abdomen nach wie vor als Platte von gleichmäßiger Dicke.

Ungefähr gleichzeitig werden dann die Cheliceren und das 1. Abdominalsegment angelegt. Die Bildung der erstern zeigt Fig. 17,

während Fig. 18 eine Profilansicht für das gleiche Stadium gibt. Der Kopfwulst beginnt sich nun in die beiden halbmondförmigen Kopflappen zu trennen. In der Folge treten an den Segmenten beiderseits die Anlagen der Extremitäten als Verdickungen auf, wie es die Figg. M u. N andeuten. Die letztere zeigt schon ein 3. in Bildung begriffenes Abdominalsegment. Eine Ansicht des Kopfendes kurz vor diesem Stadium gibt Fig. 19 auf Taf. 23.

Die weitere Entwicklung der Extremitäten ist zuletzt von WALLSTABE ausführlich beschrieben worden, auf dessen Arbeit ich hier verweisen kann. Ich möchte bei dieser Gelegenheit nur noch eine Beobachtung über die rudimentären Abdominalextrimitäten erwähnen.

Schon CLAPARÈDE bildet an einem Embryo von *Clubione* am 1.—6. Abdominalsegment Extremitätenknospen ab. Die gleiche Angabe findet sich außer bei EMERTON in KORSCHULT-HEIDER'S Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte für das 1. Abdominalsegment, und in der mir vorliegenden Originalzeichnung von Herrn Prof. Dr. KORSCHULT ist auch am 6. Segment ein solcher Knopf zu sehen. Die gleiche Beobachtung machte später JAWOROWSKI bei *Trochosa singoriensis*, doch stehen die Angaben anderer Autoren im Widerspruch damit.

Bei der Durchsicht meines Materials traf ich zufällig auf ein Stadium, bei dem am 1. Abdominalsegment ein deutlicher Höcker zu sehen war (vgl. Fig. 20, Taf. 23). Nach seinem Verschwinden erst tritt auch am 6. Abdominalsegment, aber hier nur in sehr wenigen Fällen deutlich, ein ganz schwacher Knopf auf. Es lassen sich also, entsprechend den Angaben der oben erwähnten Autoren, auch bei *Agelena* 6 Abdominalextrimitäten feststellen. An den folgenden Segmenten ist diese Bildung bei *Agelena* nicht mehr deutlich.

#### Besprechung der Literatur über die Segmentierung.

Von der oben gegebenen Darstellung der Segmentierung weichen die Angaben der früheren Beobachter ziemlich erheblich ab.

Die Ursache ist darin zu suchen, daß sich diese Vorgänge außerordentlich schnell abspielen und bei Mangel genügenden Materials leicht Irrtümer sich einschleichen können. Ein solcher Irrtum lag schon CLAPARÈDE'S Angabe zugrunde, daß zuerst Anal- und Kopfkappe, dann zwischen ihnen 6 Segmente auftreten. Die ersten Stadien hat er nicht gesehen. Auch EMERTON erwähnt nicht die so

charakteristische Abdominalanlage, sondern nur 4 Streifen, die zu Beginn der Segmentation vom Dorsum ausgehen sollen.

Offenbar unrichtig ist, wie schon erwähnt, BALBIANI'S Schilderung von dem Auftreten der ersten Segmente. Die Abdominalregion soll nach ihm erst nach dem Erscheinen der Kopfplatte (1. Cumulus!) und der ersten Segmente sichtbar werden. Dagegen trifft seine Angabe über die späte Ablösung des Chelicerensegments vom Kopflappen zu, obwohl sich die betreffende Abbildung (fig. 32) vielleicht auf das 1. Abdominalsegment bezieht.

BALFOUR unterscheidet zuerst einen Kopflappen, einen undeutlichen Schwanzlappen und ungefähr 3 Segmente dazwischen. Auch er hat wohl wie BALBIANI den zuerst deutlichen Abdominalteil als Kopflappen angesehen. Dagegen ist seine fig. 3 richtig orientiert; sie läßt auch den größeren Abstand des 2. Segments von seinen Nachbarn erkennen.

Auch LOCY deutet die zuerst neben 3 Protozoniten auftretende Platte als Kopfbende. Die Caudalplatte soll nach ihm erst später, nach der Bildung von 2—3 weiteren Zoniten, deutlich werden. Es handelt sich hier um die gleiche Verwechslung.

Die Angaben KISHINOUE'S bringen nichts Neues. Dagegen bildet MORIN (tab. 1, fig. 13) einen Embryo von *Theridium maculatum* mit 4 Segmenten und deutlicher Kopf- und Schwanzkappe ab. Nach meinen Beobachtungen trifft diese Darstellung wenigstens für *Agelena* sicher nicht zu. In MORIN'S Schnittzeichnungen sind Embryonen mit 4—5 Segmenten richtig orientiert. Indessen weicht seine Beschreibung von meinen Ergebnissen in manchen Punkten ab.

Nach MORIN wächst der Keimstreif von der ursprünglichen Blastodermverdickung (1. Cumulus) nach vorn aus und wird dreieckig mit abgerundeten Winkeln. Der Gipfel des Dreiecks ist das Abdomen. Er entspricht dem Teil der Blastodermverdickung, aus dem sich Mesoderm und Entoderm trennten. Die Basis stellt die Anlage des Cephalothorax dar. Diese wächst weiter nach vorn, von ihr trennt sich nacheinander das 6., 5., 4. usw. Brustsegment, zuletzt das Chelicerensegment ab. Der Rest ist der Kopflappen.

Analog entstehen die Segmente des Abdomens durch Wachstum des Hinterlappens nach hinten. Zuerst trennen sich von ihm das 1. und 2., dann das 3. und 4. Abdominalsegment ab.

Die von MORIN angenommene Persistenz des 1. Cumulus im Abdomen läßt sich bei *Agelena* nicht sicher nachweisen, wie oben ausgeführt wurde. In der lokalen Zellenverdickung, die vor dem

Auftreten der Segmente zu bemerken ist (Taf. 23, Fig. 10), können sehr wohl Reste des 1. Cumulus, der sich ja mehr oder weniger auflöst, erhalten sein; aber neue Wachstumsvorgänge und Zellenverschiebungen spielen sicher bei der Bildung dieser Abdominalanlage auch eine Rolle.

Vor allem aber geht der Embryo nicht durch allmähliches Wachstum aus einem Hinterlappen hervor, vielmehr tritt die Differenzierung der Thoracalsegmente, der Pedipalpen und des Kopfstreifs gleichzeitig ein. Die Zellenansammlung im Abdomen, die der großen Zahl der später entstehenden Abdominalsegmente entspricht, scheint nur diesem Bezirk der Ventralplatte zeitlich und ursächlich eine Bedeutung zu geben, die ihm in Wirklichkeit nicht zukommt.

## 2. Innere Entwicklung der Segmentierung.

Zur Orientierung über die ersten Stadien der Segmentbildung mögen die Figg. O u. P dienen. Die erstere zeigt einen Sagittalschnitt durch das Stadium der Fig. 11 auf Taf. 23. Entsprechend den undeutlichen Streifensystemen in dieser Figur sehen wir im Schnitt unregelmäßige Gruppen von Mesodermzellen abwechseln mit Partien, die frei von Mesoderm sind. Die starke Zellenansammlung am einen Ende entspricht der Anlage des Abdomens.

Durch rasche tangentielle Teilungen erfolgt nun die Sonderung der einzelnen Segmente an bestimmten Bezirken der Peripherie,

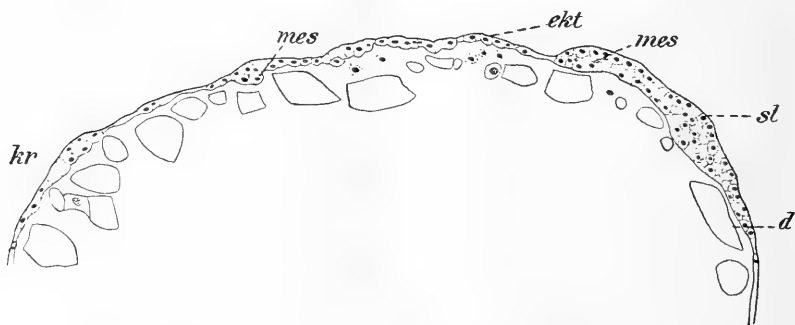


Fig. O.

Sagittalschnitt durch einen Keimstreif im Stadium der Fig. 11, Taf. 23. 0,67:1.  
Ok. 4, Obj. 3.

unter denen sich auch das Mesoderm gruppiert. Der Anschaulichkeit halber wurde oben die Abdominalanlage als Zentrum für die Anordnung der konzentrischen Streifensysteme bezeichnet. In welchem Grade aber die Gliederung in die einzelnen Segmente lokal selb-



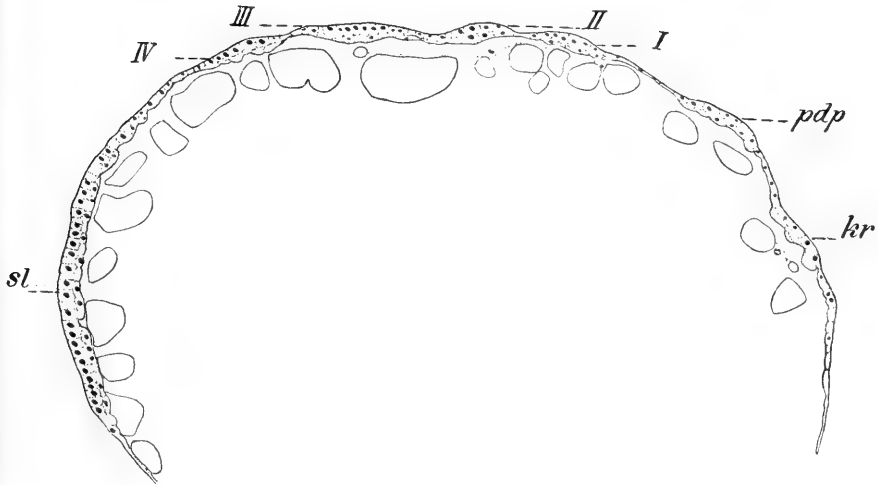


Fig. P.

Sagittalschnitt durch einen Keimstreif im Stadium der Fig. H. 0,67:1.  
Ok. 4, Obj. 3.

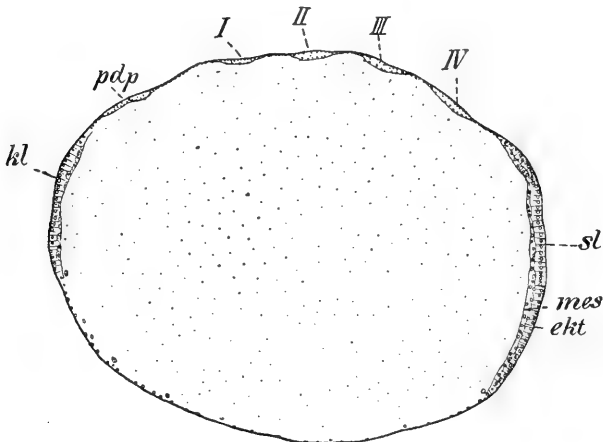


Fig. Q.

Sagittalschnitt durch einen Keimstreif. 0,67:1.  
Ok. 2, Obj. 3.

ständig erfolgt und welche korrelativen Vorgänge dabei mitwirken, läßt sich natürlich auch aus dem mikroskopischen Bild nicht erschließen.

Die Fig. P, die der Fig. H entspricht, zeigt 5 Segmente, denen ebensoviel Gruppen von Mesodermzellen entsprechen. Zwischen den Segmenten sind die Ectodermzellen flacher. Die Lücke hinter dem Pedipalpengsegment ist deutlich zu bemerken. Nur un- deutlich hebt sich vor diesem der Kopfbezirk ab, während sich die Abdominalregion durch große cylindrische Zellen und ein zusammen- hängendes Mesoderm auszeichnet, wie schon MORIN hervorhebt.

Im weitem Verlauf der Entwicklung fällt vor allem die starke Abnahme der Zellgröße im Bereich der Segmente auf. Dort teilen sich die Zellen fortgesetzt weiter, und ihre Kerne färben sich viel intensiver als die der benachbarten Kopf- und Abdominalregion, so daß die Grenze des kleinkernigen Bezirkes deutlich hervortritt (Fig. Q).<sup>1)</sup>

Noch auf diesen frühen Stadien der Segmentierung sind mitunter an verschiedenen Stellen tangential gerichtete Äquatorialplatten in Ectodermzellen zu treffen (Taf. 24, Fig. 34). Danach würde die Abspaltung von Mesodermzellen aus dem Ectoderm jetzt noch stattfinden können.

Was die von BALFOUR für *Agelena* und von FAUSSEK für *Phalangium* beschriebene Ergänzung des Mesoderms aus Dotterzellen betrifft, so finden sich zwar häufig Dotterzellen einzeln oder in Gruppen mit Mesodermzellen eng verbunden, aber es läßt sich danach nicht entscheiden, ob wir es mit einer Ergänzung des Mesoderms oder mit einer Abspaltung von Dotterzellen zu tun haben. In der Regel dürfte es sich aber um den letztern Vor- gang handeln.

Die Trennung der beiden Keimstreifhälften und die Ausbildung der Cölomsäcke ist schon wiederholt beschrieben worden. Ich möchte mich hier auf einige kurze Bemerkungen beschränken. Wie wir sahen, läßt sich die Bildung einer Extremitätenanlage am 1. Abdominalsegment schon oberflächlich wahrnehmen. Auf Schnitten tritt diese Anlage noch deutlicher hervor, wie die Fig. 35 auf Taf. 24 zeigt (Fig. R bezieht sich auf den gleichen Schnitt). Die Ab- bildung läßt am 1. Abdominalsegment eine knopfförmige Er- hebung und ferner vorn an seiner Basis noch eine schwache An- schwellung erkennen, ganz analog der Erhebung an der Basis der Thoracalextrimitäten (vgl. das vorangehende 4. Thoracalsegment).

1) Leider ist dies in der Textfigur infolge der starken Verkleinerung des Originals nicht mehr der Fall.

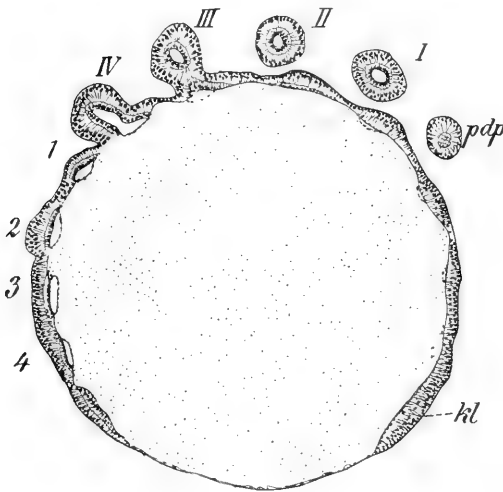


Fig. R.

Sagittalschnitt durch einen Embryo vor der Umrollung (vgl. Fig. 35, Taf. 24).  
0,67:1. Ok. 2, Obj. 3.

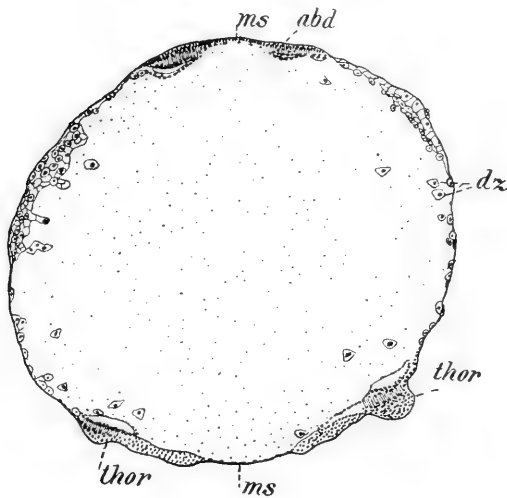


Fig. S.

Querschnitt durch einen Embryo vor der Umrollung, die beiden seitlichen Zellen-  
platten zeigend (vgl. Taf. 25, Fig. 40a u. b). 0,67:1.  
Ok. 2, Obj. 3.

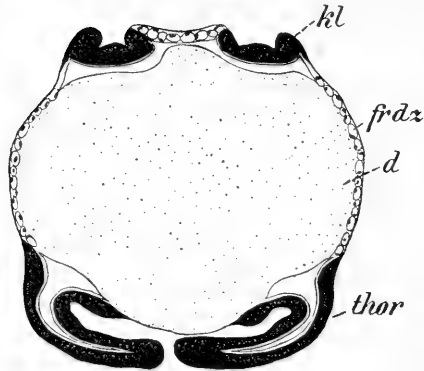


Fig. T.

Querschnitt durch einen Embryo zu Beginn der Umrollung, schematisiert. 0,67 : 1.  
Ok. 1, Obj. 3.

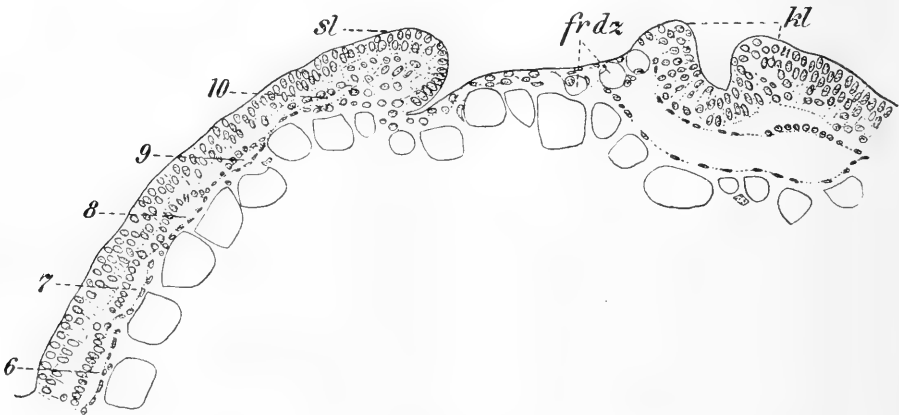


Fig. U.

Sagittalschnitt durch einen Embryo vom Alter der Fig. T, nahe der Mittellinie  
geführt. Stadium der größten Annäherung von Kopf- und Schwanzende. 0,67 : 1.  
Ok. 1, Obj. 5.

Mit diesen Befunden stimmen die Textfigg. 7 und 8 in einer soeben erschienenen Arbeit von JANECK überein.

Ferner sei noch bemerkt, daß gegen das Ende dieser Entwicklungsperiode, kurz vor der Umrollung, im Abdomen ein 10. Cölo-säckchen andeutungsweise auftritt. Es ist in Fig. U wiedergegeben, die zugleich Kopf- und Schwanzlappen im Stadium ihrer größten Annäherung zeigt. Dieser Befund steht in Einklang mit der An-

gabe von JAWOROWSKI, daß bei *Trochosa singoriensis* 10 Abdominalsegmente vorhanden sind. Bei *Agelena* läßt sich allerdings äußerlich die Metamerie nicht so weit verfolgen, wie schon WALLSTABE hervorhebt.

Schon vor Beginn der Umrollung des Keimstreifs treten die ersten Organanlagen auf. Es sind dies das Nervensystem, auf dessen Entwicklung hier nicht eingegangen werden soll, und weiter die Keimdrüsen.

### 3. Über die erste Differenzierung der Keimdrüsen.

Als durch BRAUER bei den Scorpionen das frühzeitige Auftreten der Keimzellen in Gestalt einer selbständigen Anlage festgestellt worden war, mußte es nahe liegen, ähnliche Verhältnisse auch bei andern Arachnoideen zu vermuten. Im Einklang mit BRAUER'S Ergebnissen stand die Darstellung von FAUSSEK, nach der bei den Phalangiden schon im Blastodermstadium eine Gruppe großer Zellen auftritt, die später in den hintern Teil des Embryos zu liegen kommt und die Anlage der Keimzellen bildet. Nach SCHIMKEWITSCH steht diese Anlage in Beziehung zum Cumulus primitivus. Sie repräsentiert den Rest einer indifferenten Anlage, die im übrigen zur Bildung des Mesoderms und Entoderms verwendet werden soll. Diese gemeinsame Anlage soll auch im Hinterende des heranwachsenden Spinnenembryos zu beobachten sein.

Ferner werden nach HEYMONS auch bei den Solifugen zuerst die Keimzellen als „Cumulus primitivus“ angelegt. Vor diesem entsteht dann der eigentliche „Cumulus embryonalis“ als Bildungsstätte für das Entomesoderm.

Endlich bringt STRAND auch bei den Araneinen eine Zellanhäufung am 15. Cölomsack mit den Keimzellen in Verbindung, allerdings ohne ihr weiteres Schicksal zu verfolgen.

Wir stehen somit vor der Frage: Differenzieren sich die Keimzellen bei den Araneinen erst in den Cölomsackwänden, wo sie später erscheinen, oder läßt sich ihre Anlage weiter zurückverfolgen; und stehen sie, wenn dies der Fall ist, in Beziehung zu einem der beiden Cumuli?

In bezug auf den 2. Cumulus läßt sich die Antwort auf diese Frage leicht geben. Ein Gebilde, das sich gänzlich auflöst und dabei oft auf die Dorsalseite des Embryos zu liegen kommt, kann nicht als Keimzellenkomplex im obigen Sinn aufgefaßt werden.

Anders verhält es sich mit dem 1. Cumulus. Wie wir sahen,

verflacht er zwar durch die Ausbreitung seiner Elemente über die ventrale Hemisphäre; indessen könnte doch ein Teil seiner Zellen als Keimzellengruppe sich weiter entwickeln.

Nach meinen Beobachtungen läßt sich indessen ein solcher Komplex, wie er bei den Phalangiiden auftreten soll, bei *Agelena* nicht nachweisen, ebensowenig aber auch die Persistenz einer Meso-Entodermanlage am Hinterende, wie sie SCHIMKEWITSCH beschreibt.

Als hinterer Abschnitt einer solchen Anlage im Sinne von SCHIMKEWITSCH (von dem vorderen Teil wird noch die Rede sein) ließe sich noch das Mesoderm der Abdominalregion in der Fig. O deuten. Aber bald nimmt, wie wir sahen, das Ectoderm des Schwanzlappens regelmäßig cylindrische Gestalt an, und auch das Mesoderm bildet darunter eine einfache Lage von Zellen. Von einer indifferenten Zellengruppe, in der sich die Keimzellen noch dazu wie bei den Phalangiiden durch die Größe ihrer Elemente auszeichnen sollten, ist nichts wahrzunehmen. Nach wie vor können wir histologisch nur Ectoderm, Mesoderm und Dotterzellen unterscheiden. Im weitern Verlauf der Entwicklung wird die Mesoderm lamelle im Abdomen stellenweise mehrschichtig, und es ordnen sich die Zellen bald zu einzelnen, den Segmenten entsprechenden Haufen. Aber nirgends lassen sich strukturelle Verschiedenheiten wahrnehmen.

Erst nach der Bildung der abdominalen Cölomsäcke konnte ich im Bereich des 3.—6. Zellen mit gleichmäßig von Chromatinkörnern erfüllten Kernen und wabigem Plasma von den mesodermalen Elementen unterscheiden. Durch ihre blässere Farbe heben sich diese Zellen von ihrer Umgebung ab, wie es auch BRAUER für die Genitalzellen des Scorpions angibt. Indessen tritt diese gleichsam embryonale Struktur hier erst allmählich deutlicher hervor, nämlich in dem Maße, wie die histologische Differenzierung ihrer Umgebung fortschreitet, bis sich beiderseits die rundlichen Keimzellenkomplexe schärfer von der Cölomwand sondern. Meine Beobachtungen weichen übrigens von den Angaben JAWOROWSKI'S etwas ab, nach denen die Keimdrüsen bei *Trochosa singoriensis* in der Wandung des 1. und 2. abdominalen Cölomsackes liegen. (Nach PURCELL soll nur das 2. Abdominalsegment die Keimzellen liefern.) Auf die weitere Differenzierung der Gonaden will ich hier nicht eingehen, ich hoffe indessen in einer spätern Arbeit die Entwicklung der Keimdrüsen ausführlicher darstellen zu können.

Selbstverständlich ist es nach diesen Beobachtungen nicht aus-

geschlossen, daß schon frühzeitig einzelne Zellen zu Keimzellen determiniert sind. Dagegen ist die Zurückführung der Gonaden auf einen primitiven, von Anfang an abgegrenzten Zellenkomplex nach meinen Befunden nicht möglich.

#### 4. Über die Bildung der dorsolateralen Zellenplatte und der freien Dotterzellen.

Noch vor der Umrollung des Keimstreifs tritt nun eine Bildung auf, die für die weitere Entwicklung des Embryos von großer Bedeutung wird. Schon auf frühen Entwicklungsstadien sind auf dem Rücken des Embryos unter dem Ectoderm einzelne Zellen zu sehen, die bald den Dotterzellen gleichen, bald frei unter der Peripherie liegen und wie wandernde Mesodermzellen aussehen. Solche Zellen zeigen sich auf Sagittalschnitten in Fig. 36 und 37 auf Taf. 25 (die Figuren beziehen sich auf 2 aufeinanderfolgende Entwicklungsstadien). Aus den Abbildungen erkennt man leicht, wie schwierig die Entscheidung über die Herkunft dieser Zellen ist, weil sie nicht nur oft deutlich mit Dotterzellen zusammenhängen, sondern stellenweise auch in Verbindung mit dem Mesoderm von Kopf- oder Schwanzlappen zu stehen scheinen.

Indessen habe ich durch Vergleichen der Serien den Eindruck gewonnen, daß diese Zellen von Dotterzellen abzuleiten sind. Solche Bilder wie Fig. 36 auf Taf. 25, wo es sich augenscheinlich um Dotterzellen handelt, die der Peripherie dicht anliegen, sind allenthalben zu sehen. Dagegen ist die Grenze des Mesoderms von Kopf- und Schwanzlappen meist deutlich ausgeprägt; Stellen, wo sich Mesodermzellen abzulösen und weiter über die Rückenfläche des Embryos zu wandern scheinen (vgl. den Schwanzlappen in Fig. 37), sind verhältnismäßig selten, und auch hier brauchen wir einen genetischen Zusammenhang nicht anzunehmen.

Dieser Prozeß der Umlagerung und Vermehrung von Dotterzellen — die freien Zellen zeigen häufig Mitosen — nimmt in der Folge eine höchst eigenartige Gestalt an. Die Anhäufung von Zellen unter der Rückenfläche schreitet fort, aber sie ist auf einen bestimmten Bezirk beschränkt. Am konservierten Material erscheint diese Region als weißes Band, das sich in der Nähe des Schwanzendes quer über den Rücken des Embryos zieht, sich beiderseits etwas verbreitert und dann in undeutlichen Streifen nach den Segmenten hin ausstrahlt. Die Kontur dieses Bandes ist, wie Fig. 20 auf Taf. 23 zeigt, am deutlichsten in der Mitte, also vor dem

Schwanzlappen. Oft zeigt es auch eine Krümmung parallel zu der Kontur des Schwanzendes. Die seitlichen Enden der Bildung können verschieden gestaltet, zuweilen auch in mehrere Teile gespalten sein.

Auf Sagittalschnitten erscheint nun das weiße Band als eine Platte dicht aneinander gepreßter Zellen, die in der Nähe der Mediansagittale des Eies schmaler und flacher ist als auf einem seitlich geführten Schnitt (vgl. die Figg. 38 u. 39 auf Taf. 25). Da die Zellgrenzen oft undeutlich sind, ruft das ganze Gebilde an vielen Stellen den Eindruck einer ectodermalen Wucherung hervor, besonders wenn es gegen den Dotter von einer weiteren Zellenreihe begrenzt wird (Fig. 38, Taf. 25). Indessen zeigt doch eine genauere Untersuchung der Schnittserien, daß ein großer Teil der kompakten Masse deutlich vom Ectoderm zu trennen ist. Gegen die Annahme einer ectodermalen Wucherung spricht ferner der Umstand, daß auch da, wo eine Grenze der Ectodermzellen nicht zu ziehen ist, vielfach ein kleiner Kern dicht an der Peripherie den ursprünglichen ectodermalen Bezirk anzeigt. Darauf möchte ich ganz ausdrücklich hinweisen.

Ebenso fehlen Mitosen der Ectodermzellen ins Innere. Besonders stark tritt diese lokale Zellenanhäufung, wie erwähnt, an den beiden seitlichen Enden des Streifens auf. Wir sehen dies auf einem Querschnitt (Fig. S; die beiden Platten sind in Fig. 40a u. b auf Taf. 25 vergrößert wiedergegeben). Wie die Figuren zeigen, wechselt das mikroskopische Bild. Auf der Fig. 40a sehen wir eine kompakte Wucherung, während die Zellenplatte in der Fig. 40b schon mehr gelockert erscheint. Selbstverständlich ist eine Volumzunahme ectodermaler Zellen bei dem ganzen Vorgang nicht auszuschließen. Wenn aber stellenweise wie in Fig. 40a scheinbar cylindrische Ectodermzellen auftreten, so liegt das an der undeutlichen Abgrenzung der darunter liegenden Elemente vom Ectoderm, deren Konturen ja teilweise noch hervortreten.

Schwerer zu entscheiden ist die Frage, ob es bei dem Vorgang zu einer wirklichen Verschmelzung zwischen dem Ectoderm und seiner Unterlage kommt oder ob die Zellgrenzen nur undeutlich werden, aber doch erhalten bleiben.

Auffallend tritt in den Figuren die innige Beziehung der Zellenplatte zum Dotter hervor. Ein Teil der Zellen ist augenscheinlich in Auflösung begriffen, wenigstens weisen die unregelmäßigen Chromatinbrocken darauf hin.

Aber hier sehen wir auch schon deutlich die Elemente auftreten, in die sich die ganze Zellenansammlung später auflöst. Es sind



das große ovale Zellen mit großen Kernen, deren Plasma mehr oder weniger reich mit Dotterpartikeln beladen ist. Ich möchte diese Zellen mit einem möglichst indifferenten Ausdruck als freie Dotterzellen bezeichnen.

Das Auftreten der dorsolateralen Zellenplatte ist nur auf eine kurze Zeitspanne beschränkt. Bald nach dem Stadium, das uns die Figg. 40a u. 40b vor Augen führten, ist das weiße Band äußerlich nicht mehr wahrzunehmen, und auf Schnitten erscheint an Stelle der Zellenplatte eine dichtgedrängte Reihe freier Dotterzellen unter einer oft sehr dünnen Ectoderm lamelle (Fig. 41 auf Taf. 25). Ihr weiteres Schicksal werden wir später verfolgen.

Der genetische Zusammenhang dieser freien Zellen mit der dorsolateralen Zellenmasse des vorhergehenden Stadiums steht außer allem Zweifel.

Die Tatsache, daß das Ectoderm am Ende des ganzen Prozesses wie vorher als dünne Lamelle wieder erscheint, legt die Vermutung nahe, daß es bei dem ganzen Prozeß keine wesentliche Rolle spielt. Im übrigen ist der beschriebene Vorgang nur teilweise verständlich. Wir können dabei als wesentlich erkennen, daß es sich um einen ziemlich unvermittelt einsetzenden Vermehrungsprozeß von bisher indifferenten Zellen handelt, die jetzt in die Entwicklung des Embryos tätig eingreifen. Wie wir schon die ersten Zellen dieser Wucherung von Dotterzellen ableiten konnten, so sehen wir aus dem ganzen Prozeß eine Menge freier wandernder Dotterzellen hervorgehen.

Zeitliche Unterschiede in der Entstehung der einzelnen Teile der Zellenplatte konnte ich nicht wahrnehmen. Vor ihrem Auftreten sind äußerlich nur undeutliche weiße Streifen auf dem Dotter sichtbar; das beschriebene Band erscheint dann gleichzeitig in seiner ganzen Ausdehnung, erreicht rasch größere Deutlichkeit und verschwindet wieder infolge der Ausbreitung jener freien Dotterzellen. Es braucht wohl kaum besonders bemerkt zu werden, daß der ganze Vorgang eine völlig normale, stets zu beobachtende Erscheinung ist und nichts zu tun hat mit pathologischen, durch Schlupfwespen z. B. hervorgerufenen Wucherungen, die bereits SCHIMKEWITSCH betreffend beschrieben hat. Die ganze Bildung geht anscheinend unabhängig vom Keimstreif auf dem Dotter des Eies vor sich; die Form des beschriebenen Streifens wird erst durch die spätere Rolle der freien Dotterzellen verständlicher.

Die weitere Betrachtung zeigt nämlich, daß sich diese Zellen rasch über beide Seiten des Eies nach den Keimstreifhälften hin

ausbreiten, aber nicht gleichmäßig nach allen Richtungen. Unter dem Kopfölsack fehlen sie ganz, und auch an den Thoracalsegmenten gehen sie nur bis an den lateralen Rand der Cölomsäcke, wie ein Querschnitt zeigt (Fig. T).

Auch im Abdomen fehlen sie in der Mediansagittale und in deren Nähe (vgl. Fig. U, wo sie auf die kurze Rückenfläche beschränkt sind). Je weiter seitlich aber der Schnitt geführt wird, desto weiter sehen wir diese Zellen unter dem Schwanzlappen hin proximal vordringen (Fig. V).

Diese gesetzmäßige Verbreitung erscheint als natürliche Folge der Lagebeziehung jener Zellenplatte zum Abdomen. Das Resultat ist eine Anhäufung freier Dotterzellen im Abdominalbezirke und seitlich davon, und diese Verteilung ist von größter Bedeutung für die Bildung des Dorsalfäßes und der Blutzellen, wie wir sehen werden.

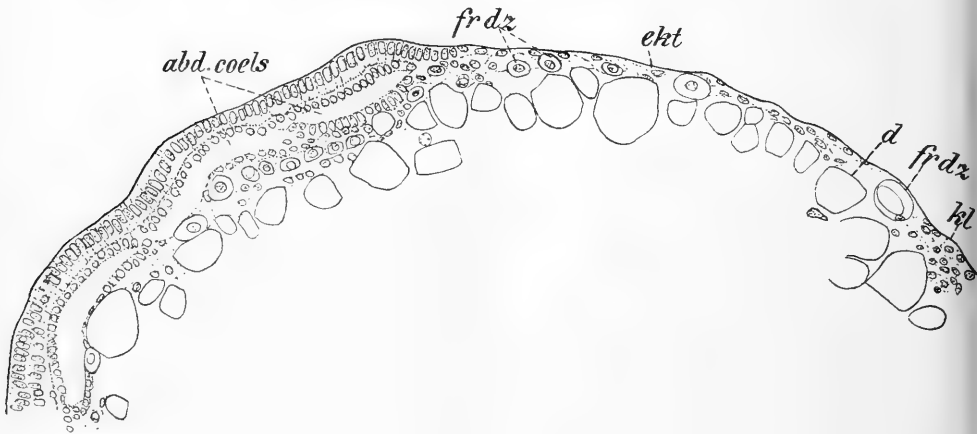


Fig. V.

Sagittalschnitt durch den Embryo der Fig. U, weiter seitlich geführt. 0,67:1.  
Ok. 1, Obj. 5.

Wir können die freien Dotterzellen unter den Abdominalcölomsäcken im wesentlichen von der erwähnten Zellenplatte ableiten und brauchen nicht mit MORIX eine Entstehung dieser Elemente aus den Cölomsäcken selbst anzunehmen, obgleich auch die Cölomsackzellen nunmehr ein starkes Wachstum, oft unter Dotteraufnahme zeigen. Denn wenn auch diese wandernden Zellen durch Größe und Gestalt Übergänge zu den Cölomwandzellen zeigen und diesen stellenweise dicht angepreßt, ja ihrem Verband eingefügt erscheinen (vgl. Fig. V), so weist doch ihre genau begrenzte Verbreitung nicht auf eine Ent-

stehung aus Mesodermzellen, die wir dann an allen Cölomsäcken erwarten würden, sondern auf ein bestimmtes Ausbreitungszentrum hin.

Damit komme ich zur Besprechung der Literatur über diese Vorgänge, die ich im Interesse einer zusammenhängenden Darstellung bis hierher aufgeschoben habe.

Die großen freien Dotterzellen sind von den Autoren wohl bemerkt worden. Über ihre Herkunft wie über ihre Bedeutung entstanden indes die verschiedensten Ansichten, die sich in den mannigfaltigen Namen für diese Zellen widerspiegeln. Den Wechsel der Auffassungen wird am besten die folgende Zusammenstellung anschaulich machen. Die Ausdrücke

dorsales Mesoderm	bei BALFOUR
endoderme secondaire	SCHIMKEWITSCH (1887)
entodermic cells	LOCY
Blutzellen	MORIN
fat cells	KISHINOUE
mesodermale Phagocyten	SCHIMKEWITSCH (1904)

beziehen sich auf die gleichen Zellen. Auch die „amöbenartigen“ Zellen bei *Ixodes* (WAGNER), ferner die „großen“ Blutzellen der Pedipalpen (GOUGH), die „Hypoblastzellen“ bei *Limulus* (PACKARD) u. a. gehören hierher. Bei dieser Verwirrung in der Nomenklatur wird es sich rechtfertigen, diese Zellen vorläufig, wo uns ihre Funktion noch nicht bekannt ist, einfach als freie Dotterzellen zu bezeichnen.

Über ihre Herkunft sind die Ansichten geteilt. Schon BALFOUR trat mit aller Entschiedenheit für ihre Entstehung aus Dotterzellen ein. Die gleiche Entstehungsweise nehmen LOCY und KISHINOUE an. Dagegen finden wir bei MORIN andere Angaben. Bei *Pholcus* sollen nach ihm die großen runden Zellen („Blutzellen“) direkt vom (2.!) Cumulus abstammen und sich auf der Rückenfläche verbreiten. Bei einer andern Gattung (*Theridium*) dagegen hält er ihre Entstehung aus den Mesodermsomiten der Keimstreifhälften für wahrscheinlich. Beides trifft, wie wir sahen, bei *Agelena* nicht zu.

Noch anders wird die Bildung der freien Dotterzellen von SCHIMKEWITSCH beschrieben. Ich folge hier seiner neuern Darstellung. Die „Phagocyten“, die er neben den Dotterzellen und den Entodermzellen unterscheidet, entstehen nach ihm überall da, wo Mesoderm in Berührung mit dem Dotter steht, besonders am Vorderende des Kopflappens und später noch reichlicher aus

einer mesodermalen Zellenmasse am Hinterende, bei der hintern Anlage des Mitteldarms. Von dieser Stelle aus sollen sich dann die Zellen über die Mittellinie des Rückens und über den ganzen Körper verbreiten.

Nach den Abbildungen bei SCHIMKEWITSCH haben wir unter den Phagocyten jene freien Dotterzellen zu verstehen. Indessen hat SCHIMKEWITSCH zu späte Stadien für die Beurteilung ihrer Entstehung herangezogen. Diese Zellen erscheinen schon weit früher, unabhängig vom Mesoderm; und auch später entstehen sie eben nicht überall da, wo sich Mesodermzellen und Dotter berühren, sondern zeigen bestimmte Verbreitungsgrenzen.

Merkwürdigerweise findet sich nun in der ganzen Literatur weder auf den Abbildungen noch im Text ein Hinweis auf die dorsolaterale Zellenplatte und ihre Auflösung in die freien Dotterzellen. Eine Andeutung davon enthält nur die Mitteilung von SCHIMKEWITSCH, daß bei den Pedipalpen (*Thelyphonus*) auf der Rückenseite hinter dem Schwanzlappen vorübergehend ein Zellenhäufchen mit zum Teil scheinbar degenerierenden Zellen sichtbar ist. Er vergleicht diese Bildung dem röhrenförmigen Rückenorgan hinter dem Scheitellappen von *Pholcus*. Indessen ist das Rückenorgan nach seiner Beschreibung jedenfalls etwas anderes als die oben beschriebene Zellenplatte. Auch die Lateralorgane der Xiphosuren, Pseudoscorpione und Pedipalpen kommen hier nicht in Betracht. Dagegen verdienen hier einige Angaben von POLJANSKY über die Entwicklung von *Scorpio indicus* Erwähnung. Hier treten am Keim, während seiner Entwicklung im Uterus, auf der Dorsalseite, näher dem Hinterende, zwischen Ectoderm und Entoderm Leucocyten von elliptischer Gestalt auf, die später zum Teil auch nach der Ventralseite hinüberwandern. Sie entstehen auf Kosten des Mesoderms, sind von Dotter angefüllt und werden später zu Blutkörperchen. Diese Zellen treten nun in Beziehung zu der Assimilation des Nährmaterials, das aus dem Uterus stammt. Zur bessern Zuführung dieses Materials vergrößert nämlich der Embryo dorsal und lateral seine aufsaugende Oberfläche durch viele Falten und Fortsätze.

Wenn auch eine direkte Ableitung der oben beschriebenen Bildungen von diesen Verhältnissen natürlich ausgeschlossen ist, so ist immerhin als gemeinsamer Zug die starke lokale Anhäufung lebhaft assimilierender Zellen und ihre Beziehung zur Ernährung des Embryos bemerkenswert. Bei den Spinnen tritt freilich diese Bedeutung erst später hervor. Denkbar wäre es immerhin, daß wir in

der hier beschriebenen Erscheinung den Rest eines Gebildes zu sehen haben, das im Laufe der phylogenetischen Entwicklung seine ursprüngliche Bedeutung einbüßte.

#### Vierter Abschnitt.

### Die Periode der Umrollung des Keimstreifs.

In dieser Periode der Entwicklung beginnt die Bildung der wichtigen Organsysteme, soweit sie nicht wie das Nervensystem und die Keimdrüsen schon vorher auftreten.

Es ist nicht meine Absicht, hier auf die spezielle Organentwicklung einzugehen. Nur die allgemein wichtigen Vorgänge dieses Abschnitts sollen noch kurz betrachtet werden.

1. Der äußere Verlauf der Umrollung des Keimstreifs ist zuletzt von WALLSTABE ausführlich beschrieben worden. Ich möchte hier nur einen Punkt berühren, nämlich die verschiedenen Versuche, die Umrollung von einer mechanischen Ursache abzuleiten.

CLAPARÈDE, der das ganze Phänomen zuerst ausführlich beschreibt, vergleicht den Keimstreif der gespannten Sehne eines Bogens. Wird diese dem Gipfel des Bogens genähert, so müssen sich auch ihre Insertionspunkte nähern. Ebenso sollen hier Kopf- und Schwanzende infolge der dorsal gerichteten Bewegung der Körpersegmente zusammenrücken. Das Minimum dieser Bewegung liegt bei den festen Endpunkten, das Maximum in der Mitte, beim letzten Gangbein. Zugleich dringt der Dotter ventral bruchsackartig vor. Durch die Annäherung von Kopf- und Schwanzende wird er dann ins Abdomen zurückgedrängt; zugleich vollzieht sich die ventrale Einkrümmung des Embryos.

Wie eine Betrachtung der einzelnen Stadien der Umrollung lehrt (vgl. die Figuren bei WALLSTABE), trifft dieser Vergleich nicht ganz zu. Gerade bei Beginn des ganzen Prozesses sind die Keimstreifhälften nicht gestreckt wie eine gespannte Sehne, sondern stark gekrümmt.

Soll die Wirkung wie beim Bogen zustande kommen, so kann es nur durch eine Verkürzung des Keimstreifs geschehen. Nun zeigt auch offenbar das Stadium, wo die Insertionspunkte der Extremitäten eine gerade Linie bilden (fig. 14 bei WALLSTABE), eine solche Verkürzung gegenüber den vorhergehenden Stadien. Aber wie man

leicht sehen kann, verläuft der Prozeß nicht so schematisch, wie es CLAPARÈDE darstellt.

Schon BARROIS erkennt demgegenüber die besondere Bedeutung der Caudalregion für die Umrollung, wie auch die rein passive Rolle des Dotters. Dagegen ist nach BALFOUR die primäre Ursache die Ausdehnung der Dorsalregion. Dadurch sollen Kopf- und Schwanzende voneinander getrennt werden, während der Embryo, dessen Ventralplatte sich nach BALFOUR nicht verkürzt und wegen der Eihülle auch nicht gerade strecken kann, sich ventral einkrümmen müßte.

Dieser Anschauung von einer Expansionswirkung der Dorsalregion schließt sich auch KISHINOUE in seiner ersten Abhandlung an, während er später nur die laterale Ausdehnung der Ventralplatte wie das dorsale Wachstum der abdominalen Somiten betont.

BALFOUR'S Auffassung ist unhaltbar. Wenn wirklich die Zellen der Dorsalregion — denn so muß man ihn wohl verstehen — Kopf- und Schwanzlappen auseinander drängen könnten, so müßten sie sich dabei stark vermehren. Wir sehen aber noch während der Umrollung den Rücken von einer Lamelle flacher Ectodermzellen bekleidet.

BALFOUR'S Darstellung wird daher auch schon von LOCY zurückgewiesen. Dieser betont wieder als wesentlich die Verkürzung der Keimstreifhälften. Sie soll nach ihm auch einen Zug auf die dorsal gekrümmte Schwanzspitze ausüben und diese etwa wie eine Falte glatt streichen. Dieser Vorgang wäre aber nach LOCY durch ein Wachstum der Dorsalfläche unerklärbar.

LOCY versucht auch eine Erklärung für den ventralen Durchbruch des Dotters zu finden. Die Konzentration der Ectodermzellen im Bereich der abdominalen „terga“ soll nach ihm einen Zug auf die Dorsalregion ausüben, die nun auf den Dotter drücken und ihn an der Stelle geringsten Widerstandes, nämlich auf der Ventralseite, vorbuchten müßte.

LOCY'S Darstellung hat gleichfalls manche Schwächen. Das Schwanzende ist ein relativ voluminöses Organ, das schwerlich infolge eines einfachen Zuges von der Ventralseite her obliteriert, so wie eine Falte glatt gezogen wird.

Auch erklärt LOCY'S Darstellung noch nicht genügend das ventrale Vordringen des Dotters. Die starke Vermehrung des Ectoderms in den dorsalen Segmentabschnitten des Abdomens braucht noch nicht notwendig eine Spannung der ganzen dorsalen Ectoderm lamelle

zur Folge zu haben. Dazu kommt noch, daß das Auseinanderweichen der Keimstreifhälften und damit der Durchbruch des Dotters offenbar schon einsetzt, bevor das starke dorsale Wachstum der Abdominalsegmente beginnt.

Im Gegensatz zu den bisherigen Auffassungen unterscheidet SOPHIE PEREYASLAWZEWA bei der Umrollung (der Pedipalpen) zwei voneinander unabhängige Vorgänge: die Entfernung der Nervenstränge und die eigentliche Umrollung. Denn beide Erscheinungen finden sich bei den Arthropoden getrennt voneinander. Die bisherigen Erklärungsversuche charakterisiert SOPHIE PEREYASLAWZEWA als unzureichend. Dagegen erblickt sie ein allgemein anwendbares Erklärungsprinzip in der Vererbung, die den Anstoß für die Entfernung der Nervenstränge und für die Umrollung gibt.

Die Betonung dieses wesentlichen Faktors liefert in Wirklichkeit natürlich keine Erklärung, sondern entspricht nur der notwendigen Einsicht, daß der ganze Prozeß eben nicht kausal abgeleitet werden kann. Die weiteren Ursachen, die die Autorin nächst jener „cause primaire“ bei der Umrollung wirksam findet, dürften nicht ganz einwandfrei sein. Nach ihr sollen die Nervenstämme, die infolge ihres Wachstums dorsal fast zusammenstoßen, aus Mangel an Platz nach den Seiten ausweichen, wo ihnen allein Raum zur Ausbreitung bleibt. Dagegen ist hervorzuheben, daß Vorder- und Hinterende gar nicht zusammenstoßen und daß auch der Rest des dorsalen Ectoderms zwischen ihnen nicht zusammengedrängt wird. Somit entsteht auch kein Druck, der ein seitliches Ausbiegen der Keimstreifhälften bedingen könnte. Aber auch dieses Ausweichen selbst kann den Nervensträngen keine Gelegenheit zur weiteren Ausdehnung bieten, sondern ist vielmehr notwendig mit einer Verkürzung verbunden, wie sich leicht einsehen läßt.

Jedenfalls ist der ganze Vorgang zu kompliziert, um sich nach einem mechanischen Schema ableiten zu lassen, wie es wiederholt versucht worden ist. Aus der Betrachtung der aufeinander folgenden Stadien gewinnt man vielmehr den Eindruck, daß vom Abdomen aus hintereinander die einzelnen Abschnitte des Embryos in den Prozeß eingreifen. Offenbar hat die entfernte Ähnlichkeit der gekrümmten Keimstreifhälften mit elastischen Gebilden und namentlich der rasche Wechsel der Krümmung dazu geführt, den ganzen Prozeß als rein mechanisch ablaufendes Phänomen zu betrachten, während es sich doch hier wie in jeder andern Phase der Entwicklung um

ein Ineinandergreifen komplizierter Wachstumsvorgänge handelt, das selbstverständlich durch Vererbung bedingt ist.

## 2. Über einige inneren Vorgänge während der Umrollung.

An dieser Stelle soll noch die erste Anlage des Dorsalgefäßes und der Blutzellen behandelt werden, da sie zu den früher besprochenen Erscheinungen in engster Beziehung steht.

Bekanntlich nähern sich die dorsalen Fortsätze der Abdominalsegmente allmählich der dorsalen Mittellinie, wo sie schließlich zur Bildung des Rückengefäßes zusammentreffen. Wir wollen diesen Vorgang nach einer Übersicht über die Literatur an Schnittzeichnungen etwas näher betrachten.

Die Bildung des Herzens und der Blutzellen ist von den Autoren verschieden geschildert worden. Nach BALFOUR finden sich in der Dorsalregion indifferente (sekundäre) Mesodermzellen, die von den Dotterzellen abstammen. (Es handelt sich um die freien Dotterzellen und ihre Derivate.) Das Herz entsteht nun nach ihm aus einem soliden Zellenstrang, dessen periphere Schicht die Herzwand bildet, während der zentrale Teil sich in Blutzellen umwandelt. Erst nach seiner Bildung tritt eine Differenzierung des dorsalen Mesoblasts in ein somatisches und ein splanchnisches Blatt ein.

Ähnliche Angaben über die Herzbildung macht SALENSKY. Auch nach ihm spalten sich die Blutkörper von der soliden Herzanlage ab.

Diese Darstellung ist fast allgemein abgelehnt worden. Schon LOCY konstatiert, daß das dorsale Mesoderm durch Auswachsen von den ventralen Somiten her entsteht. Die dorsalen Ränder des vorwachsenden Mesoderms berühren sich nach ihm zuerst und bilden so die dorsale Herzwand, während die ventrale Begrenzung erst später zustande kommt.

Mit LOCY's Angaben stimmt die Darstellung von MORIN ziemlich überein. Nach MORIN sammeln sich die großen runden Zellen dorsal, besonders im Abdominalbezirk, und bilden schließlich in der dorsalen Mittellinie einen dichten Zellenstrang, der von den Mesodermsomiten erst dorsal, dann ventral umwachsen wird. In ähnlicher Weise beschreibt KISHINOUE das Vorwachsen der Cölomsäcke und die Umbildung der zusammengedrängten „fat cells“ zu Blutzellen; und analoge Angaben finden sich bei PAPPENHEIM und SCHIMKEWITSCH für die Araneinen,



ferner bei KOWALEWSKY u. SCHULGIN und BRAUER für den Scorpion, bei KISHINOUE und KINGSLEY für *Limulus*, sowie bei SCHIMKEWITSCH, GOUGH und PEREYASLAWZEWA für Pedipalpen usw.

Doch sollen nach KOWALEWSKY u. SCHULGIN beim Scorpion die dorsal vorwachsenden Somiten an ihrem Ende nicht in zwei Blätter gespalten, sondern solid sein. Die Randzellen dieser Zipfel sollen sich ferner durch Eiweißaufnahme verändern, um sich schließlich abzutrennen und Blutzellen zu bilden. Dagegen schildert BRAUER beim Scorpion den Vorgang als Wachstum zweier getrennten Cölamellen von beiden Seiten her. Die Blutzellen leitet er vom splanchnischen Mesoderm ab.

In bezug auf die Blutzellenbildung stehen so die Angaben von BALFOUR, SALENSKY, KOWALEWSKY u. SCHULGIN denen der andern Beobachter gegenüber. Um hier zu einer Entscheidung zu kommen, müssen wir das weitere Schicksal der freien Dotterzellen ins Auge fassen, die ja den Blutzellen der Autoren entsprechen.

Wir betrachten zunächst ein Stadium zu Beginn der Umrollung, das in der Entwicklung etwa zwischen den figg. 9 u. 11 bei WALLSTABE steht. Ein Querschnitt durch die Dorsalregion in der Nähe des Abdomens (Fig. 42 auf Taf. 25) zeigt unter dem Ectoderm eine Ansammlung von Zellen, die zweifellos als Derivate freier Dotterzellen aufzufassen sind, jedoch teilweise in enger Verbindung stehen. Die Ansammlung ist offenbar völlig unabhängig von den noch weit entfernten Cölomsäcken; sie nimmt weiter vorn wieder ab. Im Abdomen aber wächst sie weiter, wie ein Querschnitt etwa durch das Stadium der fig. 12 bei WALLSTABE zeigt (Fig. 43, Taf. 25). Zu beiden Seiten grenzen sich die dorsal vorwachsenden Abdominalsegmente mit ihren cylindrischen Ectodermzellen scharf gegen den unverdickten Teil der Rückenoberfläche ab. Medial von den Cölohmöhlen liegt nun eine Zellenmasse, die zum Teil aus großen freien Dotterzellen besteht, zum Teil aber aus kleinern Elementen, die sich wie Mesodermzellen zu Reihen zu ordnen scheinen. Man würde glauben, es stellenweise mit solchen mesodermalen Elementen zu tun zu haben, wenn nicht die Grenze der Cölomsäcke deutlich ausgeprägt wäre und zudem alle Übergänge zwischen jenen kleinen Zellen und den ovalen mit Dotter beladenen Zellen vorhanden wären. Letztere zeigen nun aber auf diesen Stadien die engsten Beziehungen zu den Cölomsäcken (Fig. 43, Taf. 25). Nach meinen Präparaten erscheint es mir nicht zweifelhaft, daß im Bereich der dorsalen Abdominalsegmente fortgesetzt solche Dotterzellen in die Wandung

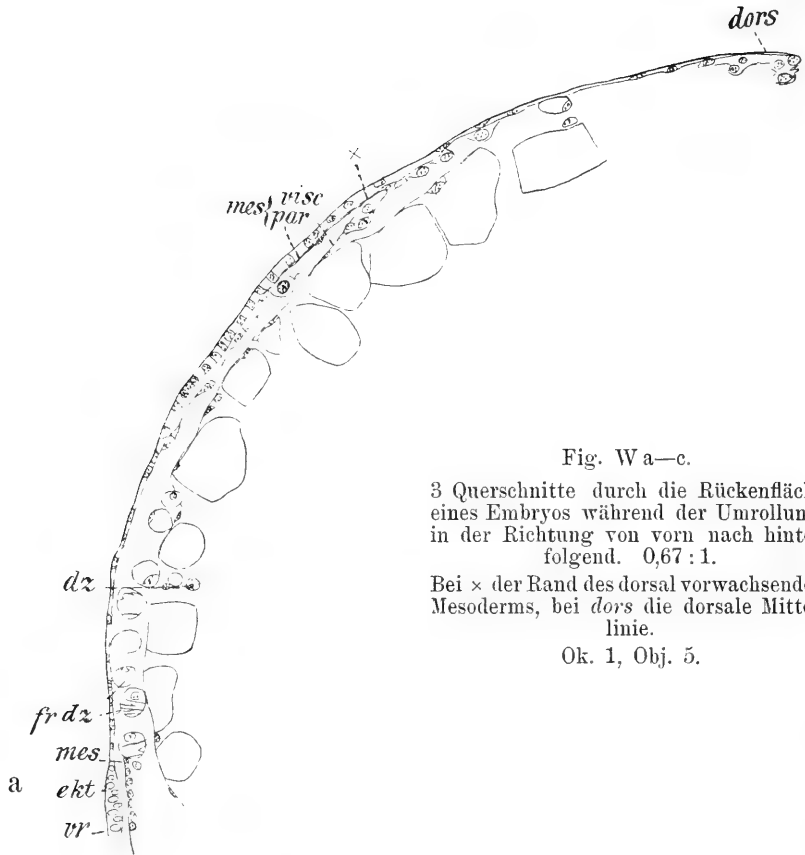


Fig. Wa—c.

3 Querschnitte durch die Rückenfläche eines Embryos während der Umrollung, in der Richtung von vorn nach hinten folgend. 0,67 : 1.

Bei x der Rand des dorsal vorwachsenden Mesoderms, bei dors die dorsale Mittellinie.

Ok. 1, Obj. 5.

der Cölomsäcke einbezogen werden und so zu deren weiterem Wachstum beitragen.

Dieses Wachstum geht außerordentlich schnell vor sich; der dorsale Zusammenschluß der Somiten erfolgt von hinten nach vorn. Eine Übersicht über den Prozeß mögen drei Querschnitte durch einen Embryo vom Alter der fig. 15 bei WALLSTABE geben (Fig. W a—c).

Der am weitesten vorn geführte Schnitt (W a) zeigt die laterale Region vom ventralen Mesoderm bis zur dorsalen Mittellinie. Die Stelle, wo das Dorsalwachstum der Cölomlamelle stattfindet, ist auch hier durch die Grenze von flachem und cylindrischem Ectoderm gekennzeichnet. Die vorwachsende Spitze der Cölomhöhle stellt eine kompakte Zellengruppe dar, die sich lateral in 2 Lamellen fortsetzt. Die innere der Lamellen, also das splanchnische Blatt, liegt stellenweise dem Dotter dicht an; zuweilen liegen auch noch andere Zellen dazwischen. In der Nähe der Kopfregion fehlt der Zusammenhang zwischen der vorwachsenden Mesodermspitze und dem ventralen Cölomabschnitt, wie das Schema der Fig. X für ein etwas späteres

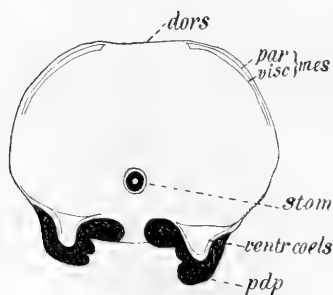


Fig. X.

Querschnitt durch einen in der Umrollung begriffenen Embryo. Ventral sind die Pedipalpen und das Stomodäum getroffen. Schematisiert. 0,60:1.

Stadium andeutet. Es kommt dies daher, daß die abdominalen Somiten schräg nach vorn auswachsen; die vordern Schnitte treffen daher die beiden Cölomwandblätter jederseits nur teilweise, bis schließlich dorsaler und ventraler Cölomabschnitt in Verbindung treten. Zugleich ändert sich auch sonst das Bild. Während in der vordern Region nur wenige Zellen, nämlich große freie Dotterzellen, sichtbar sind, nimmt weiter nach hinten die Menge der medial zwischen den Cölomsackrändern liegenden Zellen beträchtlich zu. Zugleich rücken diese Ränder einander immer näher, während das cylindrische Ectoderm über ihnen sich immer stärker vorwölbt (fig. Wb u. c).

Ein weiteres Stadium der Annäherung zeigen die Fig. X für die Vorderregion, ferner die Fig. Y und die Figg. 44a—c auf Taf. 25 für den Abdominalteil. Hier ist die Grenze zwischen der ausgehöhlten Herzwand und dem Herzlumen mit seinen Blutzellen großenteils schon deutlich zu erkennen, wie die Fig. Y zeigt. Aber auf andern

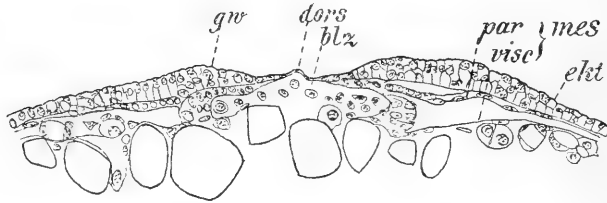


Fig. Y.

Querschnitt durch die Dorsalregion des Abdomens zur Zeit der Herzbildung.  
Stadium der Fig. X und der Figg. 44a—c, Taf. 25. 0,80:1.

Ok. 1, Obj. 5.

Schnitten erscheint sie ganz undeutlich. Wie eine nähere Betrachtung der Figg. 44 zeigen wird, sind die Cölmwandzellen zum Teil aufs innigste mit den Derivaten der freien Dotterzellen verbunden. Das splanchnische Blatt besteht großenteils aus Dotterzellen, die oft nach der Mediane zu allmählich in Blutzellen übergehen (Fig. 44a). Eine Abgrenzung der Herzwand gegen das Herzlumen ist zum Teil überhaupt nicht vorhanden, wie Fig. 44b zeigt. Dagegen tritt sie schon deutlich in dem noch weiter hinten angeführten Schnitt 44c hervor.

Der dorsale Zusammenschluß der rechten und linken Cölmwände erfolgt dann so, wie er in der Literatur beschrieben wird, nämlich zuerst dorsal vom Gefäßlumen (die Fig. Z gibt einen Schnitt durch den vordern Teil des Rückens wieder), dann auch ventral.

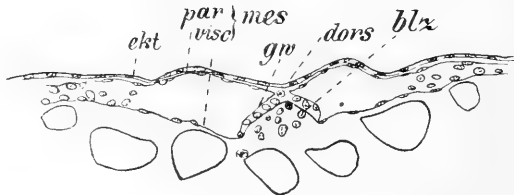


Fig. Z.

Querschnitt durch die vordere Dorsalregion. Etwas älteres Stadium als Fig. Y.  
0,80:1.

Der ganze Vorgang verläuft nach alledem komplizierter, als sich nach den etwas schematischen Zeichnungen der Autoren erwarten läßt. Keinesfalls wird in der einfachen Weise, wie es MORIN beschreibt, ein dorsaler Blutzellenstrang von den Cölomwänden umwachsen. Die dorsale Zellenansammlung, die schon vor dem Auswachsen der Abdominalsomiten sichtbar wird, liefert zwar während dieses Wachstums zum Teil die Blutzellen, wird aber zum andern Teil in die vorwachsene Cölomsackwand aufgenommen. Allenthalben sieht man auf Quer- und Längsschnitten große runde Dotterzellen dieser Wand eingelagert, besonders zahlreich im visceralen Blatt, aber auch im parietalen (Fig. 45, Taf. 25). Übrigens bildet auch MORIN solche Zellen hier und da in der Cölomwand ab.

Selbstverständlich nehmen auch die ursprünglichen Cölomwandzellen an der Assimilation des Dotters teil. Aber die umgekehrte Annahme, daß alle jene dotterreichen Zellen Mesodermzellen sind, die sekundär Dotter aufgenommen haben, ist nicht haltbar. Denn dann müßte die Menge freier Dotterzellen und ihrer Derivate, die vor der Herzbildung die Dorsalregion erfüllte, noch vorhanden sein und eine mächtige Ansammlung bilden. Die Zahl der Blutzellen ist aber im Verhältnis dazu gering.

Wir können nun auch die Angaben BALFOUR's verstehen. Er sah die Übergänge zwischen Herzwand und Blutzellen und schloß daraus auf eine Entstehung des Herzens und des Blutes aus einem soliden Zellenstrang. Auch die Teilnahme der großen runden Zellen und ihrer Derivate am Aufbau der dorsalen Cölomlamellen beobachtete er schon. Dabei übersah er jedoch wie SALENSKY die Tatsache, daß die Bildung des Herzens durch das Vorwachsen der Cölomsäcke bedingt wird.

Mit der oben gegebenen Darstellung stimmen auch die Mitteilungen von KOWALEWSKY u. SCHULGIN über die Bildung der Blutzellen beim Scorpion überein, ferner auch die Beobachtungen von FRANZ am ausgebildeten Spinnenherzen. Nach FRANZ läßt sich hier noch eine Loslösung von Blutzellen aus der Herzwand beobachten, ein Vorgang, der auch von NUSBAUM für das embryonale Herz eines Isopoden beschrieben wurde. Nun zieht GADZIKIEWICZ aus diesen Befunden im Zusammenhang mit den schon erwähnten Beobachtungen von BALFOUR und SALENSKY den Schluß, daß am Herzen genetisch zwei Bestandteile zu unterscheiden sind. Pericard und Muscularis sollen aus den Cölomwänden entstehen, die innere endothelartige Schicht aber wie die Blutkörper selbst würde aus dem beschriebenen Zellenstrang hervorgehen und später mit der Muscularis verschmelzen.

Dieses Herzendothel allein soll dann auch zur Abspaltung von Blutkörperchen befähigt sein.

Nach meinen Beobachtungen ist eine solche Trennung der Herzbestandteile nach ihrer Entstehungsweise nicht möglich. Die freien Dotterzellen und ihre Derivate legen sich offenbar nicht als einfacher Endothelring der Innenwand der zusammentreffenden Cölomsäcke an, sondern gliedern sich allerorten der Cölomwand ein.

Wie wir sehen, ist die Bezeichnung Blutzellen für die freien Dotterzellen und ihre Derivate nicht ausreichend. Sie sind vielmehr von viel allgemeinerer Bedeutung für die Entwicklung, indem sie in großen Mengen das aufgespeicherte Nährmaterial verflüssigen und den wachsenden Teilen des Embryos zuführen, in die sie selbst zum Teil einbezogen werden. Aber ihre Tätigkeit ist damit noch nicht erschöpft. Die Grenzlamelle des Dotters, in deren Bildung ein Teil dieser Zellen aufging, beginnt nunmehr die Septen ins Innere des Dotters zu senden. Aber auch die tiefer liegenden Dotterzellen nehmen jetzt an den Wachstumsprozessen teil, wo sie davon berührt werden.

Schluß. Über das Entoderm bei den Arachnoideen.

Ich kann leider hier auf die Bildung des Mitteldarmes und seiner Derivate nicht mehr eingehen. Aber hervorheben möchte ich noch, daß sich die Persistenz einer vordern, diffusen Entodermanlage und ihre Ausbildung zum Leberepithel bei *Agelena* ebensowenig nachweisen läßt wie eine hintere Entodermanlage.

Die Unterscheidung von dreierlei Elementen im Dotter auf Grund der Struktur (mesodermale Phagocyten, Vitellophagen-Dotterzellen, und zerstreute Entodermzellen), wie sie namentlich SCHLIMKEWITSCH durchzuführen versucht hat, ist unmöglich. Wir dürfen die dreieckigen oder sonst unregelmäßig gestalteten Kerne, die sich im Dotter zerstreut finden, nicht als Dotterzellen von den übrigen Elementen im Dotter genetisch absondern und ihnen jede direkte Bedeutung für die Entwicklung absprechen, wie es geschehen ist. Denn ihre Gestalt und der Mangel an Plasma ist nur der Ausdruck einer Pressung durch die angrenzenden Dotterpartien. An andern Stellen zeigen die Dotterzellen andere Formen, und die Übergänge sind so zahlreich, daß eine genetische Sonderung unmöglich ist.

Allgemein müssen wir vielmehr im Auge behalten, daß die Struktur ein Ausdruck der augenblicklichen Funktion, des Stoff-

wechsels ist und nicht ein Erkennungszeichen für die Zugehörigkeit zu einem Keimblatt. In bezug auf die Keimblätterfrage sind auch bei den Phalangiiden die Verhältnisse die gleichen wie bei den Araneinen, soweit sich das aus der Literatur beurteilen läßt. Auch hier ist offenbar eine besondere Entodermanlage nicht vorhanden. Ebenso existieren bei *Limulus* (nach KINGSLEY und KISHINOUE) und bei *Chelifer* (nach BARROIS) wohl auch nur Dotterzellen an Stelle einer besondern Entodermanlage. Es bleibt noch weitem Untersuchungen vorbehalten, mit diesen Ergebnissen die Angaben über eine hintere Entodermanlage bei *Ixodes* (WAGNER) und *Thelyphonus* (SCHIMKEWITSCH) in Einklang zu bringen. Übrigens besteht auch bei den Pedipalpen nach der Darstellung von GOUGH und PEREYASLAWZEWA die erste Entodermanlage aus zerstreuten Zellen im Innern oder an der Oberfläche des Dotters. Dagegen haben wir bei den Scorpionen nach BRAUER andere Verhältnisse. Hier breitet sich frühzeitig eine zusammenhängende Zellschicht über den Dotter aus, die später zum Darmepithel wird. Im Hinblick auf diese Funktion verdient sie wohl die Bezeichnung Entoderm. In vergleichend entwicklungsgeschichtlicher Hinsicht aber besitzt der Begriff des Entoderms bei den Arachnoideen, wie wir sahen, kaum noch eine Bedeutung.

Zum Schlusse sei es mir gestattet, Herrn Prof. Dr. KORSCHOLT, auf dessen Anregung diese Arbeit entstand, für seine stete gütige Unterstützung meinen herzlichsten Dank auszusprechen. Ebenso bin ich den Herren Dr. TÖNNIGES und Prof. Dr. MEISENHEIMER zu aufrichtigem Danke verpflichtet.

### Nachtrag.

---

Während des Druckes dieser Arbeit erschien eine ausführliche Abhandlung, die das gleiche Thema behandelt (THOS. H. MONTGOMERY jr., The development of Theridium, an Aranead, up to the stage of reversion, in: Journ. Morphol. Vol. 20, No. 2, p. 297 ff.).

Ich konnte diese Arbeit nicht mehr im Text berücksichtigen, möchte aber hier noch kurz darauf eingehen, da ihre Resultate mit den meinigen zwar in vieler Hinsicht übereinstimmen, in manchen wesentlichen Punkten aber davon abweichen. Nur auf diese Differenzen sei hier kurz hingewiesen.

Es handelt sich in der Hauptsache um die sog. Gastrulation, ferner um die Bildung des Entoderms und die der Blutzellen.

Als Abweichung von geringerer Bedeutung wäre zunächst zu erwähnen, daß nach meinen Ergebnissen zur Zeit der Blastodermbildung der Dotter nie ganz frei von Zellen ist, wenn sich diese auch auf die Peripherie beschränken. Die Wanderung der Furchungszellen an die Peripherie und die Rückwanderung in den Dotter gehen also ineinander über; das schematische Zwischenstadium, wo alle Zellen rings um die Peripherie als Blastoderm vereinigt liegen, ist — wenigstens bei *Agelena* — nicht vorhanden.

Ferner fand ich, daß auch die extraembryonalen Zellen der Dorsalregion während des Cumulusstadiums Mitosen zeigen, also sich weiter entwickeln, wenn auch viel langsamer als die der Ventralseite. Doch sind dorsal die Zellen immerhin so zahlreich, daß man nicht eigentlich mehr von einem Blastem sprechen kann.



Im direkten Gegensatz zu meinen Ergebnissen stehen die Angaben des Verfassers über die Cumuli. Bei *Agelena* löst sich unzweifelhaft der 2. Cumulus vom 1. ab, wandert eine Strecke weit und löst sich dann auf. Da der Vorgang auch für andere Genera (*Pholcus*, *Lycosa*) so geschildert wurde, darf man wohl annehmen, daß er auch bei *Theridium* so verläuft, wenn hier zwei Cumuli in wechselnder Entfernung beobachtet werden (fig. 32, 33, 44 des Verfassers). Die Angabe, daß beide zuerst getrennt auftreten, scheint mir darauf zu beruhen, daß die ersten Stadien übersehen wurden.

Auch der Verfasser versucht wie die frühern Autoren eine Orientierung des Embryos zur Verbindungslinie der Cumuli, und zwar wieder anders als seine Vorgänger.

Zwei Kriterien werden hier angegeben; einmal die Persistenz der Vitellocyten des Cumulus posterior (2. Cumulus) im Abdominalende, und dann eine verdünnte Stelle im Blastoderm vor dem Cumulus posterior, die der Grenze zwischen Cephalothorax und Abdomen entsprechen soll. Diese beiden Anhaltspunkte können unmöglich zur Orientierung genügen. Dotterzellen finden sich an vielen Punkten, und beim Auftreten der Segmente erscheint das Blastoderm mehrfach zwischen den Segmenten verdünnt (vgl. die Textfigg. O. u. P. meiner Abhandlung). Da vom Verfasser die Entwicklungsphase zwischen dem Cumulusstadium und dem Auftreten von 4 deutlichen Protozoniten nicht näher beschrieben wird, scheint es mir nicht bewiesen, daß die Entwicklung bei *Theridium* anders verläuft als bei *Agelena*.

Auch MONTGOMERY spricht wie manche seiner Vorgänger von einem Gastrocöl, das sich nur im Bereich des 1. Cumulus finden und später schließen soll. Daß diese Auffassung nicht haltbar ist, wurde im Text meiner Arbeit näher ausgeführt, auf den ich hier verweisen darf. Ebenso wurde dort hervorgehoben, daß die Bildung der Vitellocyten nicht auf bestimmte Punkte der Keimscheibe beschränkt ist. Der Annahme, daß beide Cumuli, phylogenetisch betrachtet, Teile eines früher zusammenhängenden Blastoporus sind, dürfte auch die Tatsache Schwierigkeiten bereiten, daß mehr als 2 Cumuli auftreten können.

Auch die Zurückführung des gesamten Mesentoblasts auf ca. 8 Zellen des 1. Cumulus ist nicht möglich. Über isolierte Einwucherung von Zellen, und zwar nicht nur von unzweideutigen Dotterzellen, wurde im Text meiner Arbeit berichtet. Die angegeb-

liche Entstehung von Vitellocyten aus dem extraembryonalen Blastoderm noch kurz vor dem Beginn der Blutzellenbildung dürfte als Anlagerung von Dotterzellen an das Ectoderm aufzufassen sein (zu fig. 61 bei MONTGOMERY vgl. die Fig. 36, Taf. 25 meiner Arbeit!).

Ein weiterer strittiger Punkt ist die Herkunft der Blutzellen. Für die freien großen Dotterzellen, die in der Dorsalregion zuerst auftreten, hat leider auch MONTGOMERY die irreführende Bezeichnung Blutzellen beibehalten, weil ein Teil von ihnen später im Herzlumen liegt und die wirklichen Blutzellen liefert. Die Abbildungen des Verfassers ändern nicht meine Überzeugung, daß diese großen, oft chromatinreichen Zellen nicht ectodermaler Herkunft sind, wie MONTGOMERY meint und auch ich selbst anfänglich glaubte. Die charakteristische Form des Bildungsherd des freien Dotterzellen wird vom Verfasser nicht erwähnt; er spricht von vielen Blutinseln. Doch stimmen seine Abbildungen sonst mit den meinigen überein (vgl. tab. 6, fig. 67c, 68e u. g bei MONTGOMERY mit den Figg. 36—41, Taf. 25 in meiner Arbeit). Das spätere Stadium, wo die Zellenplatte beiderseits sich wieder von der dünnen Ectoderm lamelle abhebt (Fig. 41, Taf. 25), erwähnt er nicht; nach ihm dauert die Bildung von Blutzellen fort, bis die extraembryonale Area durch das dorsale Auswachsen der Segmente verschwindet. Es handelt sich hier wohl um die spätere Anlagerung der Zellen in der Dorsalregion zur Bildung der Herzwandung (vgl. Fig. 42 u. 43 meiner Arbeit).

Die Wanderung der „Blutzellen“ hat der Verfasser zutreffend beschrieben. Aber ihr gelegentliches Eindringen ins Cölom erklärt sich nicht durch Lücken im Mesoderm, denn solche sind Kunstprodukte, sondern daraus, daß die Zellen in die Wandung der vorwachsenden Cölo.msäcke aufgenommen werden, wie im Text meiner Arbeit näher ausgeführt wurde.

Damit hängt die Frage nach den frühen Phasen der Herzbildung zusammen, die eben komplizierter verläuft, als der Verfasser im Anschluß an die meisten frühern Autoren beschreibt.

Die allgemeinere Bedeutung der freien Dotterzellen hat MONTGOMERY nicht erkannt. Dagegen erscheinen nach ihm gleichzeitig mit den „Blutzellen“, nämlich zur Zeit des Auftretens der Abdominal Extremitäten, die ersten echten Entoblastzellen im Abdomen. Sie sollen sich von den splanchnischen Mesentoblastzellen

abspalten und durch geringere Größe von den Dotterzellen unterscheiden.

Es sind das offenbar dieselben freien Dotterzellen, von denen ein Teil als Blutzellen beschrieben wird. Selbst die Figuren des Verfassers bestätigen dies. Ein uneingeweihter Beobachter würde niemals z. B. in der Abbildung fig. 75a bei MONTGOMERY Vitello-cyten, Blutzellen und Entoblastzellen so unterscheiden können, wie es der Verfasser angibt. Niemand würde überhaupt auf den Gedanken kommen, eine solche Trennung zu versuchen — wenn es eben nicht die Keimblätterlehre verlangte. Dies sei hier nochmals ausdrücklich betont.

In Wirklichkeit kommen die freien Dotterzellen da, wo sie sich überhaupt finden, in allen Größen nebeneinander vor (auch dorsal!), von der riesigen dottererfüllten „Blutzelle“ bis zur dotterarmen „Entodermzelle“. Ihre Entstehung berechtigt aber dazu, alle diese Zellen unter einer Bezeichnung zusammenzufassen, wie im Text meiner Arbeit näher ausgeführt wurde.

Daß auch die Rectalblase (von MONTGOMERY als axial tube of definitive entoblast bezeichnet) aus Dotterzellen entsteht, hoffe ich an anderer Stelle bald ausführen zu können.

Die Versuche, schon im Cumulusstadium Genitalzellen zu finden, dürften resultatlos bleiben. Gelegentlich auftretende Zellen, die größer oder kleiner als ihre Nachbarn sind, auch wohl anders gefärbte Kerne zeigen, berechtigen noch nicht zu dieser Annahme, wenn sich eine Kontinuität nicht nachweisen läßt. Ausstoßung von Chromatin habe ich übrigens gleichfalls oft bemerkt, namentlich in den frühen Stadien bis zum Cumulusstadium einschließlich, ohne diesem Vorgang eine besondere Bedeutung zuschreiben zu können. Daß aber die Keimzellen wenigstens schon vor der Umrollung nachweisbar sind, wurde im Text meiner Arbeit bereits angedeutet.

Zu den interessanten Bemerkungen des Verfassers über die Mechanik der Entwicklungsvorgänge möchte ich mich nur in bezug auf 2 Punkte äußern. Die Segmentierung, das Auseinanderweichen der Keimstreifhälften und sogar die Hervorwölbung der Extremitätenknospen soll nach MONTGOMERY auf die Initiative des Mesoderms zurückzuführen sein, während das Ectoderm sich dabei zunächst ziemlich passiv verhalten würde. Dem steht gegenüber, daß das Ectoderm an der segmentalen Differenzierung von Anfang an teilnimmt. Über den Mesodermhäufchen sind die Ectodermzellen höher und zeigen stellenweise zahlreichere Mitosen; zwischen den Seg-

menten sind sie abgeflacht und weiter auseinandergerückt. Ein zeitlicher Unterschied in der Differenzierung von Mesoderm und Ectoderm, aus dem man auf eine kausale Beziehung allenfalls schließen könnte, ist nicht wahrzunehmen.

Endlich hat mich, wie ich gestehen muß, die Erklärung der Umrollung aus dem Druck des Chorions gegen die stark wachsenden Thoracalextrimitäten ebensowenig befriedigt wie jede andere mechanische Ableitung dieses so komplizierten Vorgangs, mit dessen Beschreibung wir uns eben vorläufig begnügen müssen.

---

### Literaturverzeichnis.

---

Die mit \* bezeichneten Abhandlungen waren mir nur im Referat zugänglich.

- BALBIANI, E. G., Mémoire sur le développement des Aranéides, in: *Ann. Sc. nat.* (5), Zool., Vol. 18, 1873.
- BALFOUR, F. M., Notes on the development of the Araneina, in: *Quart. Journ. microsc. Sc.* (N. S.), Vol. 20, p. 167—201, April 1880.
- , *Handbuch der vergleichenden Embryologie*. Übersetzt von VETTER, Vol. 1, Jena 1880.
- BARROIS, J., Recherches sur le développement des Araignées, in: *Journ. Anat. Physiol.*, Vol. 14, p. 529—547, 1878.
- , Mémoire sur le développement des Chelifer, in: *Rev. Suisse Zool.*, Genève, Vol. 3, p. 461 ff., 1895—1896.
- BRAUER, AUG., Beiträge zur Kenntniss der Entwicklungsgeschichte des Skorpions, in: *Z. wiss. Zool.*, Vol. 57 u. 59, 1894—1895.
- \*BRUCE, A. T., Observations on the embryology of Insects and Arachnids, in: *J. Hopkins Univ.-Circ.*, Vol. 5, 1886.
- , *ibid.*, Vol. 6, 1887.
- , in: *Ann. Mag. N. H.* (5), 18.
- , Observations on the embryology of Spiders, in: *Americ. Nat.*, Vol. 20.
- , Observations on the embryology of Insects and Arachnids, Baltimore 1887.
- CLAPARÈDE, E., Recherches sur l'évolution des Araignées, in: *Natuurk. Verhandel. Utrecht*, Vol. 1, 1862.
- EMERTON, J. H., Observations on the development of Pholcus, in: *Proc. Boston Soc. nat. Hist.*, Vol. 14, p. 393—395, 1872.
- FAUSSEK, V., Studien über die Entwicklungsgeschichte und Anatomie der Phalangiden (Russisch), in: *Trav. Soc. Natur. St. Pétersbourg*, Vol. 22, 1891.

- FAUSSEK, V., in: Biol. Ctrbl., Vol. 8, 1888; Vol. 12, 1892.  
 —, in: Zool. Anz., Jg. 14, 1891, p. 3 ff.
- FRANZ, V., Über die Struktur des Herzens und die Entstehung von Blutzellen bei Spinnen, in: Zool. Anz., Vol. 27, 1904, p. 192—204.
- GADZIKIEWICZ, W., Zur Phylogenie des Blutgefäßsystems bei Arthropoden, in: Zool. Anz., Vol. 29, 1906, p. 36—40.
- GOUGH, L. H., The development of *Admetus pumilio*, in: Quart. Journ. microsc. Sc. (N. S.), Vol. 45, 1902, p. 595 ff.
- HEROLD, M., Untersuchungen über die Bildungsgeschichte der wirbellosen Tiere im Eie. Erster Teil. Von der Erzeugung der Spinnen im Eie, Marburg 1824.
- \*HEYMONS, R., Über die Entwicklungsgeschichte und Morphologie der Solifugen, in: CR. 6. Congr. internat. Zool. 1904.
- JANECK, R., Die Entwicklung der Blättertracheen und der Tracheen bei den Spinnen, in: Jena. Ztschr. Naturw., Vol. 44, p. 587 ff., 1909.
- JAWOROWSKI, A., Über die Extremitäten bei den Embryonen der Arachniden und Insekten, in: Zool. Anz., Jg. 14, 1891, p. 164, 173.  
 —, Über die Extremitäten, deren Drüsen- und Kopfsegmentierung bei *Trochosa singoriensis*, *ibid.*, Jg. 15, p. 197 ff., 1892.  
 —, Zur Entwicklung der Geschlechtsdrüsen bei *Trochosa singoriensis* LAM., in: Tagebl. 66. Vers. deutscher Naturf. Ärzte (Wien), 1894, No. 6.
- KINGSLEY, The embryology of *Limulus*, in: Journ. Morphol., Vol. 7, 8, 1892—1893.
- KISHINOUE, On the development of *Araneina*, in: Journ. Coll. Sc. Tokyo, Vol. 4, 1890.  
 —, On the development of *Limulus longispina*, *ibid.*, Vol. 5, 1891.  
 —, Note on the coelomic cavity of the Spider, *ibid.*, Vol. 6, 1894.
- KORSCHULT und HEIDER, Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere. Spezieller Teil. 2. Heft. 1892.
- KOWALEWSKY und SCHULGIN, Zur Entwicklungsgeschichte des Skorpions, in: Biol. Ctrbl., Vol. 6, No. 17, 1886.
- \*LENDL, Über die morphologische Bedeutung der Gliedmassen bei den Spinnen, in: Math.-nat. Ber. Ungarn, Vol. 4, 1886.
- LUDWIG, H., Über die Bildung des Blastoderms bei den Spinnen, in: Z. wiss. Zool., Vol. 26, Heft 4, p. 470 ff., 1876.
- LOCY, A., Development of *Agelela naevia*, in: Bull. Mus. comp. Zool. Harvard Coll., Vol. 12, p. 63 ff., 1886.
- MONTGOMERY, TH. H. jr., On the maturation mitoses and fertilisation of the egg of *Theridium*, in: Zool. Jahrb., Vol. 25, Anat., 1908, p. 37 ff.
- MORIN, Beobachtungen über die Entwicklung der Spinnen (Russisch), in: Mém. Soc. Natural. Odessa, Vol. 13, 1888.  
 —, Auszug in: Biol. Ctrbl., Vol. 6, p. 658 ff.

- PACKARD, On the embryology of *Limulus polyphemus* III. Read before the Amer. phil. Soc., 1885.
- PAPPENHEIM, P., Beiträge zur Kenntnis der Entwicklungsgeschichte von *Dolomedes fimbriatus* CL., mit besonderer Berücksichtigung der Bildung des Gehirns und der Augen, in: Z. wiss. Zool., Vol. 74, 1903, p. 109 ff.
- PEREYASLAWZEWA, SOPHIE, Développement embryonnaire des Phrynes, in: Ann. Sc. nat. (8), Zool., Vol. 13, p. 116 ff.
- PLATEAU, F., in: Ann. Sc. nat. (5) Zool., Vol. 7, 1867.
- POLJANSKY, Zur Embryologie des Skorpions, in: Zool. Anz., Vol. 26, 1903, p. 49 ff.
- PURCELL, F., Note on the development of the lung, entapophyses, tracheae and genital duct in Spiders, in: Zool. Anz., Jg. 18, 1895.
- RATHKE, H., Entwicklungsgeschichte der *Lycosa saccata*, in: FRORIEP's Neue Notizen, Vol. 24, No. 517, p. 165 ff., 1842.
- SABATIER, A., Formation du blastoderme chez les Aranéides, in: CR. Acad. Sc. Paris, Vol. 92, p. 200 ff., 1881.
- \*SALENSKY, W., Die Entwicklungsgeschichte der Araneinen (Russisch), in: Schrift. Ges. Naturf. Kiew 1871. Referat in: Jahresb. Anat. Physiol. (HOFMANN u. SCHWALBE), Vol. 2 (1873), p. 323—325, 1875.
- SCHIMKEWITSCH, W., Etude sur le développement des Araignées, in: Arch. Biol., Vol. 6, 1887.
- , Über die Entwicklung des Darmkanals bei einigen Arachniden, in: Verh. naturf. Ges. St. Petersburg, Vol. 29, 1898.
- , Über die Entwicklung von *Thelyphonus caudatus* L., verglichen mit derjenigen einiger anderer Arachniden, in: Z. wiss. Zool., Vol. 81, 1906, p. 1 ff.
- STRAND, E., Studien über Bau und Entwicklung der Spinnen, I—III, *ibid.*, Vol. 80, 1906, p. 515 ff.
- STRUBELL, A., Zur Entwicklungsgeschichte der Pedipalpi, in: Zool. Anz., Jg. 15, 1892, p. 87 ff.
- WAGNER, J., Die Geschichte der embryonalen Entwicklung von *Ixodes calcaratus* BIR. (Russisch-Deutsch), in: Arb. zoot. Labor. Univ. St. Petersburg, 1894.
- WALLSTABE, P., Beiträge zur Kenntnis der Entwicklungsgeschichte der Araneinen, in: Zool. Jahrb., Vol. 26, Anat., p. 683 ff., 1908.
- V. WITTICH, W. H., Observationes quaedam de Araneorum ex ovo evolutione, Halis 1845.
- , Die Entstehung des Arachnideneies im Eierstocke; die ersten Vorgänge in demselben nach seinem Verlassen des Mutterkörpers, in: Arch. Anat. Physiol., 1849, p. 113 ff.
-

### Erklärung der Abbildungen.

Mit Ausnahme der Figuren auf Taf. 23 wurden alle Abbildungen mit Benutzung von LEITZ-Objektiven gezeichnet.

<i>I—IV</i> Thoracalsegmente	<i>lr</i> Lateralregion
<i>1, 2, 3 . . .</i> Abdominalsegmente	<i>mes</i> Mesoderm
<i>abd</i> Abdomen	<i>ms</i> Mediansagittale
<i>abd. coels</i> abdominale Cölomsäcke	<i>mvk</i> männlicher Vorkern
<i>bl</i> Blastoderm	<i>P</i> Peripherie
<i>blz</i> Blutzellen	<i>par. mes</i> parietales Blatt des Mesoderms
<i>ch</i> Cheliceren	<i>pdp</i> Pedipalpen
<i>cum</i> Cumulus	<i>rk</i> Richtungskörper
<i>d</i> Dotter	<i>sl</i> Schwanzlappen
<i>dors</i> Dorsum	<i>stom</i> Stomodäum
<i>dz</i> Dotterzellen	<i>thor</i> Thoracalregion
<i>ekt</i> Ectoderm	<i>vr</i> Ventralregion
<i>fk</i> Furchungskern	<i>ventr. coels</i> ventrale Cölomsäcke
<i>fr. dz</i> freie Dotterzellen	<i>visc. mes</i> viscerales Blatt des Mesoderms
<i>gw</i> Gefäßwand	<i>wvk</i> weiblicher Vorkern
<i>kl</i> Kopflappen	
<i>kr</i> Kopfreigion	
<i>ks</i> Kopfstreif	

### Tafel 23.

Die Figg. 1—10 sind nach dem lebenden Ei gezeichnet, die Figg. 11—22 nach konserviertem Material (das Chorion war entfernt). SEIBERT, Ok. 0, Obj. 1.

Fig. 1. Ei im Alter von  $1\frac{1}{2}$  Tagen.

Fig. 2. Ei im Alter von  $2\frac{1}{2}$  Tagen. Beginn der Blastodermbildung.

Fig. 3. Ei im Alter von ca.  $4\frac{1}{2}$  Tagen. Die Blastodermzellen erscheinen infolge ihrer Vermehrung als dicht aneinanderliegende Polygone; in ihrem Zentrum ist der Kern mehr oder weniger deutlich sichtbar.



Fig. 4. 1. Cumulus.

Fig. 5. Auftreten des 2. Cumulus.

Fig. 6. Beide Cumuli sind noch in Verbindung.

Fig. 7. Der 2. Cumulus hat sich vom 1. getrennt.

Fig. 8. Der 2. Cumulus hat den Äquator des Eies erreicht. Infolge der Ausbreitung des 1. Cumulus erscheint die animale Hemisphäre verschleiert bis auf die Area zwischen beiden Cumuli.

Fig. 9. Etwas späteres Stadium, von oben gesehen. Der 2. Cumulus, hier schon in Auflösung begriffen, ist rechts unten am Rande sichtbar.

Fig. 10. Die Cumuli sind nicht mehr deutlich zu erkennen. Ventralansicht.

Fig. 11. Die Differenzierung in den Schwanzlappen und die Segmentstreifen ist vollzogen. Ventralansicht.

Fig. 12. Zwischen Kopfstreif und Schwanzlappen sind 5 Segmente sichtbar. Ventralansicht.

Fig. 13. Etwas später. Ansicht des Kopfes.

Fig. 14. Desgl. Der Kopfstreif hat an Höhe zugenommen.

Fig. 15. Dasselbe Stadium wie Fig. 14, schräg von der Seite.

Fig. 16. Etwas später. Ansicht des Kopfes.

Fig. 17. Desgl. Auftreten der Cheliceren.

Fig. 18. Stadium der Fig. 17, von der Seite.

Fig. 19. Etwas später. Ansicht des Kopfes.

Fig. 20. Seitenansicht eines Embryos vor der Umrollung. Extremitätenanlagen am 1.—5. Abdominalsegment.

#### Tafel 24.

Fig. 21. Weiblicher Vorkern und Richtungskörper. Der freie Raum rechts entspricht einem Hohlraum im Innern des Eies. LEITZ, Ok. 4, Obj. 7.

Fig. 22. Richtungskörper, nahe der Peripherie, bei schwächerer Vergrößerung. 1 Stunde nach der Ablage des Eies. Ok. 0, Obj. 7.

Fig. 23. Männlicher Vorkern; Stadium der Fig. 22; Vergrößerung wie in Fig. 21.

Fig. 24. 1. Furchungskern. Ok. 3, Obj. 7.

Fig. 25. Mitose im Vierzellenstadium. ZEISS, Hom. Imm.  $\frac{1}{12}$ , Comp. Ok. 6.

Fig. 26. Teilung einer Blastodermzelle nach dem Innern des Eies. Ok. 1, Obj. 5.

Fig. 27. Ventralseite eines Eies unmittelbar vor dem Auftreten des 1. Cumulus. Ok. 0, Obj. 5.

Fig. 28. Ein anderer Schnitt durch das gleiche Ei. Ok. 0, Obj. 5.

Fig. 29. Späteres Stadium. 1. Cumulus. Ok. 0, Obj. 5.

Fig. 30. 1. Cumulus voll entwickelt. Ok. 0, Obj. 5.

Fig. 31. Sagittalschnitt durch das in Fig. 5 dargestellte Ei. Ok. 0, Obj. 5.

Fig. 32. Sagittalschnitt, etwa Fig. 6 entsprechend. Aus 2 Schnitten kombiniert. Ok. 0, Obj. 5.

Fig. 33. 2. Cumulus aus dem in Textfig. F dargestellten Schnitt bei stärkerer Vergrößerung. Ok. 0, Obj. 5.

Fig. 34. Ein Stück der Abdominalregion im Sagittalschnitt. Stadium der Fig. 17, Taf. 23 und der Textfig. J. Ok. 2, Obj. 7.

Fig. 35. Sagittalschnitt durch das Stadium der Fig. 20, Taf. 23. Ok. 0, Obj. 5.

#### Tafel 25.

Fig. 36. Dorsalregion im Sagittalschnitt. Ok. 1, Obj. 5.

Fig. 37. Desgl. Späteres Stadium. Ok. 2, Obj. 5.

Fig. 38. Sagittalschnitt nahe der Medianlinie. Dorsalregion. Ok. 2, Obj. 5.

Fig. 39. Dasselbe Stadium. Dorsalregion aus einem weiter seitlich geführten Sagittalschnitt. Ok. 2, Obj. 5.

Fig. 40a u. b. Die beiden lateralen Zellenkomplexe der Textfig. S bei stärkerer Vergrößerung. Ok. 2, Obj. 5.

Fig. 41. Etwas späteres Stadium. Laterale Zellenplatte im Querschnitt. Ok. 1, Obj. 5.

Fig. 42. Dorsalregion im Querschnitt, nahe dem Abdominalende. Vor der Bildung des Dorsalgefäßes. Ok. 1, Obj. 5.

Fig. 43. Desgl., etwas später. Aus 2 aufeinanderfolgenden Schnitten kombiniert. Ok. 1, Obj. 5.

Fig. 44a—c. Bildung des Dorsalgefäßes im Abdomen. 3 verschiedene Stellen der Dorsalregion im Querschnitt, in der Richtung von vorn nach hinten einander folgend. Ok. 1, Obj. 5.

Fig. 45. Dasselbe Stadium. Querschnitt. Grenze zwischen Ventral- und Lateralregion. Dotterzelle in der Cölomwand. Ok. 1, Obj. 7.

Nachdruck verboten.  
Übersetzungsrecht vorbehalten.

## Untersuchungen über Tetrabothrien.

Ein Beitrag zur Kenntnis des Cestodenkörpers.

Von

Walter Spätlich.

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität zu Halle.)

Mit Tafel 26–29 und 9 Abbildungen im Text.

---

Bei der Durchsicht des Cestodenmaterials des Zoologischen Instituts der Universität Halle fand sich ein Gläschen mit einer Anzahl von Tieren aus der Procellariiden-Gattung *Puffinus*, welche sich als 2 neue Arten des Genus *Tetrabothrius* herausstellten. Sie stammen beide aus dem Darne desselben Individuums, das im Jahre 1897 völlig erschöpft in der Nähe von Halle gefunden, dem Präparator des Instituts überbracht wurde. Da der Vogel damals nicht zu erwerben war, jetzt von mir nicht mehr aufgefunden werden konnte, läßt sich die Art desselben nicht genau feststellen.<sup>1)</sup>

---

1) TASCHENBERG erwähnt das Vorkommen dieses Vogels im Abschnitt „Irrgäste“ in dem Kapitel „Tierwelt“ der „Heimatkunde des Saalkreises“ von ULE. Die Gattung *Puffinus* wurde einmal durch Vergleichen im hiesigen Museum, sodann durch das an Prof. REICHENOW, Hamburg, übersandte Sternum von diesem zweifellos festgestellt. Wenn nun nach REICHENOW beim Vergleich der Sterna mit größter Wahrscheinlichkeit *Puffinus griseus* in Frage kommt, so dürfte auch das zweifelhaft sein, da diese Art sich unter den 5 im hiesigen Museum vorhandenen befindet, mit deren keiner das fragliche Tier übereinstimmte. Vielleicht läßt sich

Da die Kenntnis des Genus *Tetrabothrius* noch manches zu wünschen übrig ließ, entschloß ich mich zu einem genauern Studium der gefundenen Tiere.

Die Cestoden waren noch lebend dem Darne entnommen und mit Sublimat konserviert worden. Von der größern Art standen mir 20 Exemplare mit Scolex sowie eine Anzahl kopfloser Stücke zur Verfügung, von der kleinern dagegen 4 verschieden lange Ketten, von denen nur 2 einen Kopf besaßen. Leider ist wohl die Aufbewahrung in zu schwachem Alkohol erfolgt, so daß der Zustand der Würmer ein nicht gerade glänzender genannt werden kann. Ist es doch überhaupt insofern eine gewisse Schwierigkeit, histologische Studien an seltnern Entoparasiten zu machen, als man meist auf Material angewiesen ist, welches, gelegentlich gefunden, nicht so sorgfältig konserviert ist, wie es derartige Untersuchungen erfordern. Dazu kommt noch, daß die Zellen der hier behandelten Tiere von besonderer Kleinheit sind, so daß sich allermeist Schnitte von  $2\ \mu$  Dicke als notwendig erwiesen, welche mir erst nach bedeutender Übung gelangen.

Durch die Liebenswürdigkeit des Herrn Prof. Dr. FUHRMANN, Neuchâtel, der mir 5 besser konservierte Exemplare von *Tetrabothrius macrocephalus* zur Verfügung stellte, wurde ich in den Stand gesetzt, auch diese häufigste Species in den Kreis meiner Betrachtungen zu ziehen. Ihm sowohl wie Herrn Generaloberarzt Dr. v. LINSTOW bin ich außerdem für die Bestätigung der beiden neuen Arten zu Danke verpflichtet.

Da in der Literatur Angehörige des Genus *Tetrabothrius* unter verschiedenen Gattungsnamen auftreten, über deren Berechtigung die Meinungen der Autoren (cf. FUHRMANN, v. LINSTOW, LÜHE) auseinandergehen, so sehe ich mich veranlaßt, folgende historische Betrachtung voranzuschicken.

Zum ersten Male erscheint in der Literatur ein Vertreter der heutigen Gattung *Tetrabothrius* bei RUDOLPHI 1808, und zwar unter dem Genus *Bothriocephalus* die oben erwähnte Species *macrocephalus*.

---

aus alledem sowie nach der Beschreibung des Präparators NEUMEISTER unter Benutzung des Katalogs des Britischen Museums mit größerer Wahrscheinlichkeit auf *Puffinus kuhli* schließen. Wenn auch die genaue Kenntnis der Species deshalb recht interessant wäre, weil bisher nur wenige *Puffinus*-Arten sehr selten im Binnenlande gefunden wurden, so ist sie doch für den Zweck dieser Arbeit unerheblich.

In seiner „Entozoorum Synopsis“ (1819) teilte nun RUDOLPHI die Gattung *Bothriocephalus* in 4 Untergattungen: *Dibothrii*, *Tetrabothrii*, *Onchobothrii* und *Rhynchobothrii*, von denen das Subgenus *Tetrabothrius* die 4 Arten: *macrocephalus*, *cylindraceus*, *auriculatus* und *tumidulus* umfaßte. Von DIESING wurden 1850 die RUDOLPHI'schen Untergattungen zu selbständigen Genera erhoben. Er führte als Angehörige der Gattung *Tetrabothrium*, wie er sie nannte, außer den RUDOLPHI'schen noch andere aus einem Siluriden, Selachiern, Seevögeln und -säugern stammende Arten auf. Später wurden die beiden alten Species *auriculatus* und *tumidulus* in die neuen von VAN BENEDEN geschaffenen Genera *Anthobothrium* und *Echeneibothrium* gestellt. Von den übrigen *Tetrabothrium*-Arten DIESING's setzte nun FUHRMANN jene aus Vögeln und Säugetieren, die sich von den Fischcestoden wesentlich unterscheiden, darunter die beiden Species RUDOLPHI's, *macrocephalus* und *cylindraceus*, in das 1892 von MONTICELLI neu aufgestellte Genus *Prostheccocotyle*. Als Grund hierfür gab er an, daß die DIESING'sche Diagnose nur auf die aus Selachiern stammenden Arten passe, welchen deshalb der Name *Tetrabothrium* zukomme.

Wenn wir jedoch genau nach dem Prioritätsgesetz verfahren, kommen wir zu folgendem Schlusse: An die Stelle von *Tetrabothrium* DIES. hat zweifellos der RUDOLPHI'sche Subgenusname *Tetrabothrius* als der ältere zu treten. Diese Gattung *Tetrabothrius* wird durch die beiden ältesten Arten *macrocephalus* und *cylindraceus* charakterisiert, nicht erst durch jene viel später von DIESING aufgeführten Selachiercestoden. Es kann also jene Begründung FUHRMANN's, welche sich auf die Diagnose DIESING's stützt, nicht als stichhaltig betrachtet werden. Der Gattungsname *Prostheccocotyle* hat wegzufallen, und an seine Stelle tritt *Tetrabothrius*, wie es in der letzten unser Genus behandelnden Arbeit FUHRMANN's auch schon geschehen ist. Nicht für die DIESING'schen Arten aus Vögeln und Säugetieren, sondern für die aus Fischen stammenden ist ein neuer Gattungsname nötig.

Meinen anatomischen Untersuchungen schicke ich eine kurze Beschreibung der Arten, insbesondere der neuen voraus. Die größere der beiden in *Puffinus* gefundenen Species will ich *Tetrabothrius laccocephalus* nennen, während ich für die kleinere *Tetrabothrius procerus* vorschlage.

*Tetrabothrius laccocephalus n. sp.*

Die größte Länge des Wurmes betrug 51 mm mit gegen 370 Proglottiden, die Länge des Kopfes 0,46—0,54 mm. Breite und Dicke sind in verschiedenen Regionen des Kopfes verschieden. Während erstere im vordern mit den sogenannten „ohrförmigen Anhängen“ versehenen Teile eine größere ist als hinten, ist es mit letzterer umgekehrt; die Breite schwankt vorn zwischen 0,50 und 0,65 mm, hinten zwischen 0,45 und 0,55 mm. Die Dicke dagegen betrug vorn 0,25—0,39 mm, hinten 0,33—0,55 mm. Die Gestalt des Kopfes ist bei allen *Tetrabothrius*-Arten eine überaus gleichartige, so daß sie als Artmerkmal nur in sehr geringem Maße zu benutzen ist. Am Scheitel zeigte sich bei *Tetrabothrius laccocephalus* oft ein kleines Grübchen. An den Scolex schließt sich ein kurzer Hals von durchschnittlich 0,30 mm Breite und 0,22 mm Dicke an. Die Proglottidenbreite schwankt bei geschlechtsreifen Gliedern zwischen 0,75 und 1,10 mm. Die ältesten Glieder mit gefülltem Uterus und degenerierten Keimdrüsen sind nur wenig schmaler und länger als die geschlechtsreifen, doch kommt auch bei ihnen die Länge der Breite nicht gleich. Die Proglottidendicke beträgt 0,30—0,45 mm. Die Zahl der Hodenbläschen schwankt im allgemeinen zwischen 26 und 30, doch konnte ich auch vereinzelt Proglottiden mit 24 und 32 Hoden beobachten. Die Bündel der äußern Längsmuskelschicht — es wurde in der Mitte geschlechtsreifer Glieder gezählt — setzen sich aus 5—9, die der innern aus 12—20 Fasern zusammen. Die stark muskulöse Genitalcloake liegt in allen Proglottiden ebenso wie bei den andern von mir untersuchten und überhaupt allen Arten der Gattung rechts.<sup>1)</sup> Der männliche Cloakenkanal und die Vagina münden dicht nebeneinander dorsal auf einer Papille aus. Der Cirrusbeutel hat die Form eines gegen die Dorsoventralrichtung schräg liegenden Ellipsoids. Je nach der Kontraktion schwankt sein größter Durchmesser zwischen 50 und 75  $\mu$ , sein kleiner zwischen 27 und 37  $\mu$ . Der Cirrus ist unbewaffnet.

*Tetrabothrius procerus n. sp.*

Diese Art ist zierlicher als alle bisher bekannten *Tetrabothrius*-Arten. Die Längen der beiden vollständigen Ketten betragen

1) Die gegenteilige Angabe FUHRMANN's bei Charakterisierung des Genus beruht nach einer brieflichen Mitteilung des Autors auf einem Irrtum.

40 mm mit etwa 300 und 20 mm mit 160 Proglottiden. Der Kopf hatte eine Länge von 0,22 bzw. 0,24 mm, seine Breite betrug vorn wie hinten 0,19 mm, die Dicke vorn 0,15, hinten 0,18 mm. An den Kopf schließt sich ein kurzer, 0,10 mm breiter Hals an. Die Breite geschlechtsreifer Proglottiden schwankte zwischen 0,57 und 0,72 mm. Die Zahl der Hoden in jedem Gliede ist 15—18. Ganz allgemein ist diese Art an Muskulatur ärmer als die beiden andern. Die Zahl der Muskelfasern in den Bündeln der äußern Schicht ist 2—5, der innern 5—8. Auch die Muskulatur der Genitalcloake ist nur eine schwache. Der männliche Cloakenkanal und die Vagina münden ziemlich entfernt voneinander in die Dorsalwand derselben ein. Eine Papille ist nicht vorhanden. Der Cirrusbeutel hat nicht die regelmäßige Eiform der vorigen Art, sondern nähert sich im allgemeinen mehr der Gestalt einer Kugel, auch ist er verhältnismäßig viel größer. Sein Durchmesser beträgt 50—80  $\mu$ . Der Cirrus ist dicht mit Härchen besetzt.

### *Tetrabothrius macrocephalus* RUD.

Für diese Species kann ich nur die Angaben FUHRMANN'S bestätigen. Ich fand als Kopfbreite vorn 0,95—1,08 mm, hinten 0,78 bis 0,92 mm, als Länge des Scolex 0,68—0,70 mm. Die Größenverhältnisse der Köpfe der 3 untersuchten Arten werden durch ihre im gleichen Maßstabe gezeichneten Querschnitte (Taf. 26, Fig. 2, 4, 5) besonders deutlich, desgleichen auch die Unterschiede in Gestalt und Größe der Genitalcloake (Textfigg. F—H). Die Breite geschlechtsreifer Glieder betrug je nach der Kontraktion 0,81—1,31 mm. Entgegen der Darstellung v. LINSTOW'S fand ich die Hoden nicht auf den vordern Teil der Glieder beschränkt, vielmehr in gleicher Weise vorn und hinten, weniger zahlreich an den Seiten verteilt. Nur die Mitte der rechten Seite bleibt wie bei den beiden vorigen Arten wegen der dort liegenden Genitalcloake von ihnen frei.

Im Folgenden teile ich in erster Linie die an *Tetrabothrius laccocephalus* gemachten Beobachtungen mit, und zwar deshalb, weil mir von dieser Species das meiste Material zu Gebote stand, ich sie also genauer studieren konnte. Auf die beiden andern Arten gehe ich nur dann ein, wenn sie von jener Abweichungen zeigen, oder wenn, wie bei *Tetrabothrius macrocephalus*, der bessere Erhaltungszustand eine weitere Ausdehnung der Untersuchungen ermöglichte.

Wenn ich in meinen Ausführungen mit der Betrachtung von Körperbedeckung, Parenchym und Muskulatur der Proglottiden beginne, so tue ich es, weil das folgende Kapitel über den Kopf, wobei hauptsächlich die Saugorgane behandelt werden, die Kenntnis jener zwar nicht zur absoluten Voraussetzung hat, in seiner Darstellung sich jedoch wegen der Beziehungen zwischen Cuticula und Muskulatur dort und Saugorganen hier einfacher gestaltet. Weitere Abschnitte sollen die Geschlechtsorgane, wobei die Entwicklung von Ei- und Dotterzellen eine eingehendere Behandlung erfährt, das Excretionssystem und schließlich das Nervensystem zum Gegenstande haben. Am Schlusse fasse ich kurz Resultate von allgemeinerer Bedeutung für die Kenntnis der Cestoden zusammen.

### **Körperbedeckung, Parenchym und Muskulatur der Proglottiden.**

Die Frage der Körperbedeckung von Trematoden und Cestoden hat bisher in der diese Tiergruppen betreffenden Literatur eine verhältnismäßig große Rolle gespielt. Ganz allgemein wird die äußerste Körperschicht als eine nicht celluläre, cuticulaähnliche Lage geschildert, die bald aus verschiedenen Schichten besteht, von denen einzelne feine Faserstrukturen zeigen können, bald dagegen homogen oder fein körnig ist, bald von feinen Poren durchsetzt wird.

Hinsichtlich der Entstehung dieser äußersten Hautschicht wurden drei verschiedene Auffassungen vertreten. Während die eine von ihnen, zum Teil gestützt auf Entwicklungsgeschichte, eine völlige Abstoßung des Ectoderms annimmt und die cuticulaähnliche Hautschicht für die Basalmembran dieses ectodermalen Epithels hält, leugnen die beiden andern den völligen Verlust des Ectoderms bei Cestoden. Der Unterschied zwischen ihnen ist jedoch ein beträchtlicher. Sprechen die einen die Hautschicht als degeneriertes Epithel an, so halten sie die andern — und das ist die ursprüngliche und auch jetzt wohl wieder am meisten verbreitete Ansicht, der auch ich mich anschließe — für eine echte Cuticula, deren Mutterzellen in die Tiefe verlagert sind.

Ich fand als äußerste Körperschicht eine homogene Cuticula, welche sich im allgemeinen in ihrer äußersten, dünnern Lage etwas dunkler färbte (Taf. 26, Fig. 7, 8 *aks, iks*). Jedoch möchte ich deswegen nicht von einer Zweischichtigkeit reden, da dieser Färbungsunterschied mir zu wenig regelmäßig erschien; vielmehr erkläre ich ihm mir so, daß die an der Oberfläche befindliche Lage unter der



Wirkung der Darmsäfte verändert, ein stärkeres Eindringen der Farbe gestattet. Dafür spricht auch der Umstand, daß an Stellen wie am Kopfe, wo — wie später zu erörtern sein wird — die Cuticula ins Innere eindringt, die dunklere Schicht fehlt.

Unter dieser Hautschicht befindet sich die sog. Subcuticularschicht, eine aus körnigem Protoplasma bestehende Zellenlage. Die kolbenförmigen Zellen setzen sich mit ihren dünnern Enden der Cuticula an und erstrecken sich verschieden weit in das Parenchym hinein, so daß sie auf Schnitten nicht die regelmäßige Anordnung eines Epithels zeigen.

An diese Subcuticularschicht schließt sich das Parenchym als das bekannte lockere, maschige Gewebe an, in welchem sich die Kalkkörperchen eingestreut finden. Diese haben meist längliche Gestalt und zeigen eine konzentrische Schichtung (Taf. 27, Fig. 24 *kk*), wie sie von vielen Cestoden beschrieben wird. Ihre Größe ist bei *Tetrabothrius laccocephalus* und *macrocephalus* eine gleiche, sie beträgt in Länge und Breite bis zu 13,5 bzw. 8,0  $\mu$ . Bei *Tetrabothrius laccocephalus* fand ich die Kalkkörperchen besonders zahlreich in ältesten Proglottiden. Sehr spärlich sind sie bei *Tetrabothrius procerus* vorhanden, hier sind sie etwa 8  $\mu$  lang und 4  $\mu$  breit.

Hinsichtlich der Muskulatur, welche in Stärke und Lage bei den Cestoden einige Verschiedenheiten aufweist, wurde lange Zeit ein Unterschied zwischen Haut- und Parenchymmuskeln gemacht, mit Unrecht, denn neuerdings konnte von LÜHE im Hals ein Übergehen der einen in die andern nachgewiesen werden; sodann zeigte sich auch besonders durch die Untersuchungen von BLOCHMANN, daß auf Grund ihrer Entstehung eine prinzipielle Verschiedenheit zwischen den subcuticularen und Parenchymmuskelfasern nicht vorhanden ist.

Unmittelbar unter der Cuticula befinden sich zwischen den Subcuticularzellen in ununterbrochener Lage zwei Systeme sich rechtwinklig kreuzender feiner Fasern, die sog. Hautmuskulatur, Querfasern und Längsfasern, von denen die erstern spärlicher sind und zu äußerst liegen (Taf. 26, Fig. 9, 10; Taf. 28, Fig. 27 *skq, skl*).

Wesentlich stärker sind die Fasern der Parenchymmuskulatur, der Longitudinal-, Transversal- und Dorsoventralmuskeln, von welchen besonders die erstern, bei denen die einzelnen Fasern zu Bündeln vereinigt sind, bei unserm Genus stark entwickelt und deshalb charakteristisch sind (Taf. 26, Fig. 6, 11; Taf. 28, Fig. 27 *ib, alb*). Sie bestehen aus zwei Schichten, einer äußern schwächern, welche im Hals zusammen mit den Cuticularmuskeln direkt unter der Cuticula

verläuft (Taf. 26, Fig. 6 *alb*), worauf LÜHE zuerst aufmerksam gemacht hat, weiter hinten dagegen sich von ihnen trennt und von den Subcuticularzellen durch eine Parenchymlage geschieden ist (Taf. 28, Fig. 27), und einer innern Stärkern (*ib*). Auf Querschnitten haben die einzelnen Längsmuskelbündel eine längliche Gestalt und zeigen in ihrer Gesamtheit eine strahlenförmige Anordnung (Taf. 26, Fig. 6, 11). Die Zahl der Fasern in jedem Bündel ist eine nur in geringen Grenzen schwankende und bildet ein gutes Artmerkmal. Diese Längsmuskeln ziehen in gleicher Stärke über die Proglottidengrenzen hinweg. Von der äußern Längsmuskelschicht zweigen sich, wie es LÜHE von verschiedenen Cestoden beschrieben hat, auch bei unserm Genus an den hintern Proglottidnrändern einige Stränge ab, um schräg nach außen und vorn an die Cuticula zu ziehen. Zu ihnen parallel verlaufen noch einzelne schwächere Fasern zwischen der hintern und seitlichen Oberfläche der Proglottiden.

Die Transversalmuskeln liegen innerhalb der innern Längsmuskulatur in zwei Lagen, einer dorsalen und einer ventralen, zwischen welchen sich das Innenparenchym und die Geschlechtsorgane befinden (Taf. 26, Fig. 6, 11 *bff*). Im Halse treten sie etwas verstärkt auf, die einzelnen Fasern erscheinen zahlreicher und dicker. In der Proglottidenkette konnte ich Verschiedenheiten in der Ausbildung der Transversalmuskulatur nicht bemerken. Während sie bei *Tetrabothrius triangularis* an den Gliedgrenzen verstärkt ist, bildet sie hier eine gleichmäßige, kontinuierliche Lage. Ringmuskeln innerhalb der Längsmuskulatur, wie sie v. LINSTOW schilderte, konnte ich nicht beobachten. Diese Vorstellung kann jedoch leicht dadurch hervorgerufen werden, daß die Transversalfasern sich gegen ihre Enden hin mehrfach verästeln und fächerartig gegen die lateralen Ränder der Proglottiden ausstrahlen (Taf. 26, Fig. 6).

In gleicher Weise inserieren sich auch die Dorsoventralfasern oft mit mehreren Ästen an der Cuticula. Sie ziehen, nur in ältern Proglottiden von den Geschlechtsorganen etwas aus ihrem geraden Verlaufe verdrängt, zwischen den Längsmuskelbündeln hindurch (Taf. 27, Fig. 24; Taf. 28, Fig. 27, 31 *dvf*). Auch sie zeigen sich ebenso wie die beiden andern Systeme an den Gliedgrenzen durchaus regelmäßig verteilt.

Was den feinem Bau der Muskeln anlangt, so kann ich über die subcuticularen wegen der Kleinheit der Elemente nichts aussagen. Alle andern sind langgestreckte spindelige Fasern, welche eine Anzahl feiner Fibrillen enthalten. Besonders Eisenhämatoxylin-

färbungen lassen in ihnen eine deutliche Längsstreifung, wie eine solche früher schon von ROBOZ bei *Solenophorus* beobachtet wurde, erkennen. Diese Fibrillen erfüllen nun keineswegs die ganze Faser, sondern sie zeigen sich besonders in den Längsmuskeln an der Außenfläche, während die Mitte, was an Querschnitten sehr deutlich ist, von ihnen frei bleibt. Dies würde gut mit der Angabe NITSCHÉ's übereinstimmen, welcher die kontraktile Substanz in den Muskelfasern von *Ligula* als in der Rinde gelagert schildert, so daß sie auf Querschnitten durchlocht erscheinen, also Röhrenmuskeln darstellen.

Die Bildungszellen der Muskelfasern, welche ein körniges Plasma haben, konnte ich an Dorsoventral- und Transversalfasern häufig beobachten (Taf. 26, Fig. 11; Taf. 28, Fig. 31 *my*). Hier fand ich sie der Faser bald eng anliegend, bald sie fast völlig umgreifend, bald auch wieder nur durch einen kurzen dünnen Fortsatz mit ihr in Verbindung. Seltner konnte ich die Myoblasten der Längsmuskeln erkennen; sie lagen immer mit breiter Fläche der Faser an.

### Der Kopf, besonders die Saugorgane.

Der Kopf sämtlicher Arten des Genus *Tetrabothrius* hat nach den übereinstimmenden Schilderungen aller Autoren, was auch für die beiden neuen Species zutreffend ist, eine ganz charakteristisch viereckige Gestalt, welche durch die Form der großen, sich frei heraushebenden Saugorgane bedingt wird (Taf. 26, Fig. 1). Irgendwelche Bewaffnung des Kopfes ist nicht vorhanden. Dagegen ist hier eine kleine Grube am Scolex zu erwähnen, die ich am Scheitel nur von *Tetrabothrius laccocephalus* öfter gefunden habe. Sie maß dann  $15 \mu$  in dorsoventraler,  $8 \mu$  in lateraler Ausdehnung, hatte eine Tiefe von  $18 \mu$  und besaß die gleiche Struktur wie die von den Saugorganen freie Fläche des Kopfes. Die subcuticulare Muskulatur bekleidet auch ihre Wandungen (Taf. 26, Fig. 9, 10). Im Umkreise dieses Grübchens setzen einige schwache ins Parenchym ziehende Muskelfasern an. Der Umstand, daß dieses Gebilde sich nicht bei allen Scoleces fand, weist wohl darauf hin, daß es sich um eine Bildung handelt, die unter der Wirkung besondern Druckes und Zuges der gesamten Kopfmuskulatur entsteht. An der gleichen Stelle befindet sich bei *Tetrabothrius cylindraceus* ein als rostellumartig bezeichnetes Gebilde. Vielleicht ist das Grübchen bei *Tetrabothrius laccocephalus* in gleichem Sinne zu deuten.

Von größerm Interesse sind die Saugorgane. Von gleicher Ge-

stalt sind sie zu je 2 an der Dorsal- und Ventralseite des Kopfes vorhanden, in deren Mitten sie sich berühren, während sie rechts und links einen Zwischenraum freilassen, der bei *Tetrabothrius laccocephalus* und *macrocephalus* in der vordern Kopfhälfte einen ziemlich tiefen Einschnitt darstellt (Taf. 26, Fig. 5), welcher bei *Tetrabothrius procerus* fehlt (Taf. 26, Fig. 4). Parallel zu den Hinterrändern der Saugorgane fand ich bei *Tetrabothrius laccocephalus* 4 deutliche Parenchymwülste (Taf. 26, Fig. 1, 12 *pw*).

Nach der von BRAUN gegebenen Definition unterscheidet man am Cestodenkopfe Sauggruben (Bothria), Bothridien (Haftscheiben) und Saugnäpfe (Acetabula). Die erstern sind von den beiden andern dadurch unterschieden, daß sie nur einfache wenig muskulöse Gruben darstellen und gegen das Parenchym des Kopfes einer schärfern Abgrenzung stets entbehren. Demgegenüber verfügen diese über eine stärkere Muskulatur; die Bothridien sind meist, die Saugnäpfe stets nach innen scharf abgegrenzt. Während aber erstere sich durch flächenhafte Ausbildung und größere Beweglichkeit auszeichnen und aus dem Kopfe herausragen, haben die Saugnäpfe mehr kugelige Gestalt und sind in das Kopfparenchym ganz eingelagert.

Wir wollen nun sehen, welcher dieser 3 Kategorien von Saugorganen wir die des Genus *Tetrabothrius* einzuordnen haben.

Den größten Teil des Kopfes einnehmend, scheinen sie, rein äußerlich betrachtet, aus je zwei Teilen zu bestehen (Taf. 26, Fig. 1), den 4 lateralen, vorn gelegenen, meist als „ohrförmige Anhänge“ bezeichneten Zipfeln (*oa*), welche dem Kopfe die charakteristische viereckige Gestalt geben, und den 4 dorsal und ventral gelegenen, meist „Saugnäpfe“ genannten, hintern Abschnitten (*sn*). Es handelt sich indessen hierbei nicht um getrennte und verschiedene Gebilde, sondern um verschieden geformte Teile derselben 4 zusammenhängenden Muskelplatten. Vielleicht läßt sich eine leichte Vorstellung vom Bau der Saugorgane gewinnen, wenn wir uns jedes einzelne als muskulöse Scheibe vorstellen, welche in ihren hintern Partien saugnapfartig gewölbt (Taf. 26, Fig. 1 *sn*), vorn median nach auswärts gebogen und lateral zu einem Zipfel verlängert ist (Taf. 26, Fig. 13). Diese 4 ohrförmigen Anhänge erstrecken sich ein Stück weit zwischen die saugnapfartigen Teile nach hinten (Taf. 26, Fig. 1). Es stimmt dies offenbar mit der entsprechenden Schilderung FUHRMANN'S bei *Tetrabothrius umbrella* überein, wo er von „dachartig überragenden Anhängen der Saugnäpfe“ spricht, ebenso wie mit jener v. LINSTOW'S, der „Platten“ am Scheitel

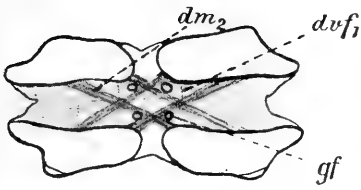


Fig. A.

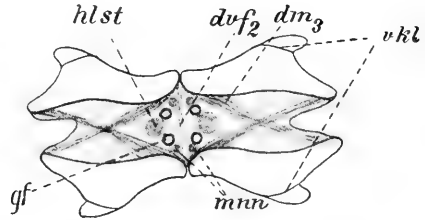


Fig. B.

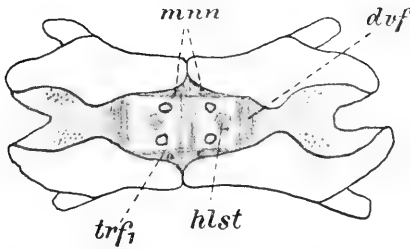


Fig. C.

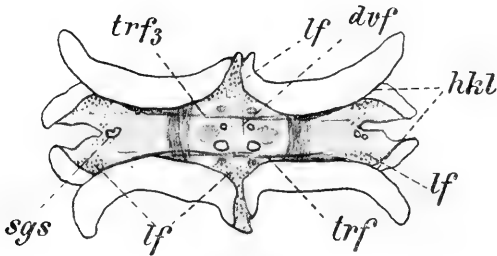


Fig. D.

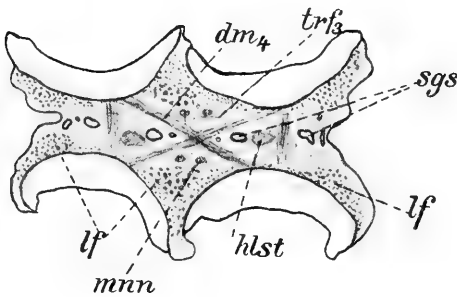


Fig. E.

Fig. A—E. Schematische Querschnitte durch den Kopf von *Tetrabothrius laccocephalus*.

von *Tetrabothrius macrocephalus* beschreibt, „welche dorsal und ventral nach hinten geschlagen sind, lateral sich zwischen die Saugnäpfe schieben“. Auf Querschnitten erkennt man im vordern Teile des Scolex deutlich diese in die ohrförmigen Anhänge verlängerten Muskelplatten (Textfig. A, B), während nach hinten zu die seitlichen Ränder sich mehr und mehr vorwölben, dadurch das Saugorgan vertiefen und die Saugnäpfähnlichkeit hervorrufen (Textfig. D, E). Je nach dem Größenverhältnis dieser vordern und hintern Partien mögen nun die Haftapparate bei den verschiedenen Arten der Gattung *Tetrabothrius* bald mehr das Aussehen von Saugnäpfen, an denen nur unbedeutende Anhänge vorhanden sind, bald mehr von Bothridien gewinnen. Bei *Tetrabothrius laecocephalus* — auch *T. procerus* läßt eine kleine Andeutung hiervon erkennen — weichen etwa in der Mitte der Dorsal- und Ventralfläche des Kopfes die medianen Ränder der Saugapparate etwas auseinander und bilden so eine Lücke, wodurch die hintern Partien eine gewisse Abrundung erfahren und in ihrer Saugnäpfähnlichkeit deutlicher hervortreten (Taf. 26, Fig. 1). Indessen besitzen bei den 3 von mir untersuchten Arten die vordern Teile im Vergleich zu den hintern eine recht beträchtliche Ausbildung. Wir müssen deshalb die Saugorgane unseres Genus im Gegensatze zu den meisten bisherigen Autoren als Bothridien bezeichnen, denn die flächenhafte Ausbildung, das Hervortreten aus dem Kopfe und, wie wir später sehen werden, die große Beweglichkeit widersprechen der Natur der Saugnäpfe.

Wir haben also hier eine neue Form von Bothridien vor uns, weil ein Teil derselben saugnäpfartig differenziert ist. Zwar sind Saugnäpfe in Verbindung mit Bothridien schon von einer Anzahl von Gattungen der Familien der Onchobothriiden und Phyllobothriiden bekannt, bei diesen z. B. *Calliobothrium* findet aber eine Teilung des ganzen Bothridiums in sogenannten Areolen statt, von denen meist die vorderste, ein im Verhältnis zum Ganzen kleiner Teil, sich zu einem Saugnäpfe umgebildet hat, oft sogar aus dem Verbande des Bothridiums geschieden ist und davor zu liegen kommt.

Bei *Tetrabothrius* dagegen nimmt ein verhältnismäßig viel größerer Teil des Bothridiums, und zwar der hinterste, bei verschiedenen Arten in verschiedenem Maße, die Saugnäpfform an. Wir hätten damit eine neue Übergangsform zwischen Bothridien und typischen Täniensaugnäpfen gefunden. Auch hier wäre, wie das schon auf Grund anderer Untersuchungen wahrscheinlich gemacht ist, nur ein Teil des Bothridiums als dem Saugnäpfe homolog anzu-

sehen. Auch die Tatsachen der im Folgenden zu behandelnden feineren Anatomie dürften für diese Auffassung sprechen.

Die Muskelkomplexe der Bothridien werden außen von einer Fortsetzung der Körpercuticula überzogen. Auch gegen das Parenchym des Kopfes sind sie durch eine cuticulare Schicht abgegrenzt. An zwei Stellen nun erstreckt sich die Cuticula weit zwischen die Muskulatur der Bothridien hinein, deren beide Begrenzungen miteinander verbindend, wodurch zwar nie Teile derselben völlig abgetrennt werden, eine gewisse Sonderung in verschiedene Regionen jedoch angedeutet ist, wie es bei Saugnapfen nie vorkommt. Die eine dieser Cuticularschichten, die allen 3 Arten zukommt, erstreckt sich von vorn her etwa in der Richtung eines Frontalschnittes zwischen den vordern Teil der lateralen Saugnapfränder und die in die ohrförmigen Anhänge verlängerte Bothridienpartie (Taf. 26, Fig. 2, 4, 5, 8, 13, 14 *vgl.*). Das hintere Ende dieser Cuticularmembran ist bei *Tetrabothrius laccocephalus* lateralwärts zugespitzt, so daß dadurch eine Abrundung des saugnapfartigen Teiles nach vorn genau so wie durch die oben erwähnte mediane Lücke angedeutet erscheint.

Etwa in der Richtung eines Sagittalschnittes verläuft nur bei *Tetrabothrius laccocephalus* die andere Cuticularlamelle von hinten her zwischen den ohrförmigen Anhängen und den lateralen Saugnapfrändern soweit nach vorn, daß sie die erst erwähnte fast erreicht (Taf. 26, Fig. 2, 13, 14, Textfig. D *hkl*). Wir sehen also auf Querschnitten in der vordersten Region des Kopfes die seitlichen Anhänge in direkter Verbindung mit den medianen Bothridienteilen, sie bilden kontinuierliche Muskelmassen, von denen die Saugnapfränder durch die vordere Cuticularlamelle (*vgl.*) getrennt sind (Taf. 26, Fig. 2, 4, 5, 8; Textfig. B, C). Weiter hinten dagegen erscheint der Saugnapf als einheitliche Bildung, von ihm sind hier die ohrförmigen Anhänge durch die hintere Cuticularmembran (*hkl*) getrennt (Taf. 26, Fig. 2; Textfig. D).

Unbedeutender sind zwei weitere Einsenkungen der Cuticula in die Muskulatur der Bothridien, die, gleichsam von außen eingestülpte und dann zusammengeklappte Falten darstellend, nicht bis an ihre Innenbegrenzung reichen. Eine derartige Schicht bildet in gleicher Weise bei *Tetrabothrius laccocephalus* und *macrocephalus*, was auf Sagittalschnitten deutlich erkannt werden kann (Taf. 26, Fig. 12, 13 *hl*), in der Mitte hinter dem vordern Drittel des Bothridiums eine Querlamelle, welche offenbar als vordere Begrenzung der saugnapf-

artig differenzierten Bothridienpartie aufzufassen ist. Eine kurze Längslamelle dagegen fand ich noch allein bei *Tetrabothrius macrocephalus*. Auch sie befindet sich in der vordern Region des Bothridiums wenig medianwärts vom vordern Teile des lateralen Saugnapfrandes (Taf. 26, Fig. 5 *vl*).

Betrachten wir die feinere Struktur der Cuticularbildungen, so sehen wir, daß die Bekleidung der Außenfläche die gleiche ist wie in den Proglottiden, nur scheint sie besonders im hintern Bothridienteile etwas verstärkt. Nur die innere homogene Cuticularschicht ist es, welche in den Kopf eindringt und hier einmal die Bothridien gegen das Parenchym abgrenzt (Taf. 26, Fig. 7 *ik*), sodann aber auch jene oben beschriebenen Cuticularlamellen bildet. Erwähnenswert ist vielleicht noch, daß diese Schicht in der vordersten Region des Kopfes an den Stellen, wo sich die Bothridien berühren, eine wesentliche Verdickung zeigt, die sich nach beiden Seiten hin wieder verflacht. Schließlich konnte ich noch, an diese Hauptschicht der Cuticula nach innen sich anschließend, eine feine, augenscheinlich plasmatische Schicht bemerken, die sich durch starke Färbbarkeit auszeichnete (Taf. 26, Fig. 7, 8 *pls*).

Wenden wir uns jetzt zum Bau der Bothridien selbst, so sehen wir, daß diese hauptsächlich von Muskelfasern erfüllt sind. Hier leistete mir die Eisenhämatoxylinfärbung nach HEIDENHAIN beste Dienste, da sie selbst die feinsten Fasern deutlich hervortreten läßt. Was Zahl und Stärke anlangt, so sind die Muskelfasern der drei Richtungen sehr verschieden ausgebildet. Weitaus die stärksten und zahlreichsten sind die Radiärmuskeln, welche, senkrecht zur Oberfläche des Bothridiums verlaufend, seine beiden cuticularen Begrenzungen miteinander verbinden. Geringere Bedeutung kommt den Meridionalfasern, welche in ihrer Lage den Longitudinalmuskeln, und den Äquatorialfasern, die den Transversalmuskeln der Proglottiden entsprechen, zu.

Die Radiärmuskeln stellen sich als kurze dicke Fasern dar, welche sich oft in der Nähe ihrer Ansatzstelle gabeln und mit getrennten Ästen an die Cuticula ansetzen (Taf. 26, Fig. 8 *rf*). Eine Anordnung der Muskeln zu Bündeln ist nie zu merken (Taf. 26, Fig. 15), vielmehr sieht man sie auf Frontalschnitten durch den Scolex in ununterbrochener Lage das ganze Bothridium erfüllen, den napfartigen hintern Teil in gleicher Weise wie die vordere Partie und die ohrförmigen Anhänge.

Die Meridional- und Äquatorialmuskeln sind zum großen Teile



als Subcuticularfasern ausgebildet, die an der Außen- wie Innenbegrenzung der Bothridien vorkommen. Ihre Anordnung ist die gleiche wie in den Proglottiden, indem die quer verlaufenden Äquatorialfasern der Cuticula zunächst liegen (Taf. 26, Fig. 8 *af*, *mf*). Obwohl allgemein eine derartige Muskelschicht in Bothridien und Saugnäpfen nicht angegeben wird, wird sie wohl in den meisten Fällen vorhanden sein, denn die Fasern zeichnen sich hier durch besondere Feinheit aus, so daß zu ihrer Beobachtung oft die Anwendung der ZEISS'schen  $\frac{1}{18}$  Ölimmersion nötig war, und FÜHRMANN hat für *Taenia dispar* G. und *Ichthyotaenia lönnbergi* FÜHRM. bereits solche beschrieben. Freilich ihre Ausbildung ist infolge der besonderen Funktion der Saugorgane gegenüber den Proglottiden insofern eine abweichende, als ihre Zahl und Stärke in den verschiedenen Teilen der Bothridien eine wechselnde ist, ja sogar die eine oder andere Art völlig fehlen kann. Allgemein sind beide Muskelarten an der Innencuticula schwächer vertreten als an der äußern Oberfläche.

Beide Arten von subcuticularen Fasern finden sich an der vordern, dem Scheitel am nächsten gelegenen Fläche des Bothridiums, wo allerdings die Äquatorialmuskeln lateralwärts ein wenig nach hinten verlaufen (Taf. 26, Fig. 17 *af*). An der innern Bothridienbegrenzung erstrecken sich diese Fasern nur ein Stück weit nach hinten, und zwar die Äquatorialmuskeln in den ohrförmigen Anhängen weiter als die meridionalen, um dann völlig zu verschwinden. Hinter einer schmalen, sich über das ganze Bothridium erstreckenden Region ohne Subcuticularmuskeln treten zuerst in den seitlichen Zipfeln, dann im ganzen Bothridium Meridionalfasern auf, welche nach hinten zu an Zahl und Stärke zunehmen. Erst gegen Ende des Bothridiums treten wieder Äquatorialfasern auf (Taf. 26, Fig. 17).

Einen Unterschied gegenüber der Innenbegrenzung der Bothridien bedeutet das Vorhandensein zahlreicher Äquatorialmuskeln an der Außenfläche, vor allem im saugnäpffartigen Teile, die bei *Tetrabothrius macrocephalus* am stärksten sind. Aber auch weiter vorn finden sich bis in die ohrförmigen Anhänge ziehende Fasern (Taf. 26, Fig. 16). Andererseits fehlen sie in deren vordern Teile völlig. Die meridionalen Subcuticularfasern sind im allgemeinen ebenso verteilt wie an der Innencuticula. Sie finden sich auch an der oben beschriebenen vordern einspringenden Cuticularlamelle (Taf. 26, Fig. 8 *vgl.*). Starke Ausbildung zeigen sie am medianen Bothridienrande (Taf. 26, Fig. 16 *msr*) und besonders an dem nach vorn verlängerten lateralen

Saugnapfrande (Taf. 26, Fig. 8 *vsr*). Hier kommen außerdem noch eine größere Anzahl Meridionalfasern vor (Taf. 26, Fig. 8 *mf'*), welche ganz vorn ausschließlich vorhanden, weiter hinten von spärlichen Radiärmuskeln in Faserbündel gesondert sind (Taf. 26, Fig. 2). Ein bestimmter Unterschied zwischen ihnen und den unmittelbar sich anschließenden Cuticularfasern ist durchaus nicht zu bemerken. Auch diese Beobachtung scheint mir gegen die Annahme einer Verschiedenheit von Cuticular- und Parenchymmuskeln zu sprechen, denn hier setzen sich die subcuticularen Längsfasern in deutlicher Aufeinanderfolge in die darunter liegenden Meridionalmuskeln fort, die doch als der Parenchymmuskulatur entsprechend aufzufassen sind, und gehen mit diesen, indem sie ihre Richtung ein wenig ändern, weiter hinten in die etwas schräg verlaufenden Radiärmuskeln des äußern Saugnapfrandes über.

Interessant scheint hinsichtlich der gegenseitigen Lage der beiden Cuticularmuskelsysteme eine Stelle an der vordern Cuticularlamelle bei *Tetrabothrius laccocephalus*. Hier sah ich die im Saugnapfe außen liegenden Äquatorialfasern zwischen den longitudinalen hindurch nach innen einbiegend und in den ohrförmigen Anhängen innerhalb dieser weiter verlaufen (Taf. 26, Fig. 8 \*).

Wirkungsvoller indes als die bisher genannten subcuticularen Äquatorialfasern ist ein System von solchen, welches im ganzen mittlern und hintern Bothridienteile auftritt. Es sind breite Muskelfasern, so stark wie die radiären, doch mehr bandförmig; da sie zwischen den viel zahlreichern Radiärmuskeln verlaufen, sind sie von diesen eingeeengt, sozusagen plattgedrückt, daß ihre Querschnitte nicht als Kreise wie bei jenen, sondern oval erscheinen. Stets liegen sie der innern Bothridienbegrenzung näher als der äußern (Taf. 26, Fig. 2, 3 *af*). Die vordersten von ihnen sieht man zahlreich als Querschnitte auf Sagittalschnitten durch den Scolex an der Stelle, wo sich jene horizontale Cuticularlamelle befindet (Taf. 26, Fig. 12 *hl*). Hier an dieser Knickung des Bothridiums bleibt an seiner innern Begrenzung eine etwa dreieckige Fläche (auf dem Sagittalschnitt) von Radiärmuskeln frei. Sie ist von einer lockern Zellenmasse erfüllt, zwischen der die Äquatorialmuskeln liegen (*af*). Weiter hinten sind diese etwas spärlicher vorhanden. Die vordersten von ihnen biegen noch in die ohrförmigen Anhänge ein (Taf. 26, Fig. 5 *af*) und setzen dort am äußersten Ende an die Cuticula an, während ihre andern Enden, nachdem sich oft mehrere Äste abgezweigt haben, an den medianen Innerrändern der Bothridien sich inserieren. Am

zahlreichsten sind sie im hintersten Bothridienteile, hier nehmen sie an der Saugnapfmuskulatur bedeutenden Anteil (Taf. 26, Fig. 3, 17 *af* [blau]).

War es wegen des Erhaltungszustandes nicht möglich, bei *Tetrabothrius laccocephalus* Genaueres hinsichtlich der im Bothrium gelegenen Zellen zu beobachten, so ließen doch einige Exemplare von *Tetrabothrius macrocephalus* mehr, freilich nicht alles erkennen. Zwischen den Muskelfasern konnte ich zweierlei Zellen feststellen; die einen sind groß, mit körnigem Plasma, das durch Hämatoxylin dunkel gefärbt wird, mit einem großen deutlichen Kern (Taf. 26, Fig. 7, 15 *kz*), in dem mehrere größere Chromatinklumpen sichtbar sind. Diese Zellen haben verästelte Ausläufer und bilden, indem diese miteinander in Verbindung treten, ein Netzwerk zwischen den Muskelfasern. Die andere Zellart besitzt einen kleinen, sich total dunkel färbenden Kern, so daß man keine gesonderten Chromatinbestandteile erkennen kann, der von einem hellen Raume umgeben erscheint, in dem einige feine, mit Plasmafarben fast gar nicht färbbare Bälkchen erkennbar sind, und der oft unmittelbar einer Muskelfaser anliegt (Taf. 26, Fig. 7, 15 *hz*). In welchen Beziehungen diese beiden Zellarten zu den Muskelfasern stehen, insbesondere welches deren Myoblasten sind gelang mir nicht festzustellen. Offenbar sind die erstgenannten die von den Autoren beschriebenen Parenchymzellen, zwischen denen die Muskelfasern liegen. Indessen erinnern sie wegen ihres im Gegensatz zum Parenchym der Proglottiden sich dunkel färbenden körnigen Protoplasmas an Drüsenzellen. Alle diese erwähnten Zellen liegen in den Bothridien nicht gleichmäßig verteilt, sie reichen nicht bis an die Cuticula, nur selten sieht man ein Ästchen der verzweigten Zellen diese berühren, sondern sie erfüllen die Mitte der Bothridien und halten stets einen bestimmten Abstand von ihren Begrenzungen (Taf. 26, Fig. 7). An den Stellen, wo die Muskelmasse der Bothridien dünner ist, also in den seitlichen Anhängen und an den Rändern der Saugnäpfe, die, wie v. LINSTOW richtig erwähnt, im Gegensatz zu den Täniensaugnäpfen nach dem Rande zu dünner werden, zeigt sich nur eine Lage von Zellen in der Mitte zwischen der äußeren und inneren Cuticularbegrenzung (Taf. 26, Fig. 5 *zf*).

Was die Muskelfasern selbst betrifft, so ließ auch hier die HEIDENHAIN'sche Färbung die einzelnen Fibrillen deutlich erkennen. Querschnitte zeigten bei *Tetrabothrius laccocephalus*, daß sie als große Anzahl feiner Punkte die ganze Dicke der Faser erfüllen. Bei

*Tetraphotrius macrocephalus* dagegen, bei dem mir die Eisenhämatoxylinfärbung nicht gelang, sah ich bei andern Färbungen auf Querschnitten durch Radiärfasern teilweise in der Mitte ein helleres Feld (Taf. 26, Fig. 15), was indessen vielleicht auch auf Schrumpfung zurückzuführen sein könnte.

Die Scolexmuskulatur, die zur Bewegung der Bothridien dient, ist, worauf schon FUHRMANN aufmerksam machte, eine überaus mannigfaltige und verleiht diesen eine bedeutende Beweglichkeit. Von BRAUN werden bei der Bothridienmuskulatur zweierlei Fasersysteme unterschieden, die sich auch bei dem behandelten Genus finden, sich kreuzende Fasern und Längsfasern. Daß diese aus der Proglottidenmuskulatur herzuleiten sind, dürfte wohl jetzt nach den Untersuchungen besonders von LÜHE allgemein angenommen werden.

Die an die Bothridien ansetzenden Längsfasern gehen direkt in die Longitudinalmuskeln der Proglottiden über. Bei den sich kreuzenden Fasern haben wir zwei Systeme zu unterscheiden, einmal sich rechtwinklig schneidende, welche, transversal und dorsoventral verlaufend, den gleichen Fasern der Proglottidenkette entsprechen, sodann sich diagonal kreuzende Fasern, welche wohl aus den beiden letztgenannten herzuleiten sind. Fand LÜHE bei den von ihm untersuchten Tänien stets nur ein solches System, so konnte ich deren mehrere bei unserer Gattung konstatieren. Alle Fasern inserieren sich an der innern cuticularen Bothridienbegrenzung.

In der vordersten Region des Kopfes von *Tetraphotrius laccocephalus* befindet sich eine Anzahl einzelner schwacher Muskelfasern, welche, zerstreut ansetzend, die vordern Ränder diametral gegenüberliegender Bothridien verbinden (Taf. 26, Fig. 9, 18  $dm_1$ ). Diesen folgt weiter hinten ein System deutlicher Diagonalmuskeln, welche von den medianen Innenrändern der Bothridien zu den Mitten der schräg gegenüberliegenden verlaufen (Textfig. A; Taf. 26, Fig. 18  $dm_2$ ). Während von hier ab Dorsoventalfasern spärlich den Scolex durchziehen (Textfig. A; Taf. 26, Fig. 18  $dvf_1$ ), treten nun besonders Muskelbündel hervor, welche die ohrförmigen Anhänge mit den Innenrändern der gegenüberliegenden Bothridien derselben Seite verbinden (Textfig. B; Taf. 26, Fig. 18  $dm_3$ ). Dienten die erst angeführten Diagonalfasern dazu, die medianen Partien der vordern Bothridienteile in dorsoventraler Richtung einander zu nähern, so bewirkt die Kontraktion dieser letztern eine teilweise Rückziehung der seitlichen Anhänge. Mediane Dorsoventalfasern, erst spärlich,

nach hinten zu aber an Zahl zunehmend, dienen dazu, die Bothridien abzufachen (Fig. B; Taf. 26, Fig. 18 *dvf*<sub>2</sub>). Das Entgegengesetzte, eine Vertiefung derselben, wird erreicht durch Transversalfasern, welche die Mitten je zweier nebeneinander gelegener Bothridien — einmal der beiden dorsalen, dann der beiden ventralen — verbinden (Fig. C; Taf. 26, Fig. 2, 18 *trf*<sub>1</sub>). Lateralwärts von den Ansatzstellen dieser finden sich, demselben Zwecke dienend, starke Bündel dorsoventraler Fasern, welche die Mitten je zweier Bothridien derselben Seite verbinden (Taf. 26, Fig. 2, 5, 18 *dvf*<sub>3</sub>). Diese Fasern sind besonders zahlreich, sie können es durch ihre Kontraktion bewirken, daß die Bothridien sich eine Strecke weit mit ihren innern Begrenzungen völlig berühren (Taf. 26, Fig. 2). Die medianen Dorsoventralfasern schieben sich mit ihren Enden zwischen die Ränder der hier, wie oben erwähnt, etwas auseinanderweichenden Bothridien (Taf. 26, Fig. 2; Textfig. D *dvf*). Hier findet mitunter eine Kreuzung einiger dieser Fasern statt, ein Umstand, der vielleicht darauf hindeutet, daß die Diagonalmuskeln aus dorsoventralen hergeleitet werden können. Auch kommen hier in dieser Lücke schwache Transversalfasern vor, welche die Innenränder nebeneinanderliegender Bothridien verbinden (Taf. 26, Fig. 18 *trf*<sub>2</sub>). Die letzterwähnten medianen Dorsoventralfasern erscheinen weiter hinten mehr nach den Seiten verschoben und schließen dann eine Anzahl Longitudinalmuskelbündel ein (Fig. D; Taf. 26, Fig. 18 *dvf*). Hinten in der Region der Saugnäpfe nimmt die Mannigfaltigkeit der Muskulatur ab. Die Transversalmuskeln, welche oft mit verzweigten Enden an den Mitten der saugnapfartigen Teile ansetzen (Taf. 26, Fig. 18 *trf*<sub>3</sub>), senden hier einige Zweige darüber hinaus bis an die laterale Kopf-cuticula, indem sie zwischen sich die Gefäße einschließen, so allmählich in die Transversalmuskulatur der Proglottiden übergehend (Fig. D. E; Taf. 26, Fig. 12, 18 *trf*<sub>3</sub>). Die Fasern dieser Muskeln liegen hier in kleinen Gruppen zusammen, die indes nicht so deutlich sind, daß man von Muskelbündeln reden könnte. Die vorn sich deutlich abgrenzende mediane und laterale Dorsoventralmuskulatur nimmt an Mächtigkeit ab, und zwar erstere eher als letztere, welche in der Mitte der Saugnäpfe ansetzt und durch ihre Kontraktion eine Vertiefung derselben bewirkt (Taf. 26, Fig. 18 *dvf*<sub>4</sub>). Die gleiche Wirkung hat ein Faserkreuz, welches die Mitten diametral gegenüberliegender Saugnäpfe verbindet (Taf. 26, Fig. 3; Fig. E *dm*<sub>4</sub>). In der Nähe des Hinterrandes der Bothridien gehen alle diese Fasern in ein Muskelgewirr über, in dem sich kreuzende Fasern am stärksten

vertreten sind, die an verschiedenen Stellen schräg gegenüberliegender Saugnäpfe ansetzen. Verschiedene dieser Fasern biegen in die Transversalmuskeln ein, woraus sich zeigt, daß auch von diesen die Diagonalfasern herzuleiten sind. Auf Scolexquerschnitten sieht man hier von der Mitte aus die einzelnen Fasern sternförmig ausstrahlen (Taf. 26, Fig. 3). Dieses Bild erinnert an den von LÜHE genau untersuchten axialen Muskelzapfen der Anoplocephalinen. Auch bei *Tetrabothrius cylindraceus* wird ein solcher von FUHRMANN erwähnt. Dorsoventralfasern zeigen sich nur vereinzelt. Die Transversalmuskeln inserieren sich schließlich nicht mehr an den Bothridien, sondern laufen rechts und links bis an die Kopfcuticula, wo sich ihre Enden verzweigen. Die sich kreuzenden Diagonalfasern verschwinden mit dem Ende der Bothridien, so daß nur die 3 Systeme der Proglottidenkette, Dorsoventral-, Transversal- und Longitudinalmuskeln übrig bleiben. Diese letztern setzen in der Nähe der innern und äußern Ränder der Bothridien an, und zwar kann man an deren Innenfläche dorsal und ventral je 3 starke Longitudinalmuskelstränge erkennen (Textfig. D, E lf). Die eine Längsmuskelpartie schiebt sich median zwischen die beiden nebeneinanderliegenden Bothridien ein. Einzelne Fasern dieser inserieren sich vorn an den Bothridienrändern, die Hauptmasse aber an denen der hintern saugnäpffartigen Teile (Taf. 26, Fig. 18 lf<sub>1</sub>). Über die Bothridien hinaus bis zum Scheitel konnte ich keine Fasern verlaufen sehen. Die beiden seitlichen Längsmuskelzüge reichen im Scolex bis an die ohrförmigen Anhänge hinauf. Zahlreiche Fasern derselben setzen im hintersten Winkel zwischen diesen und den medianen Teilen der Bothridien an (Taf. 26, Fig. 18 lf<sub>2</sub>); wenige inserieren sich weiter vorn an den Anhängen selbst, zahlreiche wiederum hinten an den Außenrändern der Saugnäpfe (Taf. 26, Fig. 18 lf<sub>3</sub>). Damit steht unser Genus im Gegensatz zu den meisten Tänien. Hier heftet sich nur ein Teil der Längsmuskeln im Grunde der Saugnäpfe an, vertieft bei ihrer Kontraktion diese und zieht sie zurück. Bei *Tetrabothrius* dagegen werden durch die Longitudinalfasern, die alle an den Bothridienrändern ansetzen, die Saugorgane abgeflacht und mit dem ganzen Scolex zurückgezogen. Nach Verlassen des Kopfes breiten sich die 3 Muskelzüge der Bauch- und Rückenseite, entsprechend der Einschnürung des Halses in 3 Abschnitte (Taf. 26, Fig. 1, 6) fächerförmig aus und gehen dann in die kontinuierliche innere Längsmuskellage der Proglottidenkette über. Der Verlauf der Longitudinalmuskeln im Kopfe ist demnach

ein ganz gleicher wie bei dem zur Untergattung *Diplobothrium* gehörigen *Tetrabothrium affine* LBG., wo im Hals sich auch dorsal und ventral je 3 Muskelgruppen bilden, deren mittlere sich ebenso zwischen die Bothridien einschieben, deren seitliche indes zum Unterschied von unserm Genus sehr schwach bleiben und sich an der Cuticula inserieren. Eine Muskelart ist noch zu erwähnen, die ich bisher in der Literatur vergeblich gesucht habe. Es sind dies Fasern, welche einerseits an den lateralen Rändern der Bothridien ansetzen, hinten um sie herumziehen und sich kreuzend andererseits an den medianen Rändern der daneben oder öfter der diametral gegenübergelegenen Saugnäpfe enden. Sie laufen also in einem nach hinten konvexen Bogen um die Bothridien herum.

Die bisher geschilderte Muskulatur entspricht den Verhältnissen bei *Tetrabothrius laccocephalus*; wesentlich die gleiche Anordnung zeigt *Tetrabothrius procerus*, jedoch ist wie auch sonst die Ausbildung der Muskeln hier eine schwächere. Dagegen weicht *Tetrabothrius macrocephalus* insofern von dem Geschilderten ab, als die Diagonalfasern weniger stark, die Dorsoventral- und Transversalfasern zahlreicher vertreten sind. Auch sah ich hier Fasern der medianen Muskelmasse im Kopfe bis an den Scheitel ziehen.

Am Schlusse dieses den Kopf behandelnden Abschnittes möchte ich noch den Verlauf der Cuticularmuskeln an der von den Bothridien frei gelassenen Oberfläche des Scolex erwähnen. Vorn in der Gegend des Scheitels, wo die Quermuskeln durch die Bothridien in ihrem Verlaufe noch nicht unterbrochen werden, finden sich beide Faserarten, zwischen den Bothridien dagegen nur die Längsmuskeln. Dies scheint verständlich, wenn man bedenkt, daß bei der großen Beweglichkeit, welche den Saugorganen durch ihre mannigfaltige Muskulatur gegeben wird, die feinen subcuticularen Querfasern auf den kurzen Strecken zwischen den Bothridien in ihrer Wirkung nicht zur Geltung kommen könnten.

### Die Geschlechtsorgane.

Der Bau der Genitalorgane ist wie anscheinend bei dem ganzen Genus so auch bei den 3 behandelten Species ein überaus gleichartiger. Trotz der vielfachen Untersuchung von *Tetrabothrius*-Arten fehlt es doch bisher an einer zusammenfassenden genauern Darstellung des gesamten Geschlechtsapparats. Es werden von den Autoren meist nur Einzelheiten hervorgehoben.

Das Zentrum jeder Proglottis wird vom Ovarium und Dotter-

stock eingenommen. und zwar liegt dieser vor jenem (Taf. 28, Fig. 25). Hinter dem Eierstock befinden sich die Schlingen des Oviducts mit der Schalendrüse. Von hier aus zieht die Vagina in einem nach hinten offenen Bogen nach der rechts gelegenen stark muskulösen Genitalcloake. Dorsal davon verläuft in vielen Schlingen das Vas deferens nach der Proglottidenmitte. Die Hoden liegen im Innenparenchym vor, hinter und links von den weiblichen Organen. Der Uterus stellt ein nach hinten gebogenes Rohr dar und liegt mit seinem vordersten Teile dorsal von der Mitte des Eierstockes.

Im Folgenden sei nun auf die einzelnen Organe genauer eingegangen.

Die einzelnen Hodenbläschen haben etwa kuglige Gestalt. Da sie jedoch in einer Schicht nebeneinander liegen, so erfahren sie dadurch meist eine geringe seitliche Abplattung, welche in ältern Gliedern am deutlichsten hervortritt. Ihr Durchmesser schwankt bei *Tetrabothrius laccocephalus* zwischen 50 und 80  $\mu$ , bei *Tetrabothrius procerus* ist er verhältnismäßig viel größer, nämlich 55—75  $\mu$ . Der Hauptsache nach liegen die Hoden am vordern und hintern Rande der Glieder, wenige findet man an den Seiten. Die Mitte der rechten Seite bleibt wegen der dort mündenden Vagina und vor allem wegen der Schlingen des Vas deferens gänzlich von ihnen frei (Taf. 28, Fig. 26). Ihre Lage ist eine dorsale; wenn sie auch in reifem Zustande auf Querschnitten oft das ganze Markparenchym dorsoventral durchsetzen, so sind doch die jungen Bläschen und auch die ältern, wenn sie in gleicher Höhe mit andern Organen, Dotterstock oder Ovar, liegen, stets dorsal gelegen.

Als Abgrenzung der Hodenbläschen wurde von ESCHRICHT und STIEDA für *Bothriocephalus latus* eine Hüllmembran angegeben, während BÖTTCHER und ebenso SOMMER u. LANDOIS sie für dasselbe Tier leugneten. LEUCKART, ZSCHOKKE u. A. erkannten indessen eine solche bei einer ganzen Anzahl Cestoden. Ein gleiches kann auch ich für unser Genus konstatieren. Es findet sich eine dünne, strukturlose Membran, besonders bei ältern Hodenbläschen, welche sich dort ein wenig dunkler als die Stränge der Parenchymzellen färbt. Eine doppelte Kontur wie KRÄMER bei *Cyathocephalus* konnte ich nie bemerken. Anliegende Kerne, die ich mitunter beobachtete, glaubte ich dem Parenchym zurechnen zu müssen.

Aus jedem Hodenbläschen tritt zwecks Fortleitung des Spermas ein feiner Kanal, das Vas efferens. Eine deutliche Wand dieser Kanälchen wie bei den Hoden selbst vermochte ich nicht zu er-



kennen, vielmehr waren sie nur dann wirklich deutlich als Kanäle zu sehen, wenn sie mit Sperma gefüllt waren, so daß mir eine Verfolgung des ganzen Verlaufes nur in einigen Fällen bei *Tetrabothrius laccocephalus* gelungen ist. Während bei Cestoden allgemein die Vasa efferentia einen geraden und, wenn das Vas deferens wie bei unserer Gattung in der Mitte der Proglottis entspringt, radiären Verlauf zeigen, ist es hier anders. Die Vasa efferentia benachbarter Hodenbläschen der Vorderseite jedes Gliedes vereinigen sich, indem sie öfter Windungen beschreiben, zu 2 Hauptstämmen, welche rechts und links auf der Dorsalseite nach hinten ziehen (der rechte läuft dorsal am Vas deferens vorbei) (Taf. 28, Fig. 26). Dort biegen sie nach innen ein, indem sich ihnen auf ihrem Verlaufe noch die seitlichen und hintern Hoden anschließen. Wenig hinter der Mitte des Gliedes vereinigen sich die beiden Stämme und gehen hier so in das Vas deferens über. Während gewöhnlich Anastomosen der Vasa efferentia nicht vorkommen sollen, konnte ich solche verschiedentlich bemerken, in einem Falle sogar in der Region der vordern Hoden ein Verbindungsstück der rechtsseitigen mit den linksseitigen Kanälen (Taf. 28, Fig. 26\*). Indessen ist ihr Vorkommen, wie es auch FUHRMANN von *Taenia capitellata* berichtet, sowie der Verlauf der Vasa efferentia im einzelnen individuellen Schwankungen unterworfen.

Von der Vereinigungsstelle der Vasa efferentia an zieht das Vas deferens sich allmählich erweiternd nach vorn. Hier bildet es mannigfache Schlingen und Bogen, so daß die Dorsalseite der Proglottidenmitte völlig von diesem Knäuel eingenommen wird, der sich von dort nach rechts, der Genitalcloake zu, bis fast an den Cirrusbeutel hinzieht. Diese Schlingelung des Vas deferens ist etwas Sekundäres, seine 1. Anlage ist ein gerader Zellstrang. Vor Passieren der Längsgefäße verengert es sich wesentlich und verläuft, ohne seine Stärke zu ändern, zwischen den Gefäßen hindurch bis an den Cirrusbeutel. Seine Wand ist eine dünne Membran ähnlich jener der Hodenbläschen, in welcher ich indessen ab und zu abgeplattete Kerne eingelagert fand. In jungen Proglottiden, in denen es noch eng, weil noch nicht mit Sperma gefüllt, ist, sieht man die Wand aus einer dicken plasmatischen Schicht bestehen, welche normale Kerne enthält. Es wird also von einer epithelialen Wand ausgekleidet, deren Zellen sich bei seiner Erweiterung verflachen. Außerhalb der Gefäße vor dem Eintritt in den Cirrusbeutel fand ich bei *Tetrabothrius laccocephalus* die Wand des Vas deferens

bei Eisenhämatoxylinfärbung dunkler gefärbt, was vielleicht auf feine Muskelfibrillen schließen läßt. Eine Vesicula seminalis fehlt allen 3 Arten. Ein Ersatz für eine solche sind offenbar die vielen Schlingen des erweiterten Vas deferens.

In seinem weitem letzten Verlaufe tritt dieses von der Mitte her in den Cirrusbeutel ein. Dieser ist ein muskulöser Sack von etwa kugliger bis ellipsoidischer Gestalt (Taf. 28, Fig. 27; Fig. F—H *cb*), dessen Muskelwand bei *Tetrabothrius laccocephalus* und *macrocephalus* eine bedeutende Stärke besitzt, bei *T. procerus* dagegen recht schwach ist. Seine Muskulatur, die gewöhnlich bei Cestoden als aus 2 Lagen bestehend angegeben wird, fand ich im Gegensatz hierzu aus einem dichten Geflechte feiner sich kreuzender Fasern bestehend (Taf. 28, Fig. 27 *cb*). Das Innere des Cirrusbeutels ist von einem lockern großmaschigen Parenchym erfüllt, in welches der Samenleiter eingebettet ist. Dieser verläuft vielfach geschlängelt und in seiner ersten Hälfte wieder etwas erweitert lateralwärts. Radiäre Muskeln zwischen dem Vas deferens und der Wand des Cirrusbeutels, wie sie von *Bothriocephalus latus* u. a. beschrieben sind, fehlen bei unsern Arten. Ebensovienig konnte ich einen besondern Retractor oder ein Ansetzen der Transversalmuskeln der Proglottiden an den Cirrusbeutel bemerken.

Der letzte wieder engere Teil des Vas deferens dient als Cirrus, indem er bei Kontraktion der Cirrusbeutelwand durch den Druck auf das lockere Parenchym umgestülpt und herausgetrieben wird, wobei die Windungen des Samenleiters im Cirrusbeutel teilweise gerade gezogen werden. So konnte ich den unbewaffneten Cirrus von *Tetrabothrius laccocephalus* bis zu 60  $\mu$  aus dem Beutel hervor in den sich ansetzenden männlichen Cloakenkanal hineinragen sehen (Taf. 28, Fig. 27 *c*, *mkk*). Während nun die erste Hälfte des Samenleiters im Cirrusbeutel die gleiche Struktur zeigt, wie sie der Kanal vorher besitzt, ändert sich dies in dem letzten als Cirrus benutzten Teile. Dieser ist mit einer stärkern strukturlosen Cuticula ausgekleidet, unter welcher ich besonders am vorgestreckten Cirrus deutlich sehr feine Längs- und noch schwächere Ringfasern erkennen konnte. Der Cirrus von *Tetrabothrius procerus*, den ich leider nie ausgestülpt fand, zeigt an seiner Oberfläche einen dichten Besatz kurzer sich mit Eisenhämatoxylin stark färbender Härchen.

Der männliche Cloakenkanal (*mkk*) setzt etwas erweitert an den Cirrusbeutel an (Taf. 28, Fig. 27; Textfig. F—H), um dann einen nach der Ventralseite offenen Bogen zu beschreiben und auf einer

Papille, die bei *Tetrabothrius laccocephalus* deutlicher ist als bei *T. macrocephalus*, in die Genitalcloake zu münden. Bei *T. procerus* fehlt eine Papille vollständig. Knapp vor der Mündung zeigte dieser männliche Cloakenkanal bei *T. laccocephalus* mitunter nochmals eine kleine Erweiterung, die man indessen als Vesicula seminalis nicht ansehen kann. Seine Wandung ist dünn und nur wenig muskulös; sie zeigt Ring-

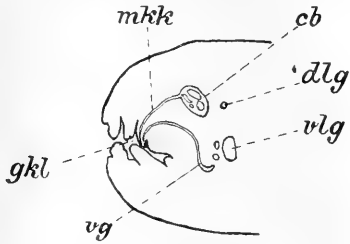


Fig. F.

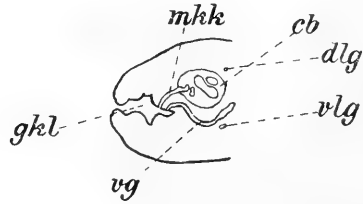


Fig. G.

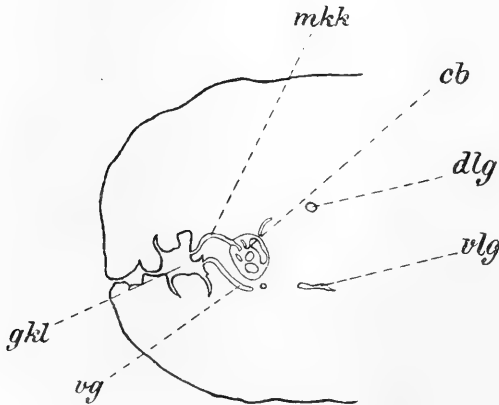


Fig. H.

Fig. F—H.

Schemata von Querschnitten durch die seitliche Partie geschlechtsreifer Glieder in der Region der Genitalcloake von *Tetrabothrius laccocephalus*, *procerus* und *macrocephalus*.

fasern, welche vornehmlich in dem an den Cirrusbeutel anschließenden Teile vorhanden sind, nach der Genitalcloake zu an Zahl abnehmen. Auf der ventralen Seite schließt sich unmittelbar an den männlichen Cloakenkanal die Muskulatur der Genitalcloake an, dorsalwärts dagegen befindet sich eine Lage großmaschiger Parenchymzellen (Taf. 28, Fig. 27 *grp*), wie wir sie in gleicher Weise den Cirrusbeutel

ausfüllen sahen. Dieses lockere Gewebe ermöglicht offenbar eine solche Erweiterung des männlichen Cloakenkanals, daß der ausgestülpte Cirrus, wie es bei der Begattung nötig ist, in die Geschlechtscloake vorgeschoben werden kann.

Das Ovarium stellt eine stattliche Drüse dar, welche auf der Ventralseite gelegen die Mitte der Proglottis einnimmt. Durch eine Einschnürung von vorn nach hinten erscheint es deutlich in zwei etwa gleich große Flügel von gelappter Gestalt geteilt; man kann also auch hier, wie bei den meisten Cestoden, von einem paarigen Organ sprechen, dessen beide Teile durch ein kurzes Mittelstück miteinander in Verbindung stehen. Auch von rechts nach links scheint das Ovarium in der Mitte ein wenig eingeschnürt (Taf. 28, Fig. 25 *or*). Nach vorn entsendet es eine ganze Anzahl längerer Zipfel, nach hinten deren weniger, die bei *Tetrabothrius macrocephalus* kürzer sind als bei *T. laccocephalus*, so daß die Lücke zwischen den beiden Ovarialflügeln hinten eine größere ist als vorn. Die Ausdehnung des Eierstockes in dorsoventraler Richtung ist eine geringe, vor allem ist dies bei dem Mittelstück der Fall. In bezug auf dieses kann ich die PINTNER'schen Beobachtungen, daß es nämlich in jungen Proglottiden Eizellen produziert, bestätigen, im Gegensatz zu LEUCKART, der es nur als einen leitenden Kanal zwischen den beiden Ovarialflügeln aufgefaßt wissen will, an den sich der Oviduct ansetzt. Wie bei den Hoden konnte ich auch hier eine epitheliale Hülle der Keimdrüse nicht feststellen, sondern in ältern Proglottiden eine feine strukturlose Membran, welche direkt ins Parenchym übergeht und sich von den Strängen der Parenchymzellen nicht unterscheidet.

Im Folgenden sei nun eine Darstellung der Eizellenentwicklung gegeben, wie ich sie bei *Tetrabothrius macrocephalus* beobachten konnte.

Theoretische Fragen wie die der Vererbung haben in neuerer Zeit dazu geführt, die Bildung der Eizellen bei einer Reihe von Tieren genauer zu studieren. Cestoden, die dafür weder besonders günstige Objekte darstellen, noch auch in dieser Beziehung bedeutenderes Interesse beanspruchen können, sind bei derartigen Untersuchungen bislang unberücksichtigt geblieben. Bisherige Studien haben ganz allgemein gezeigt, daß Eier aus kleinen dotterlosen Zellen hervorgehen, welche erst allmählich im Laufe der Entwicklung Nährmaterial in sich aufspeichern. Dabei gehen im Kerne wie im Plasma gleich große Veränderungen vor sich, wie es auch bei unsern Tieren deutlich erkannt werden kann.

Das Ovarium der Cestoden stellt bekanntlich eine bloße Zusammenhäufung von Keimzellen mitten im Parenchym dar. Der jugendliche Keimstock setzt sich aus Zellen zusammen, welche noch ganz den Habitus der Parenchymzellen haben, der sich besonders auch im Fehlen jeglicher Zellgrenzen offenbart, und nur durch ihre gedrängte Lage kenntlich sind. In einem Maschenwerk von spärlichem hellen Plasma liegen die Kerne, welche unregelmäßig verteilt kleine Chromatinklumpen in einer fein granulierten Grundmasse enthalten. Von ihnen gehen einzelne Plasmafortsätze aus, welche mit denen daneben liegender Zellen in Verbindung treten. Eine Zunahme der chromatischen Elemente in spätern Stadien läßt den Unterschied gegenüber den Parenchymzellkernen noch deutlicher hervortreten; sie erscheinen wesentlich dunkler gefärbt, haben bei einer Größe von 2,5—4,0  $\mu$  eine unregelmäßige Gestalt; bald sind sie lang gestreckt, bald kuglig, ja sogar kantig, werden aber noch in der oben geschilderten Weise von der dünnen Plasmasschicht umgeben (Taf. 29, Fig. 36). Die Vorgänge bei der Ausbildung der Parenchymzellen zu Keimzellen scheinen mir — das sei nebenbei gesagt — geeignet, bei der Frage der Beurteilung des Cestodenparenchyms die Auffassung zu stützen, daß nämlich die Umgrenzungen der Parenchymaschen plasmatisch sind und in jeder Masche von mehreren Zellen gebildet werden und nicht aus Intercellularsubstanz bestehen. Es verschwinden nämlich im Folgenden die Plasmabrücken zwischen den einzelnen Zellen und damit die Maschen dadurch immer mehr, daß der Plasmahof um die einzelnen Kerne sich vergrößert. Während so die Keimzellen sich abrunden und als solche deutlicher hervortreten, gehen auch Veränderungen im Kerne vor. Das Chromatin tritt jetzt neben den kleinern Brocken auch noch in größern Klumpen auf, deren Zahl eine verschiedene (2—5) ist (Taf. 29, Fig. 37—39). Die fein verteilten chromatischen Elemente verschwinden nun immer mehr, und zwar zuerst am Kernrande (Fig. 38), während das Plasma, das an Masse zugenommen hat, nun auch eine stärkere Färbbarkeit annimmt. Von den dunklen scharf umgrenzten Körperchen im Kerne verbleiben 1 oder 2 dort, während die andern offenbar in kleine dunkle Wölkchen sich auflösen, wie sie jetzt im Kerne oft auftreten (Taf. 29, Fig. 39, 40 *w*). Es findet also augenscheinlich eine Umlagerung des Chromatins statt, wobei ein Teil aus dem Kerne ausgestoßen wird, und zwar steht dies mit der Zunahme der Färbbarkeit des Plasmas in Zusammenhang. Besonders bei Safraninfärbungen zeigten sich deutlich „chromatische“ Brocken außerhalb

des Kernes (Fig. 37, 38 *ch*), in deren Umgebung das Plasma sich stärker färbte. Eine derartige Auswanderung chromatischer Elemente beobachtete auch SCHOCKAERT in Turbellarieneiern. Ebenso wie viele Andere berichtet z. B. CRAMPTON von Wölkchen dunkler sich färbender Körnchen am Keimbläschen, welche sich schließlich über die ganze Eizelle zerstreuten und bei der Bildung des Dotters von wesentlicher Bedeutung waren. Dies würde gut mit den von mir beobachteten folgenden Stadien übereinstimmen, wo eine bedeutende Vergrößerung der Zellen stattfindet, die sich, soweit dies bei den dicht gedrängten Keimzellen möglich ist, der Kugelgestalt nähern. Das zuletzt dunklere Plasma lockert sich jetzt auf, es erscheint heller und zeigt eine feine Granulation (Taf. 29, Fig. 41). Von den stark gefärbten Klumpen im Innern des Kernes erweist sich der eine als Nucleolus (*n*), während das übrig gebliebene Chromatin in äußerst feiner Verteilung erscheint (Taf. 29, Fig. 41). Infolgedessen, zumal da er auch eine Vergrößerung erfährt, nimmt der Kern jetzt Bläschenform an, so daß er sich gegen das dunklere Plasma scharf abhebt und damit sich dem Aussehen des Keimbläschens nähert. Auf diesem Stadium haben die Kerne eine Größe von 7,0—9,5  $\mu$ , die Zellen eine solche von 12—14  $\mu$ . Hier möchte ich noch bemerken, daß ich Teilungen im Ovarium überhaupt nicht beobachtet habe. Auch die von FUHRMANN gemachten Beobachtungen, wonach die Enden der Ovarialzipfel von einer kompakten Plasmamasse mit eingestreuten Kernen erfüllt sind, von wo aus nach der Mitte des Ovariums durch einfache Loslösung die Neubildung von Eizellen erfolgt, kann ich nicht bestätigen. Ich habe nur gefunden, daß die am Rande des Eierstockes gelegenen Zellen gegenüber jenen in der Mitte wenig, aber nur wenig in der Entwicklung zurück waren. Nun beginnt die Bildung eines sehr eigenartigen Bestandteiles der reifen Eizelle, des Dotterkernes.

Mit dem Namen Dotterkern werden nach Bau und Leistung recht verschiedene Gebilde bezeichnet. Einmal sind es kuglige Gebilde, welche mit dem Centrosoma im Zusammenhange stehen. Sie besitzen radiären Bau, und von ihnen geht oftmals eine Strahlung ins Plasma aus, sie stellen also offenbar Attraktionssphären dar. Diese Gebilde sind unter anderm von MERTENS sowie VAN DER STRICHT und GURWITSCH bei verschiedenen Tieren geschildert worden. Andererseits werden unter dem gleichen Namen homogene bis feinkörnige Kugeln beschrieben, welche eine konzentrische Schichtung um ein mittleres Korn aufweisen. Für diese, die in der Regel nur in der

Einzahl in Eiern vorhanden sind, sollte die Bezeichnung Dotterkern aus historischen und morphologischen Gründen reserviert bleiben. Sie haben ihre typische Ausbildung im Spinnenei (*Tegevaria*; VAN DER STRICHT, BALBIANI), wo sie auch zuerst entdeckt wurden. Noch eine dritte Art von Gebilden wird als Dotterkern bezeichnet, so z. B. bei *Pholeus* von VAN BAMBECKE, welche indessen auch in der Mehrzahl in jeder Zelle vorhanden in einzelne Schollen sich auflösen, also offenbar nur als konzentriertes Dottermaterial aufzufassen sind. Etwas derartiges ist bei *Taenia serrata* von v. JANICKI beschrieben worden. Ich dagegen konnte neben den als einzelne Schollen im Plasma verteilten Dotterelementen bei *Tetrabothrius* einen typischen Dotterkern zweiter Art konstatieren. Die Bildung der Dotterschollen hängt offenbar mit dem aus dem Kern austretenden Chromatin zusammen, wohingegen zum Dotterkern der Nucleolus Beziehungen zu haben scheint. Wir sahen, wie das Chromatin als kleines Wölkchen neben dem großen Nucleolus sich befindet, ihm sogar manchmal direkt aufsitzt (Taf. 29, Fig. 42 *ch, n*). Dieser ist jetzt sehr in die Augen fallend und scheint im Folgenden eine hervorragende Rolle zu spielen. Bei sehr starker Färbbarkeit und scharfer Begrenzung nimmt er die verschiedensten Gestalten an; bald ist er rundlich, bald eckig, bald wie ein Keil in eine Spitze ausgezogen, bald gar verästelt. So verbinden ihn sehr feine, nur schwer färbbare Stränge, die sich an seinen Ecken anheften, mit der Kernoberfläche; dabei ist seine Lage eine überaus wechselnde (Taf. 29, Fig. 43), oft liegt er am Rande, ja über den Rand des Kernes hinaus (Taf. 29, Fig. 43—45). Während dieser Vorgänge im Kerne erscheint im Plasma in seiner Nähe der Dotterkern, und zwar gleich in beträchtlicher Größe, ein kugliges anfangs  $3,5 \mu$  großes Gebilde von homogener Konsistenz, das im Zentrum ein stark tingierbares Körperchen enthält, welches letzteres bezüglich seiner Färbbarkeit völlig mit dem Nucleolus übereinstimmt. Daraus sowohl wie aus der Lage des jungen Dotterkernes am Kernrande unmittelbar neben dem Nucleolus (Taf. 29, Fig. 46) und der Ausstoßung eines Nucleolusteiles (Fig. 43, 44) schließe ich, daß besonders die Nucleolarsubstanz an der Bildung des Dotterkernes beteiligt ist; denkbar wäre, daß das Zentralkorn ein Stück des Kernkörperchens ist, um welches sich die homogene Schicht, die an Stärke stets zunimmt, aus dem Plasma bildet (Fig. 46, 47, 48). Schließlich löst sich das Zentralkorn erst in wenige größere Stücke (Fig. 49, 50), später noch weiter auf, so daß man bei den zur Befruchtung reifen Eizellen die Mitte des Dotterkernes von

einer ganzen Anzahl jetzt stark lichtbrechender Körnchen erfüllt sieht (Fig. 51, 52 *lk*). Ganz ähnliche Dotterkerne, welche mit der Entwicklung der Eier an Größe zunehmen, hat Mertens von Säugetier- und Vogeleiern beschrieben. Sie sind nucleolären Ursprungs und färben sich wie die von mir beobachteten in ihrer Jugend stark mit Safranin. Während der Bildung des Dotterkernes nimmt der Nucleolus runde Gestalt an, er kehrt in ein Ruhestadium zurück. Das Chromatin ist im Kerne sehr spärlich und fein verteilt, so daß man von einem Gerüst nicht reden kann. Er hat jetzt die typische Gestalt des Keimbläschens. Das Plasma ist, wie schon oben erwähnt, reichlich mit Dotterschollen erfüllt (Fig. 51, 52 *ds*). So ist die Zelle zum Verlassen des Ovariums reif. Sie hat eine Größe bis zu 20  $\mu$ , der Kern, meist etwas lang gestreckt, mißt 10  $\mu$ , der Dotterkern etwa 7  $\mu$ . Bei den beiden andern Arten sind die Eizellen, welche in gleicher Weise einen Dotterkern enthalten — vielleicht kommt ein solcher allen Arten der Gattung zu —, etwas kleiner. Ihre Größe beträgt 18  $\mu$  bei *Tetrabothrius laccocephalus*, 16  $\mu$  bei *T. procerus*.

An das Mittelstück des Ovariums schließt sich der Oviduct an, und zwar beginnt er mit einem trichterförmigen Teile, dessen Wand mit Ringmuskeln versehen ist, also einem Schluckapparat (Taf. 28, Fig. 25 *sa*). Hinter der engsten Stelle dieses wird das Lumen des Ganges wieder größer, er führt in eine sackförmige Erweiterung (*ord'*), deren Wandung mehrfach gefaltet ist. In diese mündet bald daneben die Vagina ein, so daß also hier Spermatozoen und Eier zusammentreffen. Freilich konnte ich über die Befruchtung keine Beobachtungen machen, denn ich fand den ganzen Oviduct stets völlig leer; er entleerte sich offenbar bei der Konservierung der Tiere. Aus der sackförmigen Erweiterung tritt nach hinten zu der Oviduct wieder aus und verläuft unter Bildung mannigfaltiger Windungen und Schlingen nach der etwa in der Mitte des Parenchyms gelegenen Schalendrüse. Der Verlauf ist hier individuellen Schwankungen unterworfen; so sah ich die sackförmige Erweiterung und den aus ihr entspringenden Teil des Oviducts bald rechts von der Mündung der Vagina und des Schluckapparats, bald links davon liegen (Taf. 28, Fig. 25). Was nun die Struktur des Oviducts anlangt, so besteht seine Wandung aus einem Epithel, welches einer deutlichen Basalmembran aufsitzt. Einen Besatz des Epithels mit Cilien, wie es z. B. für *Tetrabothrius torulosus* von FUHRMANN angegeben wird, konnte ich hier nicht beobachten. Die den Eierstock begrenzende feine Hülle — und das ist eine Stütze für die Ansicht



vom Fehlen einer epithelialen Ovarialbekleidung — geht im Schluckapparat in die Basalmembran über, die hier eine besonders starke Ausbildung hat. Sie ist cuticulaähnlich und zeigt doppelte Konturen. Nach dem Lumen des Ganges zu sitzen hier dieser Membran die kubischen Epithelzellen auf. In der sackförmigen Erweiterung indessen sowie im anschließenden Oviduct ist die Basalmembran dünner, und die einzelnen Epithelzellen liegen nicht mehr so regelmäßig nebeneinander, daß sie eine glatte Oberfläche im Lumen des Kanals bilden, sondern sie erscheinen in dieses mannigfach vorgebuckelt.

Die Vagina mündet von der Dorsalseite her bei *Tetrabothrius laccocephalus* auf der Genitalpapille unmittelbar neben dem männlichen Cloakenkanal in die Genitalcloake. Bei *Tetrabothrius macrocephalus* liegt diese Mündung an der Basis der Papille, auch bei *T. procerus* ist ein größerer Zwischenraum zwischen den beiden Öffnungen der Geschlechtsgänge (Taf. 28, Fig. 27; Fig. F—H *vg*). Bei *T. laccocephalus* verläuft die Vagina von ihrer Mündung anfangs parallel zum männlichen Cloakenkanal, dann in einem großen Bogen zwischen der starken Genitalcloakenmuskulatur hindurch nach der Ventralseite. Sodann wendet sie sich etwas dorsalwärts nach hinten (Taf. 28, Fig. 25) und dringt ventral vom Vas deferens zwischen den Gefäßen hindurch in die Marksicht des Parenchyms ein. Bedeutend erweitert, wird sie von den Schlingen des Vas deferens wiederum nach der Ventralseite verdrängt (Taf. 28, Fig. 25, 27 *vg'*). Von hier zieht sie im allgemeinen ein wenig nach vorn, gleichzeitig sich abermals dorsalwärts wendend passiert sie den ventral gelegenen Keimstock und Uterus. Hier findet ihr erweiterter Teil durch eine Art Verschlößapparat sein Ende (Taf. 28, Fig. 25 *vg''*). Er geht plötzlich in einen engen Kanal über, der nach hinten zieht und in der medianen Lücke zwischen den hintern Ovarialflügeln in den sackförmigen Teil des Oviducts sich öffnet (Taf. 28, Fig. 25 *ovd'*). Die Struktur der Vagina ist nicht im ganzen Verlaufe eine gleiche, besonders durch die sie begleitende Muskulatur ist sie recht kompliziert. Ihr äußerster Teil innerhalb der Genitalcloakenmuskulatur ist von einer homogenen Cuticularschicht ausgekleidet, auf welche eine Lage feiner Längsmuskeln folgt, die wiederum von Ringfasern umschlossen sind. Indessen ist hier diese Vaginalmuskulatur, offenbar wegen der umgebenden zur Genitalcloake gehörigen, die schwächste des ganzen Verlaufes. Weiter nach innen — bei *Tetrabothrius procerus* auch schon im äußersten Teile — finden sich Cilien in der

Wand, deren freie Enden ich stets nach außen gerichtet sah. Diese sind in dem erweiterten Teile besonders deutlich zu erkennen (Taf. 28, Fig. 27 *vg'*), den man wohl als *Receptaculum seminis* auffassen könnte. Indessen ist ein solches sonst bei Cestoden stets durch schwächere Muskulatur und Fehlen der Bewimperung ausgezeichnet, was hier nicht der Fall ist. Auf günstigen Schnitten ließen sich sogar die Basalknöpfchen der Cilien als feinpunktierte Linie erkennen, was wegen der hier besonders starken Muskulatur schwierig ist. Diese besteht hier nicht mehr aus deutlichen Ring- und Längsfaserschichten, sondern ist ein dichtes Fasergeflecht, an welches sich nach außen eine Lage zahlreicher Kerne anschließt, die offenbar zu den Myoblasten der Muskelfasern gehören. Dieser starke Muskelbelag hört mit dem erweiterten Teile der Vagina auf, der letzte enge Abschnitt zeigt nur noch deutliche Ringfasern.

Auf der Ventralseite, zum größten Teile die vordere Lücke zwischen den beiden Hälften des Ovariums ausfüllend, liegt der Dotterstock unmittelbar an der Transversalmuskulatur (Taf. 28, Fig. 25 *dst*). Er ist im Gegensatz zum Ovarium ein kompaktes rundliches Organ, das vorn oft eine schwache Einkerbung zeigt. Auch ihm kommt wie dem Eierstock eine epitheliale Umhüllung nicht zu.

Die Dotterstöcke der Cestoden werden allgemein als abgetrennte Teile der Ovarien angesehen, die Dotterzellen sind danach als abortive Eizellen aufzufassen. Sie haben von den Eigenschaften dieser nur die eine behalten, während ihrer Entwicklung Dotter produzieren und in sich aufspeichern zu können. Diese weist daher mit der der Eizellen manche Ähnlichkeit auf. Die Dotterzellen haben im Anfange ihrer Entwicklung, wie wir es von den Eizellen sahen, Parenchymzellencharakter. Sie liegen dicht gedrängt, und ihre Kerne sind wenig größer als die umliegenden Parenchymzellenkerne. Nur wenig im Gegensatz zu den jungen Eizellen dunkler gefärbtes, fein granuliertes Plasma umgibt den Kern, der von gröbern Chromatinklumpen erfüllt ist (Taf. 29, Fig. 53). Auf diesem Stadium konnte ich öfter Bilder wie Fig. 54—56 sehen, welche zeigen, daß auch hier, wie es CHILD in den Keimdrüsen von *Moniezia* nachgewiesen hat, amitotische Kernteilungen stattfinden. Während nun das Plasma der Zellen sich vergrößert und dabei heller wird, kann man im Kerne das Chromatin vorwiegend als einzelne Brocken an der Oberfläche liegend beobachten (Taf. 29, Fig. 57, 58). Nun sieht man im Plasma vom Kerne aus, der seine rundliche Gestalt verloren hat und vielfach scharfe Ecken zeigt, in denen sich das Chromatin

angehäuft hat, vornehmlich von diesen Ecken aus bei verschiedenen Färbungen mehr oder weniger dunkle Stränge ausstrahlen (Taf. 29, Fig. 59—61 *st*). In ganz ähnlicher Weise fand LUBOSCH im jugendlichen *Petromyzon*-Ei das Chromatin an der Oberfläche des Kernes, und auch hier strahlten dunklere Stränge ins Plasma aus. In ähnlicher Weise schildert auch VAN BAMBECKE im Spinnenei Ausstrahlungen vom Kerne nach den Dotteranhäufungen. Und in der Tat stehen sie auch in unserm Falle mit der Dotterbildung im Zusammenhang. In den dunklen Plasmastreifen erkennt man nämlich dunkle Granula (Taf. 29, Fig. 59—61), chromatische Elemente, welche offenbar von der Kernoberfläche her ins Plasma wandern. Bilder wie Fig. 62—67 zeigen deutlich selbst große Chromatinbrocken im Plasma, welche bei der nun folgenden Bildung der Dotterkugeln eine Rolle spielen. Es bilden sich jetzt nämlich 1—2 große Vacuolen im Plasma (*va*), gleichzeitig entstehen zwischen den oben beschriebenen Strängen (Taf. 29, Fig. 68, 69) große Dotterkugeln (*dk*), so daß das Chromatin ihnen außen aufliegt (Taf. 29, Fig. 62, 63). Die Dotterkugeln, welche größer sind als jene Dotterschollen in den Eizellen, nehmen an Zahl stark zu, so daß sie den Kern bisweilen ganz an die Seite der Zelle drängen (Taf. 29, Fig. 70, 71). Während der Dotterbildung hat der Kern seine eckige Gestalt behalten, er verliert sie auch in reifen Dotterzellen nur wenig. Dann ist er von einer fast gleichmäßigen, fein granulierten Masse erfüllt (Taf. 29, Fig. 72, 73), nur an der Oberfläche zeigt er noch einige größere Chromatinklumpen. Die reifen Dotterzellen haben eine Größe von etwa 8  $\mu$ , ihr Kern eine solche von 3,5  $\mu$ ; bei *Tetrabothrius laccocephalus* sind sie 7,2  $\mu$ , bei *Tetrabothrius procerus* 5,5  $\mu$  groß. Die geschilderten Vorgänge in den Dotterzellen erinnern lebhaft an solche, welche in Drüsenzellen stattfinden. Wenn man bedenkt, daß die Dotterzellen die Aufgabe haben, den Dotter in sich zu bilden und aufzuspeichern, um ihn dann an die Eizelle abzugeben, so wird der Vergleich mit einer Drüsenzelle und deren Secret nicht schwer fallen. Und in der Tat spielen sich da Vorgänge ab, welche mit den oben geschilderten gut übereinstimmen. In Speicheldrüsen hat GARNIER die Abgabe von Chromatin, welches verfettete, MÜLLER während des Entstehens des Secrets den Austritt von stark färbbaren Körnern aus dem Kern gesehen. Während MATHEWS direkt das Entstehen von Zymogenkörnern in den Pancreaszellen aus Chromatinkörnchen schildert, glaubt GALEOTTI diese Körnchen als Teile des Nucleolus auffassen zu müssen. Auch VIGIER schildert in den Drüsen der Haut des

Tritonschwanzes das Auswandern von Nucleolusstückchen aus dem Kern. Nach alledem ist es als sehr wahrscheinlich zu betrachten, daß bei der Produktion besonderer Substanzen wie bei unsern Dotterzellen des Dotters, welche zur Abgabe bestimmt sind, aus dem Kern ausgewandertes Chromatin eine Hauptrolle spielt.

Auf der Ventralseite tritt aus dem Dotterstock der sehr enge Dottergang heraus (Taf. 28, Fig. 25 *dg*). Er setzt sich nicht direkt an die Begrenzung desselben an, sondern scheint ein Stück weit in ihn hineinzuragen, wo er trichterförmig sich erweitert. Kleine kubische Zellen bilden in jungen Gliedern seine Wandung, erscheinen jedoch später etwas abgeflacht. Im geradem Verlaufe zieht er ventral vom Ovarium nach hinten bis in die Höhe der Oviductschlingen, wo er nach der Dorsalseite umbiegt, um sich mit dem Eileiter zu vereinigen.

Unmittelbar hinter dieser Stelle befindet sich die Schalendrüse. Der Oviduct zeigt hier eine etwas veränderte Struktur, seine Epithelzellen sind granuliert und besonders an der nach dem Lumen zu gerichteten Seite dunkler gefärbt (Taf. 28, Fig. 28); sie heben sich von dem umgebenden feinmaschigen Parenchym scharf ab. Auch dieses zeigt sich in den an die Schalendrüse anstoßenden Partien abweichend gefärbt.

Von der Schalendrüse aus führt ein enger als Uteringang bezeichneter Kanal oftmals geschlängelt nach vorn, wo er von der Ventralseite her in den Mittelteil des Uterus mündet (Taf. 28, Fig. 25 *utj*).

Der Uterus ist in jungen Proglottiden ein einfacher Schlauch, welcher in sanftem nach hinten offenem Bogen quer durch die Proglottis verläuft. Während sein Mittelteil ganz dorsal etwa in der Höhe des vordern Randes der Genitalcloake liegt, verlaufen die beiden Enden bis hinter diese und nach der Ventralseite zu, die rechte Hälfte zwischen Ovar und Vagina hindurch (Taf. 28, Fig. 25 *ut*). In ältern Gliedern tritt infolge seiner Füllung mit Eiern eine Erweiterung des Uterus ein, und zwar dehnt er sich einerseits in der Dorsoventralrichtung, andererseits stülpen sich nach vorn und hinten mannigfache Zipfel aus, so daß er schließlich nach Degeneration der andern Geschlechtsorgane als gelapptes Organ fast die ganze Markschrift erfüllt (Fig. J). Die Wand des Uterus besteht in jungen Gliedern aus einem Epithel von blasig aufgetriebenen Zellen (Taf. 28, Fig. 29). Diese platten sich bei seiner Erweiterung zu einer dünnen Schicht ab, in welcher die Zellkerne als dunkle

flache Körper noch erkennbar sind (Taf. 28, Fig. 30). Deshalb glaube ich nicht, daß, wie es FUHRMANN für *Tetrabothrius torulosus* angibt, eine Abstoßung der Epithelzellen stattfindet, welche vielleicht bei der Ernährung oder Hüllenbildung der Eier Verwendung finden sollen.

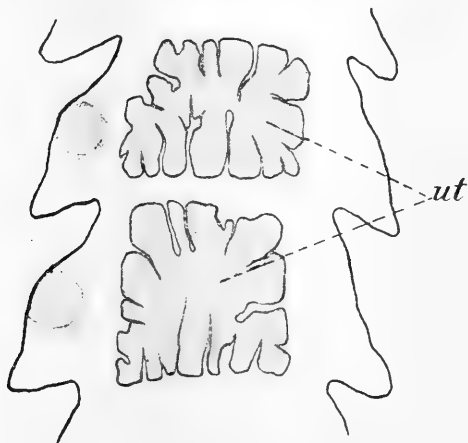


Fig. J.

Im Anschluß hieran möchte ich noch einen an Kernen reichen Zellenstrang erwähnen, der sich von der Dorsalseite der vordersten Stelle des Uterus zwischen der Transversal- und Longitudinalmuskulatur hindurch bis an die Cuticula hin erstreckt (Taf. 28, Fig. 31 *dzst.*). Ich fand ihn regelmäßig bei *Tetrabothrius laccocephalus*, aber auch bei *T. macrocephalus*, wo er den bisherigen Autoren entgangen ist. Bei *T. procerus* dagegen konnte ich diese Bildung nie bemerken. Welche Bedeutung diesem Zellenstrang zukommt, ist mir ungewiß, da aus seiner Struktur kein bestimmter Schluß zu ziehen ist. Vielleicht kann man ihn für das Rudiment einer ehemaligen Mündung des Uterus nach außen halten, da ja nach SPENGLER'S Auffassung das Fehlen einer Uterusöffnung bei Cestoden nichts Ursprüngliches, vielmehr durch Verlust einer solchen zu erklären ist. Die Bildung oder auch nur Andeutung eines Lumens in dem dorsalen Zellenstrange konnte ich nie bemerken.

Die Genitalcloake stellt vor Eintritt der Geschlechtsreife eine geräumige Höhle dar, welche durch mehrfache Falten ihrer Wand eine komplizierte Gestalt annimmt. Sie wird in gleicher Weise wie die Körperoberfläche von einer Cuticula ausgekleidet, welcher auch

Subcuticularmuskeln angelagert sind. Allerdings konnte ich nur Längsfasern wahrnehmen, und auch diese zahlreicher nur an zwei Stellen. Eine starke Muskulatur verleiht der Genitalcloake, namentlich ihrem innern Teile, wie dies schon öfter betont wurde, eine gewisse Saugnapffählichkeit. Später verliert sie ihre Geräumigkeit dadurch, daß von der Dorsalseite her bei *Tetrabothrius laccocephalus* eine mäßig große Papille mit den Mündungen der männlichen und weiblichen Geschlechtsöffnung hineinragt, — bei *T. macrocephalus* mündet, wie schon oben erwähnt, nur der männliche Cloakenkanal auf einer solchen, bei *T. procerus* fehlt sie völlig (Fig. F—H) —, hauptsächlich aber weil sich die der Proglottidenmitte zu gelegene Wand wegen der dahinter liegenden, die Vagina umgebenden mächtigen Muskulatur in sie vorwölbt (Taf. 28, Fig. 27). Dadurch wird ihr innerster Teil zu einem sich von außen nach innen etwas gegen die Ventralseite hin erstreckenden Spalt verengert, der sich an seinem innern Ende durch eine kleine vorspringende Falte in zwei Teile gabelt. Am Eingang in die Genitalcloake springen einige Falten individuell etwas wechselnder Form vor, in welche sich das außerhalb der äußern Längsmuskelbündel gelegene Parenchym hinein fortsetzt. An ihnen inserieren sich einige schwache Transversalfasern (Taf. 28, Fig. 27 *trf'*), die nur ein Stück weit außerhalb der Longitudinalmuskeln zu verfolgen sind. Auf diese weniger regelmäßig auftretenden folgt dorsal stets eine Falte, die unmittelbar an die Genitalpapille angrenzt, während die ventral gegenüberliegende größere sich bis in die Tiefe des nach innen verlaufenden Spaltes erstreckt. An den letztgenannten dorsalen Vorsprung setzt sich ein starkes Bündel von Muskelfasern an (*trf''*), welches vielleicht eine Fortsetzung der dorsalen Transversalmuskelschicht darstellt. Sie dürften dazu dienen, bei der Begattung durch ihre Kontraktion die Falte einzuziehen und so die danebengelegene Genitalpapille freizulegen. Sagittalschnitte zeigen außerdem in dem äußern faltenreichen Teile Radiär- und Ringfasern, welche letztere ventral vorn und hinten verstärkt erscheinen (Taf. 28, Fig. 32 *rf*, *rm*), sie können den Cloakeneingang öffnen und schließen. Auf der Dorsalseite zwischen der Genitalpapille und der nach außen anliegenden Falte ist die Cuticula stets stark ausgebildet und zeigt starke Subcuticularmuskeln (Taf. 28, Fig. 27 *skl'*). Ein gleiches ist der Fall im innersten Teile der Genitalcloake (*skl''*). Diese beiden Stellen der Oberfläche dürften bei der Begattung, wenn die Genitalpapille aus der Cloake hinausgedrückt wird, zu beiden Seiten der Papille von

ihrer Spitze gleichweit entfernt sein. Die starke Cuticula und die Subcuticularmuskeln geben vielleicht der ausgestülpten Papille eine größere Festigkeit. Die Muskulatur des innersten Teiles der Genitalcloake ist eine so komplizierte, daß nur schwer eine Darstellung und richtige Auffassung ihrer Bedeutung möglich ist. Wiederum kann man Radiär- und Ringfasern unterscheiden, welche beide im einzelnen einen recht mannigfaltigen Verlauf zeigen. Sagittalschnitte, welche gerade die Genitalpapille treffen (Taf. 28, Fig. 33), lassen außer den Ringfasern um beide Genitalgänge (*rm'*) vor allem vorn und hinten Muskeln erkennen, welche an der Cuticula ansetzend im Halbkreise verlaufen (*hkr*) und durch ihre Kontraktion offenbar eine Erweiterung der Cloake und damit wieder ein freieres Hervortreten der Genitalpapille ermöglichen. Auf der Ventral- wie auf der Dorsalseite an der Stelle der Cuticularmuskeln (*skl'*) finden sich rechtwinklig an die Cuticula ansetzend Radiärfasern, zwischen denen in großem Bogen Ringmuskeln hindurchziehen (Taf. 28, Fig. 33 *rm*). Umzog auf der Genitalpapille die Ringmuskulatur noch Vagina und männlichen Cloakenkanal, so durchbricht letzterer, sich von der Genitalcloake entfernend, diese bald, nur die Vagina wird noch auf ihrem Verlaufe von den Ringfasern umschlossen (Taf. 28, Fig. 34 *rm*), deren äußerste sich noch an der Cloakenwand inserieren. Erst in der Gegend des Ursprunges des männlichen Cloakenkanals finden sich außerdem noch Ringmuskeln, welche diesen mit einschließen (Taf. 28, Fig. 35 *rm'*). Die innerste spaltförmige Stelle der Genitalcloake zeigt wiederum auf der Ventralseite zahlreiche Radiärfasern (Taf. 28, Fig. 34 *rf*) welche sich kreuzend nach innen und außen gebogen verlaufen (Taf. 28, Fig. 27 *rf*), während am Vorder- und Hinterrande sich Muskeln befinden, welche sich mit ihren Enden dorsal und ventral anheftend fast einen Kreis beschreiben (Taf. 28, Fig. 34 *hkr*). Schließlich sind noch Fasern zu nennen, die ventral von der muskelumschlossenen Vagina an die Cuticula ansetzen und ihr parallel von außen nach innen verlaufen (Taf. 28, Fig. 27 *pk*). Ihre Kontraktion muß ein freieres Hervortreten der Genitalpapille bewirken.

### Das Excretionssystem.

Im Excretionssystem konnte ich bei den 3 untersuchten Arten einige Unterschiede finden.

Die Flimmertrichter, welche bei Eisenhämatoxylinfärbungen besonders deutlich hervortreten, sind im Außen- wie Innenparenchym

der Proglottiden annähernd gleichmäßig verteilt, doch erscheinen sie zahlreicher in den nach hinten überhängenden Hinterrändern der Glieder. Im Kopfe dagegen ist im Gegensatz zu den meisten Bandwürmern, speziell den Tänien, wo sie hier in größerer Menge auftreten, der vorderste Teil von Wimperflammen und Capillaren frei. Nur spärlich finden sie sich an den Seiten zwischen den ohrförmigen Anhängen. Erst im hintern Teile des Scolex treten sie auch mitten im Parenchym zwischen den Bothridien auf. Zahlreich sind sie wiederum in den den hintern Rändern der Saugnäpfe angelagerten Parenchymwülsten vorhanden.

Die Hauptlängsstämme verlaufen an den Seitenrändern der Proglottiden und bilden hier die lateralen Begrenzungen des Innenparenchyms (Taf. 26, Fig. 11; Taf. 28, Fig. 25, 26, 27 *vgl. dlg*). An den hintern Enden der einzelnen Glieder sind die ventralen Stämme stets durch eine Queranastomose miteinander verbunden (Taf. 28, Fig. 25, 26 *gk*). In diese sowohl wie in die Längsstämme selbst münden die Capillaren ein. Der Hals ist von solchen Anastomosen frei, ihre Bildung erfolgt erst ein ganzes Stück dahinter in einer Gegend, wo die Segmentierung schon deutlich fortgeschritten ist. Was die Entstehung dieser Commissuren anlangt, worüber ich in der Literatur Angaben nicht finden konnte, so sah ich sie als Ausstülpungen der Längsgefäße gleichzeitig von beiden Seiten her sich bilden. Sonst sind Verzweigungen der Gefäße in den Proglottiden sehr selten. Nur einmal konnte ich eine Inselbildung in einer Queranastomose bei *Tetrabothrius laccocephalus* beobachten.

Die ventralen Gefäße sind im allgemeinen bedeutend weiter als die dorsalen, ein Unterschied, der sich beim Übertritte aus dem Kopfe in den Hals zuerst schwach bemerkbar macht, sich nach hinten zu aber vergrößert. Doch verhalten sich hierin die 3 Arten verschieden. Bei *Tetrabothrius macrocephalus* bleibt dieser Unterschied in jedem Gliede ziemlich konstant. Bei *T. laccocephalus* dagegen hat das dorsale Gefäß meist eine wechselnde Stärke. Es zeigt sich an den Proglottidengrenzen, den Stellen der ventralen Gefäßcommissuren, bedeutend eingengt (Taf. 27, Fig. 21; Taf. 28, Fig. 25, 26). Aber auch von den ventralen Gefäßen zeigt das rechte Schwankungen in seiner Weite. Stets in der Gliedmitte, wo Vas deferens und Vagina vorbeiziehen, hat es eine Strecke weit ein bedeutend engeres Lumen, so daß hier dorsales und ventrales Gefäß etwa gleichweit erscheinen (Taf. 27, Fig. 21; Taf. 28, Fig. 25, 26). Bei *Tetrabothrius procerus* sind die Gefäße verhältnismäßig viel weiter als bei den



beiden andern Arten. Außerdem zeigt das dorsale, auch hier das engere Gefäß, nicht stets dieselbe seitliche Lage wie das ventrale, sondern ist meist ein wenig nach der Mitte zu verlagert.

Die Gefäße werden innen von einer feinen Cuticula ausgekleidet, welche des öftern Ringfalten aufweist, die bei oberflächlicher Betrachtung leicht für Muskelfasern gehalten werden können. An sie schließt sich eine Lage feinkörnigen Plasmas an, in welchem Muskelfasern eingebettet liegen (Taf. 27, Fig. 24; Taf. 28, Fig. 27). In den Anastomosen konnte ich bemerken, wie diese Schicht in deutliche Zellenkörper mit wenigem körnigen Plasma übergeht (Taf. 27, Fig. 23), welche in Abständen das Gefäß begleiten, das Epithel der Gefäße. Die Zellen, die gegen das Parenchym deutlich abgesetzt sind und Kerne enthalten, die gegen Parenchymzellenkerne keine Unterschiede zeigen, färbten sich in den der Cuticula anliegenden Teilen dunkler als in den größern den Kern enthaltenden (Taf. 27, Fig. 23).

Die schon oben erwähnte Muskelbekleidung der Gefäße bedeutet eine Abweichung gegen andere Cestoden und ist für unser ganzes Genus charakteristisch. Sie erscheint an den dorsalen Gefäßen stets stärker als an den ventralen und setzt sich der Hauptsache nach aus Längsfasern zusammen (Taf. 27, Fig. 24 *lf*; Taf. 26, Fig. 11; Taf. 28, Fig. 27), aber auch Ringmuskeln kommen vor. Nur den Gefäßcommissuren und den noch zu beschreibenden Kopfgefäßen fehlen kontraktile Fasern. Ist diese Gefäßmuskulatur schon bei *Tetrabothrius macrocephalus* eine starke, so wird diese Species noch von *T. laccocephalus* übertroffen. Hier treten an den engen Stellen der dorsalen Gefäße noch Ringmuskeln auf, welche die Längsfasern umschließen (Taf. 27, Fig. 24; Taf. 26, Fig. 11 *rmf*). Offenbar ist die Einengung der Gefäße diesen Ringfasern zuzuschreiben. Dadurch würden dann alle Längsmuskeln, die in den Proglottidenmitten auf auf eine größere Fläche der Gefäßwand verteilt sind, an den Grenzen auf einen engeren Raum zusammengedrängt, so daß hier der Unterschied in der ventralen und dorsalen Gefäßmuskulatur besonders stark ist (Taf. 27, Fig. 24). Ich halte es für wahrscheinlich, daß diesen Ringfasern die Rolle zufällt, bei der Loslösung von Gliedern das Gefäß an der Trennungsstelle ganz zu schließen. Es wäre dies verständlich, wenn am Hinterende in der ältesten Proglottis nur die ventralen Gefäße nach außen mündeten, wie das ja von einigen Cestoden bekannt ist. Dann wäre das dorsale Gefäß der aufsteigende, das ventrale der absteigende Schenkel desselben Gefäßstammes, wo-

für übrigens auch ihr Verhalten im Kopfe spricht, und damit das Excretionssystem unserer Gattung direkt dem der Trematoden zu vergleichen. Leider fehlten bei meinem Material älteste Endproglottiden, so daß diese Frage nicht zu entscheiden ist. Auch bei den andern Autoren der Gattung konnte ich Angaben hierüber nicht finden. Es wäre das Verhalten des Excretionssystems in der Endproglottis gerade hier von einigem Interesse zur Beurteilung der Frage von der Mono- oder Polyzootie des Bandwurmkörpers.

Der Verlauf der Hauptstämme im Kopfe (Taf. 27, Fig. 19) zeichnet sich durch besondere Einfachheit aus, insofern als die dorsalen Stämme nur unter Bildung zweier Schlingen in die ventralen übergehen. Von diesem einfachsten bei einigen Onchobothriiden und *Tetrabothrium crispum* verwirklichten Typus weicht unser Genus nur durch Bildung einiger im Verhältnis zur Gefäßweite feiner Commissuren ab, deren Zahl und Lage nicht einmal genau konstant ist (Taf. 27, Fig. 19 *ga*). Die dorsalen Gefäße nähern sich bei ihrem Übertritte aus dem Halse in den Kopf in dessen hinterm Teile der Mittellinie desselben und steigen hier, indem sie vor der Stelle der medianen Lücke zwischen den Bothridien bei *Tetrabothrius laccocephalus* ein wenig auseinanderweichen, direkt bis in die Nähe des Scheitels empor, um hier nach rechts und links umzubiegen, dann unter Bildung je eines nach den Seiten zu konvexen Bogens auf die Ventralseite zu gelangen und sich der Medianlinie wieder zu nähern. Damit sind die dorsalen Gefäße in die ventralen übergegangen. Diese laufen jenen parallel nach hinten. In der Nähe der Saugnapfmitten etwa treten sich alle Gefäße besonders nahe, und hier werden die beiden dorsalen sowohl wie die beiden ventralen durch feine Commissuren verbunden. Eine Kommunikation dorsaler mit ventralen Gefäßen konnte ich weder bei *Tetrabothrius laccocephalus* noch bei *T. procerus* bemerken, wohl aber bei *T. macrocephalus*. Letztere Art neigt im allgemeinen im Kopfe mehr zur Bildung von Anastomosen. Bei *T. procerus* konnte ich außerdem eine enge Commissur der ventralen Gefäße in der Nähe des Scheitels beobachten. Ob diese jedoch konstant ist, kann ich nicht entscheiden, da ich nur über eine Schnittserie durch den Scolex verfüge. Die ventralen Gefäße verlassen vor den dorsalen die Mitte des Kopfes, wenden sich nach rechts und links und steigen bis zwischen die ohrförmigen Anhänge empor. Dort biegen sie um und laufen, indem sie etwas erweitert mannigfaltige Schleifen und Schlingen bilden (Fig. E *sgs*), die öfter miteinander anastomosieren, nach dem Hinterrande des

Kopfes zu, wo sie sich wieder den dorsalen Gefäßen nähern, um parallel zu ihnen in den Hals einzutreten. Die letzterwähnten lateralen Gefäßschlingen im Kopfe ziehen bei *Tetrabothrius procerus* nicht soweit nach vorn wie bei *T. laccocephalus*, sie erreichen hier die Hinterränder der ohrförmigen Anhänge nicht. Erst im Halse beginnt der Unterschied in der Weite und Muskulatur der dorsalen und ventralen Gefäße allmählich bemerkbar zu werden.

### Das Nervensystem.

Meine Untersuchungen stützen sich hierbei hauptsächlich auf *Tetrabothrius macrocephalus*, denn das Material von *T. laccocephalus* war zu diesem Zwecke weniger geeignet. Trotzdem konnte man auch hier erkennen, daß im wesentlichen Übereinstimmung mit jener Art vorhanden ist. *T. procerus* mußte ich dagegen wegen seiner Kleinheit ganz außer Betracht lassen.

Über das Nervensystem gibt es für unsere Gattung fast gar keine Angaben, nur FUHRMANN erwähnt neben den Hauptlängsstämmen das Vorhandensein von 8 Nebensträngen im Halse. Dies kann ich bestätigen, und zwar nicht nur für den Hals, auch in den reifen Proglottiden finden sich diese 10 Längsnerven, die beiden lateralen Hauptstämmen mit je 2 Begleitnerven und außerdem noch je 2 dorsal und ventral gelegene feine Stränge (Taf. 26, Fig. 11; Taf. 27, Fig. 21 *hlst*, *lun*, *mun*). Hierin stimmt unsere Gattung mit *Acanthobothrium* und mehreren Tänien überein. Die Hauptstämmen befinden sich wie gewöhnlich außen neben den Längsgefäßen. Der rechte von ihnen weicht in den Gliedmitten beim Passieren der Genitalcloake nach der Dorsalseite hin aus, wo er dem Cirrusbeutel eng anliegt (Taf. 28, Fig. 27 *hlst*). Die 8 Nebenstämmen liegen zwischen der innern Längsmuskelschicht und den Transversalfasern. Sie sind dadurch leicht zu finden, daß sie Lücken zwischen der sonst regelmäßigen Lage der innern Längsmuskelbündel verursachen, was auf Querschnitten deutlich ist (Taf. 26, Fig. 11 *lun*, *mun*). Noch deutlicher konnte ich auf günstigen Frontalschnitten ihren Verlauf erkennen. Die mittlern 4 Stämme fand ich etwa  $\frac{1}{5}$ — $\frac{1}{6}$  des Abstandes der beiderseitigen Längsgefäße voneinander von diesen entfernt, die lateralen dagegen, die noch schwächer sind als die vorigen, gleich neben den Gefäßen.

Nachdem lange Zeit das Fehlen jeglicher Commissuren zwischen den Längsnerven der Cestoden als wesentlicher Unterschied zwischen diesen und den Trematoden hervorgehoben worden war, wurde zuerst

von SCHEIBEL das Vorhandensein einer Ringcommissur an den Hinterenden der Proglottiden bei *Taenia magna*, sodann von TOWER bei *Moniezia expansa* und *planissima* nachgewiesen. Drei solcher Ringnerven konnte COHN bei *Taenia perfoliata* konstatieren, und ein gleiches fand ich bei *Tetrabothrius macrocephalus* und *laccocephalus*. Die erste dieser Commissuren, welche alle 10 Längsnerven verbinden (Taf. 27, Fig. 21), befindet sich unmittelbar vor der Genitalcloake ( $nk_1$ ), also etwa in der Höhe des Dotterstockes, die zweite ( $nk_2$ ) hinter der Genitalcloake dort, wo der rechte Hauptlängsstamm nach seinem dorsalen Bogen seine ursprüngliche Lage wieder eingenommen hat, und schließlich die dritte ( $nk_3$ ) an den Proglottidengrenzen in gleicher Höhe mit den Gefäßanastomosen. Diese Ringcommissuren münden in die Hauptstämme von der Außenseite her ein (Taf. 26, Fig. 11). An ihren Kreuzungsstellen mit den 8 Nebensträngen konnte ich Verdickungen, wie sie von TOWER beobachtet wurden, nicht bemerken. Die Ringnerven geben nach außen kleine Stämmchen ab (Taf. 26, Fig. 11 *nst*), welche regelmäßig in Zwischenräumen von 2—4 innern Längsmuskelbündeln zwischen diesen hindurchziehen. Schließlich sind noch 2 Nervenäste zu erwähnen, welche jederseits dorsal- und ventralwärts an den Gliedgrenzen die Hauptstämme schräg nach außen hin verlassen (Taf. 26, Fig. 11; Taf. 27, Fig. 21 *na*). Speziell nach der Genitalcloake ziehende Nerven konnte ich nicht auffinden.

Seine größte Komplikation erfährt das Nervensystem naturgemäß im Kopfe. Hier hängt seine Ausbildung wohl zum großen Teile mit jener der Muskulatur der Saugorgane zusammen, die ja bei unserm Genus eine recht mannigfaltige ist. Alle Längsnerven der Proglottiden vereinigen sich im Kopfe unter Bildung verschiedener Commissuren (Taf. 27, Fig. 20). Die beiden Hauptlängsstämme nähern sich in der vordersten Kopfregion bedeutend und zeigen in der Nähe des vordern Bothridienrandes je eine starke Anschwellung (Taf. 27, Fig. 20 *cg*). Diese beiden Verdickungen treten durch eine kurze an Stärke die Längsstämme übertreffende Commissur (*kom*) in Verbindung. Wir haben hier die stärkste Anhäufung von Nervengewebe im ganzen Körper vor uns, es ist dies offenbar das Zentrum des ganzen Nervensystems, wofür, wie wir sehen werden, auch der histologische Aufbau spricht. Deshalb möchte ich hierfür die Bezeichnung „vorderes Kopfganglion“ wählen. Dieses entsendet wie bei *Acanthobothrium* und manchen Tänien 8 feinere Nerven nach vorn, und zwar laufen von der Dorsal- und Ventralseite aus direkt etwa

gegen den Scheitel des Kopfes je 2 feine Stränge (*vn*), mehr nach rechts und links zu entspringt je 1 stärkerer Nervenfortsatz, der sich aber bald in 2 Stämmchen gabelt (*ln*). Diese wie auch die später noch zu erwähnenden Äste, welche der Innervierung des Kopfes dienen, konnte ich nur ein kleines Stück weit von ihrem Ursprung aus verfolgen. Die zuletzt erwähnten Kopfnerven (*ln*) ziehen vermutlich zu den ohrförmigen Anhängen. Weiter hinten nahe der Medianlinie entspringen von der Commissur mit starker Wurzel (*am*) jederseits 2 feinere Stränge, welche anfangs ein wenig nach vorn ziehen, um dann umzubiegen und noch einmal durch eine feine Brücke (*br*) mit dem Ganglion in Verbindung tretend direkt nach hinten zu verlaufen. Dies sind die mittlern Nebenstränge (*mmn*) der Proglottidenkette. Querschnitte durch den Scolex zeigen hier deutlich die beiden Hauptstränge und ventral und dorsal ein wenig nach der Mitte zu die 4 mittlern Nebennerven (Taf. 26, Fig. 5; Fig. B—E *hlst*, *mmn*). Etwa in der Höhe der Bothridienmitten treten diese 6 Nerven durch Commissuren miteinander in Verbindung. Dorsal und ventral befinden sich neben den Hauptstämmen ein wenig nach der Mitte zu gerückt 4 kugelförmige Anschwellungen (Taf. 27, Fig. 20 *ka*), welche den Anschein von Ganglien erwecken. In sie treten von vorn her die 4 Nebennerven ein. Durch kurze stärkere Brücken hängen diese 4 Ganglien mit den Hauptstämmen zusammen (*sb*), und je eine feinere Transversalcommissur stellt dorsal und ventral die Verbindung zwischen ihnen her (*trk*). Auf diese Weise ist ein völlig geschlossener Ring zwischen den 6 Nervenstämmen hergestellt. Noch 4 feine Nerven sind zu erwähnen (*bn*), welche in den 4 Ganglien ihren Ursprung haben und nach rechts und links auf der Dorsal- und Ventralseite an den Hauptstämmen vorbei über diese hinausziehen, offenbar der Innervierung der Bothridien dienend. Die 4 Nebennerven verlassen die Ganglien an den der Kopfachse genäherten Seiten, ziehen erst ein Stück parallel nach hinten, um sich dann weiter voneinander zu entfernen. Die Hauptlängsstämme zeigen hinter dem Nervenringe sich wieder etwas verdickt. Sie allmählich von der Mitte entfernend, enthalten sie an den Lateralseiten je eine kleine flache Längsfurche, von deren Rändern jederseits 2 schwache nach rechts und links ziehende Kopfnerven (*bn'*) offenbar auch nach den Bothridien verlaufen. Schließlich sind noch die lateralen Nebennerven zu erwähnen (*lmm*). Sie entspringen in der Höhe der Saugnapfmitten jederseits dorsal und ventral mit einer Anschwellung (*an*) an den Längsstämmen und ver-

laufen diesen parallel. Beim Übertritt in den Hals treten sie mit den hier nochmals wenig angeschwollenen Hauptlängsstämmen durch mehrere kurze feine Commissuren (*ko*), die in ihrer Zahl wechselnd sind, in Verbindung.

Wir sehen also in den Hals neben den Hauptsträngen noch 8 Nebennerven eintreten, wie wir sie in geschlechtsreifen Gliedern auch vorgefunden hatten, allerdings mit dem Unterschiede, daß die 4 lateralen Begleitnerven hier näher an den Hauptsträngen liegen als dort. Leider war es mir nicht möglich, sie durch den Hals und die jüngsten Proglottiden hindurch zu verfolgen. Indessen glaube ich keine gewagte Annahme zu machen, wenn ich die einen für die Fortsetzung der andern halte.

Was den feinern Bau des Nervensystems anlangt, so kann ich im wesentlichen nur die bisherigen Angaben bestätigen. Längsschnitte durch Nervenstränge zeigen feine Fibrillen, Querschnitte ein Maschenwerk. Ein solches, bald weiter, bald enger, sowie eine granuliert Substanz zeigt sich auch im vordern Kopfganglion (Taf. 27, Fig. 22). Hier fand ich in geringer Anzahl große Ganglienzellen (*gz*), einzelne auch in den hintern 4 Ganglien, während sie in den Längsnerven völlig fehlten. Ein großer bläschenförmiger Kern, welcher in einer nicht färbbaren Grundsubstanz einzelne dicke scharf begrenzte Chromatinklumpen enthält, wird von einem körnigen sich dunkel färbenden Plasma eingeschlossen, welches Fortsätze entsendet. Außerdem sah ich aber in den Ganglien und starken Stämmen des Kopfes weitere größere Zellen (*gz'*) mit gleichem Aussehen des Plasmas, deren Kern aber etwas kleiner war, sich dunkel färbte und undeutliche kleinere Chromatinbrocken enthielt. Schließlich fanden sich noch überall im Nervensystem kleine Zellkerne (Taf. 27, Fig. 22 *kzp*) spärlich eingestreut, die den Parenchymzellkernen völlig gleichen, ohne daß es mir gelang, die zugehörigen Zellen zu erkennen. Wenngleich ich manchmal Parenchymzellen sich deutlich an die Längsstämme anlegen sah, so kann ich doch nicht von einer die Stränge einhüllenden Scheide reden, wie sie von ZERNECKE für *Ligula* beobachtet wurde, vielmehr war es oft schwer, eine Abgrenzung des Nervengewebes gegen das Parenchym zu finden. Erwähnenswert scheint mir noch das Vorhandensein durchziehender Muskelfasern im vordern Kopfganglion (Taf. 27, Fig. 22 *mfs*), eine Tatsache, wie sie auch in der Hirncommissur von *Ligula* beobachtet wurde.

Wenn wir den Bau des Nervensystems in Kopf und Gliedern

bei unserm Genus vergleichen, so muß als besonderer Unterschied das Fehlen der Ganglienzellen in den Proglottiden auffallen. Es ist deshalb die Auffassung von einer Zentralisierung des Nervensystems im Kopfe im Gegensatze zu COHN nicht von der Hand zu weisen.

### Zusammenfassung.

Zum Schlusse seien die Hauptresultate dieser ganzen Arbeit, vor allem die Punkte, welche geeignet sind, ein allgemeineres Interesse zu beanspruchen, kurz zusammengefaßt.

I. In der stark entwickelten Längsmuskulatur der Proglottiden findet eine Unterbrechung an den Gliedgrenzen nicht statt, vielmehr kann ich die von LÜHE bei Tänien und Dibothrien beobachtete Kontinuität dieser Muskulatur für das Genus *Tetrabothrius* bestätigen. Auch die Dorsoventral- und Transversalfasern, die selbst bei einigen Vertretern unserer Gattung als stellenweise verstärkt oder fehlend angegeben werden, konnte ich als durchaus gleichmäßig verteilt beobachten.

II. Die Saugorgane des Genus *Tetrabothrius*, bisher meist Saugnäpfe genannt, sind Bothridien, die jedoch insofern eine Übergangsform zu Saugnapfen darstellen, als ihre hintern Teile napfartig ausgebildet sind. Von Saugnapfen unterscheiden sie sich durch ihre flächenhafte Ausbildung, die besonders durch ihre in die ohrförmigen Anhänge verlängerten vordern Partien bedingt wird, durch ihr weites Hervortreten aus dem Kopfe und durch die bedeutende Beweglichkeit ihrer einzelnen Teile. Andererseits sind ins Bothridium einspringende Cuticularlamellen vorhanden, die zum Teil Rudimente einer Abgrenzung des hintern saugnapfartigen Teiles vorstellen.

III. Die überaus mannigfache — sowohl die Dorsoventral- als auch die Transversal- und die Diagonalmuskeln sind in mehreren Lagen vertreten — Scolexmuskulatur ist aus jener der Proglottiden abzuleiten. Deren Transversalfasern gehen in ununterbrochener Lage in die des Kopfes über, indem sie hier statt zwischen den beiden Seiten der Körperoberfläche zwischen den Innenbegrenzungen der Bothridien verlaufen. Auch die Dorsoventalfasern des Kopfes sind die Fortsetzung jener der Proglottiden. Die Diagonalfasern sind aus den beiden erwähnten Muskelsystemen abzuleiten, da Fasern von ihnen gelegentlich in jene einbiegen. Die innern Longitudinalmuskeln der Proglottidenkette heften sich im Kopfe an den Bothridienrändern an.

IV. An der innern wie äußern Begrenzung der Bothridien wird die Cuticula von Cuticularmuskelfasern begleitet. Diese zeigen mit Ausnahme weniger Fasern eine gleiche Anordnung wie in den Proglottiden, d. h. die Querfasern liegen außen an der Cuticula, die Längsfasern innen.

V. Das Nervensystem der Proglottiden besteht aus 10 Längsstämmen, den lateralen Hauptsträngen und je 4 dorsal und ventral gelegenen Nebensträngen, 2 medianen und 2 lateralen, von denen letztere die schwächern sind. Alle diese werden in jedem Gliede durch 3 Ringcommissuren verbunden. Am hintern Proglottidenrande zweigen von den Hauptstämmen je 2 feine Nerven nach außen ab.

VI. Im Kopfe zeigen sich die beiden Hauptlängsnerven vorn verdickt und durch eine kurze starke Commissur verbunden, an welcher die 4 medianen Nebennerven entspringen. Von diesem vordern Kopfganglion ziehen nach vorn 8 Kopfnerven. Etwa in der Mitte des Scolex verbindet eine Ringcommissur die 6 nach hinten ziehenden Stämme. Die Kreuzungsstellen mit den medianen Nebennerven sind hier zu 4 Ganglien angeschwollen, die, nahe an den Hauptstämmen gelegen, ebenso wie diese gleich dahinter noch 4 Nerven an die Bothridien entsenden. Die lateralen Nebennerven zweigen sich am Hinterende des Kopfes von den Hauptlängsstämmen ab, während dies z. B. bei Tänien und *Acanthobothrium* schon in der Höhe der Hauptcommissur geschieht. Abgesehen davon zeigt das Nervensystem im Kopfe von *Tetrabothrius* die größte Übereinstimmung mit dem von *Acanthobothrium*: nur das Fehlen der 4 Ganglien in der Ringcommissur bei diesem bildet noch den Unterschied.

VII. Ganglienzellen, und zwar 2 Arten solcher, fand ich im Gegensatze zu der jetzt ziemlich allgemein herrschenden Meinung nur im Kopfe. Nur das vordere Kopfganglion und die 4 hintern enthalten die großkernigen Ganglienzellen, jene mit kleinern Kernen sind auch in den Hauptstämmen des Kopfes vorhanden.

VIII. Die dorsalen Hauptstämme des Gefäßsystems biegen im Kopfe, ohne sich aufzulösen, wenn man von den wenigen feinen Anastomosen absieht, direkt in die ventralen um. Erstere besitzen an den Gliedgrenzen Ringmuskeln, welche sie offenbar bei Loslösung der Proglottiden verschließen. Sie sind als aufsteigende, die ventralen als absteigende Stämme direkt jenen der Trematoden vergleichbar.

IX. Im Gegensatze zu den Tänien ist der vorderste Teil des Kopfes von Wimperflammen völlig frei.

X. Das Fehlen jeder Segmentation in der Muskelverteilung im



Körper, die Zentralisierung des Nervensystems im Kopfe, der Verlauf der Hauptstämme des Excretionssystems sind geeignet, die Auffassung von der Monozootie des Bandwurmkörpers zu stützen.

XI. Bei der Entwicklung der Dotter- aus Parenchymzellen findet eine Auswanderung von Chromatinklumpchen besonders aus den Ecken des in diesem Stadium kantigen Kernes statt; sie werden bei der Bildung der Dotterkugelchen verbraucht. Gleichzeitig entsteht im Zellplasma außerdem eine große Vacuole.

XII. Die reife Eizelle des Ovars enthält nebeneinander einen großen Dotterkern und sehr kleine Dotterkugelchen. Beide entstehen und entwickeln sich unter Einwirkung auswandernder Bestandteile des Kernes. Bei den Dotterkugelchen sind dies Chromatinkörner, beim Dotterkerne ist es offenbar ein Teil des Nucleolus.

---

### Literaturverzeichnis.

---

- BALBIANI, E. G., Centrosome et „Dotterkern“, in: Arch. Anat. Physiol., 29. année, 1893.
- VAN BAMBECKE, CH., Contribution à l'histoire de la constitution de l'oeuf. 2. Élimination des éléments nucléaires dans l'oeuf ovarien de *Scorpaena scrofa*, in: Arch. Biol., Vol. 13, 1893—1894.
- , Recherches de l'ovocyte de *Pholcus phalangioides*, *ibid.*, Vol. 15, 1897.
- BLOCHMANN, Die Epithelfrage der Cestoden und Trematoden, Hamburg 1896.
- , Über freie Nervenendigungen und Sinneszellen bei Bandwürmern, in: Biol. Ctrbl., Vol. 15, p. 14.
- BRAUN, Cestoden, in: BRONN, Klass. Ordn. Tierreich., 1894—1900.
- BUGGE, Zur Kenntnis des Exkretionssystems der Cestoden und Trematoden, in: Zool. Jahrb., Vol. 16, Anat., 1902, p. 177.
- Catalogue of the Birds in the British Museum London, Vol. 25.
- CHILD, C. M., Amitosis in *Moniezia*, in: Anat. Anz., Vol. 25, 1904, p. 545.
- , The development of germ cells from differentiated somatic cells in *Moniezia*, *ibid.*, Vol. 29, p. 592.
- COHN, Zur Kenntnis der Nerven in den Proglottiden einiger Taenien, in: Zool. Anz., Vol. 20, 1897, p. 4.
- , Untersuchungen über das centrale Nervensystem der Cestoden, in: Zool. Jahrb., Vol. 12, Anat., 1899.
- CRAMPTON, Studies upon the early history of the Ascidian egg, in: Journ. Morphol., Vol. 15, Suppl., 1899.
- DIESING, Revision der Cephalocotyleen, in: SB. Akad. Wiss. Wien, math.-naturw. Kl., Vol. 48, p. 253.
- , Systema helminthum, Wien 1850.

- FUHRMANN, Die Taenien der Amphibien, in: Zool. Jahrb., Vol. 9, Anat., 1896.
- , On the anatomy of *Prosthecoctyle torulosa* and *heteroclita*, in: Proc. Roy. Soc. Edinburgh, Vol. 22.
- , Über die Genera *Prosthecoctyle* und *Bothridiotaenia*, in: Zool. Anz., Vol. 21, 1898.
- , Das Genus *Prosthecoctyle*, in: Ctrbl. Bakteriolog., Vol. 25, 1899.
- , Das Genus *Prosthecoctyle*, in: Zool. Anz., Vol. 22, 1899.
- , Die Tetrabothrien der Säugetiere, in: Ctrbl. Bakteriolog., Vol. 35.
- GALEOTTI, Über die Granulation in Zellen, in: Internat. Monatsschr. Anat. Physiol., Vol. 12, 1895.
- GARNIER, Structure et fonctionnement des cellules glandulaire séreuses. Rôle de l'ergastoplasme dans la sécrétion, in: Journ. Anat. Physiol., 1899.
- GURWITSCH, Idiozom und Zentralkörper im Ovarialei der Säugetiere, in: Arch. mikrosk. Anat., Vol. 56, 1900.
- v. JANICKI, Zur Embryonalentwicklung von *Taenia serrata*, in: Zool. Anz., Vol. 30, p. 763.
- , Über die Embryonalentwicklung von *Taenia serrata*, in: Z. wiss. Zool., Vol. 87, 1907.
- KÖHLER, Der Klappenapparat in den Exkretionsgefäßen der Taenien, *ibid.*, Vol. 76.
- KRAEMER, Beiträge zur Anatomie und Histologie der Cestoden der Süßwasserfische, *ibid.*, Vol. 53, 1892, p. 647.
- LEUCKART, R., Die menschlichen Parasiten, 2. Aufl., Vol. 1.
- v. LINSTOW, On *Tetrabothrium torulosum* and *Tetrabothrium auriculatum*, in: Proc. Roy. Soc. Edinburgh, Vol. 23.
- , Report on the Entozoa collected by H. M. S. Challenger, in: Rep. sc. Res. Challenger, Zool., Vol. 23, 1888, p. 68.
- , *Tetrabothrium cylindraceum* und das Genus *Tetrabothrium*, in: Ctrbl. Bakteriolog., Vol. 27.
- , Beschreibung von *Tetrabothrium macrocephalum*, in: Arch. Naturg., Jg. 67, 1901.
- LÖNNBERG, Cestoden, in: Hamburg. Magelhaens. Sammelreise, 1896.
- , Bemerkungen über einige Cestoden, in: Bih. Svenska Vet. Akad. Handl., Vol. 18, Afd. 4, No. 6.
- , Bidrag till kännedomen om in Sverige förekommande Cestoder, *ibid.*, Vol. 14, Afd. 4, No. 9, 1889.
- LUBOSCH, in: MERKEL-BONNET, Ergebn. Anat. Entw., Vol. 11, 1902.
- LÜHE, Die Anordnung der Muskulatur bei den Dibothrien, in: Ctrbl. Bakteriolog., Vol. 22, p. 739.
- , Beiträge zur Kenntnis des Rostellums und der Skolexmuskulatur der Taeniaden, in: Zool. Anz., Jg. 17, 1894, p. 279.

- LÜHE, Zur Morphologie des Taenienskolex. Inaug.-Diss., Königsberg 1894.
- , Das Nervensystem von *Ligula* in seinen Beziehungen zur Anordnung der Muskulatur, in: *Zool. Anz.*, Jg. 19, 1896, p. 383.
- , Zur Kenntnis der Muskulatur des Taenienkörpers, *ibid.*, Jg. 19, 1896, p. 260.
- , Zur Anatomie und Systematik der Bothriocephaliden, p. 43, Anm., Über die Stellung des Genus *Tetrabothrium*, in: *Verh. deutsch. zool. Ges.*, 1899.
- MATHEWS, The changes in structure of the pancreas cell, in: *Journ. Morphol.*, Vol. 15, Suppl., 1900.
- MERTENS, Recherches sur la signification du corps vitellin du *BALBIANI* dans l'ovule des mammifères et des oiseaux, in: *Arch. Biol.*, Vol. 13, 1894.
- MEYNER, Anatomie und Histologie zweier neuer Taenien, Inaug.-Diss., Leipzig 1895.
- MONTICELLI, Notes on some Entozoa in the collection of the British Museum, in: *Proc. zool. Soc. London*, 1889.
- , Nota intorno a due forme di Cestodi, in: *Boll. Mus. Zool. Anat. comp. Univ. Torino*, Vol. 12, 1892, No. 127.
- NIMIEC, Recherches morphologiques sur les ventouses dans le règne animal, in: *Recueil zool. Suisse*, Vol. 1—5.
- , Recherches sur le système nerveux des *Ténias*, *ibid.*, Vol. 2, 1885.
- , Untersuchungen über das Nervensystem der Cestoden, in: *Arb. zool. Inst. Wien*, Vol. 7, 1888.
- PARONA, Di alcuni Cestodi Brasiliani raccolti dal Dott. ADOLF LUTZ, in: *Boll. Mus. Zool. Anat. comp. Genova*, Vol. 5, No. 102 (war mir nicht zugänglich).
- PINTNER, Untersuchungen über den Bau des Bandwurmkörpers, in: *Arb. zool. Inst. Wien*, Vol. 3, 1881.
- , Neue Untersuchungen über den Bau des Bandwurmkörpers. Zur Kenntnis des Genus *Echeneibothrium*, *ibid.*, Vol. 8, 1889.
- , Versuch einer morphologischen Erklärung des Tetrarhynchentrüssels, in: *Biol. Ctrbl.*, Vol. 16, 1896, p. 258.
- , Neue Beiträge zur Kenntnis des Bandwurmkörpers. 1. Zur Frage des Begattungsaktes bei Bandwürmern. 2. Einiges über die weiblichen Geschlechtsorgane bei Tetrabothrien, in: *Arb. zool. Inst. Wien*, Vol. 9, 1891.
- , Studien über Tetrarhyncheneu nebst Beobachtungen an anderen Bandwürmern, in: *SB. Akad. Wiss. Wien, math.-naturw. Kl.*, Vol. 112, 1903.
- RUDOLPHI, *Entozoorum Synopsis*, 1819.
- , *Entozoorum sive vermium intestinalium historia naturalis*, Vol. 2, Pars 2.
- SCHIEBEL, Der Bau von *Taenia magna*, Inaug.-Diss., Gießen 1895.

- SCHOCKAERT, R., L'ovogénèse chez le Thysanozoon Brochi, in: *Cellule*, Vol. 18, 1901.
- SHIPLEY, A description of the Entozoa collected by Dr. WILLEY during his sejour in the Western Pacific, in: WILLEY, *Zool. Res.*, Cambridge 1900.
- SPENGLER, Die Monozootie der Cestoden, in: *Z. wiss. Zool.*, Vol. 82.
- VAN DER STRICHT, Sur l'existence d'une astrosphère dans l'ovocyte au stade d'accroissement, in: *CR. Assoc. Anat.*, 1899.
- TOWER, On the nervous system of Cestodes, in: *Zool. Anz.*, Jg. 19, 1896.
- , The nervous system in the Cestode *Moniezia expansa*, in: *Zool. Jahrb.*, Vol. 13, Anat.
- TASCHENBERG, O., Abteilung Tierwelt in: ULE, *Heimatkunde des Saalkreises*.
- VIGIER, Les pyrénosomes dans les cellules de la glande digestive de l'écrevisse, in: *Bibliogr. anat.*, 1901.
- ZERNECKE, Untersuchungen über den feinern Bau der Cestoden, in: *Zool. Jahrb.*, Vol. 9, Anat., 1896, p. 92.
- ZIEGLER, Das Ektoderm der Plathelminthen, in: *Verh. deutsch. zool. Ges.*, 1905.
- ZSCHOKKE, Recherches sur la structure anatomique et histologique des Cestodes, in: *Mém. Inst. nation. Genèveis*, Vol. 17, 1889.
-

### Erklärung der Abbildungen.

- af* Äquatorialfasern  
*aks* äußerer Teil der Cuticula  
*alb* äußere Längsmuskelbündel  
*am* Ursprungsstelle der medianen Nebennerven  
*an* verdickte Ursprungsstelle der lateralen Nebennerven  
*bn* Bothridiennerven von den hintern Ganglien aus  
*bn'* Bothridiennerven von den Längsstämmen aus  
*br* Commissur der medianen Nebennerven mit dem vordern Kopfganglion  
*c* Cirrus  
*cb* Cirrusbeutel  
*cy* verdickte Enden der Hauptnervestämme im vordern Kopfganglion  
*ch* Chromatin  
*ek* Zentralkörperchen des Dotterkernes  
*dg* Dottergang  
*dk* Dotterkugel  
*dlg* dorsales Längsgefäß  
*dm, 1, 2, 3, 4* Diagonalmuskeln zwischen den Bothridien  
*dn* Dotterkern  
*dst* Dotterstock  
*ds* Dotterscholle  
*dvf, 1, 2, 3, 4* Dorsoventralmuskelfasern  
*dzst* dorsaler Zellstrang vom Uterus nach der Cuticula  
*ep* Epithel der Schalendrüse  
*ga* Gefäßanastomosen im Kopfe  
*gf* Längsgefäße  
*gk* Commissur der ventralen Gefäße am Proglottidenende  
*gkl* Genitalcloake  
*grp* großmaschiges Parenchym dorsal vom männlichen Cloakenkanal  
*gz* Ganglienzellen mit großem hellem Kern  
*gz'* Ganglienzellen mit kleinerm dunklem Kern  
*h* Hoden

- hkl* hintere Cuticularlamelle im Bothridium  
*hkr* halbkreisförmige Muskeln am Vorder- und Hinterrande des innern Teiles der Genitalcloake  
*hl* cuticulare Horizontallamelle im Bothridium  
*hlst* Hauptlängsstamm des Nervensystems  
*ik* innere Cuticularbegrenzung der Bothridien  
*iks* innere Cuticularschicht  
*ilb* innere Längsmuskelbündel  
*k* Cuticula  
*ka* hintere Ganglien  
*kb* mediane Verdickung der Cuticula zwischen den Bothridien  
*kk* Kalkkörperchen  
*ko* Commissuren zwischen den lateralen Nebennerven und den Hauptlängsstämmen  
*kom* Hauptcommissur im Cerebralganglion  
*kx* granuliert verästelte Zellen im Bothridium  
*kkk* Zellen im Bothridium mit dunklem Kerne und hellem Plasma  
*kxp* kleiner Zellkern im Nervensystem  
*lf*, <sub>1, 2, 3</sub> Längsmuskelfasern  
*lk* lichtbrechende Körnchen  
*ln* Kopfnerven vom Cerebralganglion nach den ohrförmigen Anhängen  
*lnn* laterale Nebennerven  
*lsr* lateraler Saugnapfrand  
*mf*, ' Meridionalfasern  
*mfs* Muskelfaser  
*mkk* männlicher Cloakenkanal  
*ml* mediane Lücke zwischen den Bothridien  
*mn* mediane Nebennerven  
*msr* medianer Saugnapfrand  
*my* Myoblast  
*n* Nucleolus  
*na* am Hinterrande der Proglottiden von den Hauptlängsstämmen nach außen abzweigende Nervenstämmchen  
*nk*, <sub>1, 2, 3</sub> Ringcommissuren zwischen den Längsnerven der Proglottiden  
*nst* von den Ringcommissuren abzweigende Nervenstämmchen  
*oa* ohrförmige Anhänge der Bothridien  
*ov* Ovarium  
*ovd* Oviduct  
*ovd'* sackförmige Erweiterung des Oviducts  
*pk* Muskelfasern parallel der Dorsalwand im innersten Teile der Genitalcloake  
*pls* plasmatische Schicht unter der Cuticula des Bothridiums  
*pw* Parenchymwulst hinter den Bothridien  
*rf* Radiärmuskelfasern  
*rm*, *rm'* Ringmuskeln  
*rmf* Ringmuskelfasern des dorsalen Längsgefäßes  
*sa* Schluckapparat  
*sb* Commissur zwischen den hintern Kopfganglien und den Hauptlängsstämmen

- sd* Schalendrüse  
*sgs* seitliche Schlingen des ventralen Längsgefäßes im Kopfe  
*skl*, ' " subcuticulare Längsfasern  
*skq* subcuticulare Querfasern  
*sn* saugnapfartiger Teil des Bothridiums  
*st* Stränge im Plasma der Dotterzellen  
*trf*, <sup>1</sup>, <sup>2</sup>, <sup>3</sup>, ' " Transversalfasern  
*trk* Transversalcommissur zwischen den hintern Ganglien  
*ut* Uterus  
*utg* Uteringang  
*va* Vacuole in Dotterzellen  
*vd* Vas deferens  
*ve* Vas efferens  
*vg* Vagina  
*vg'* erweiterter, mit Cilien besetzter Teil der Vagina  
*vg''* Verschlussapparat der Vagina  
*vkl* vordere Cuticularlamelle im Bothridium  
*vl* vertikale Cuticularlamelle im Bothridium von *Tetrabothrius macrocephalus*  
*vlg* ventrales Längsgefäß  
*vlsv* vorderer Teil des lateralen Saugnapfrandes  
*vn* vom Cerebralganglion nach vorn ziehende Nerven  
*w* Chromatinwölkchen  
*zf* zwischen den Muskelfasern der Bothridien liegende Zellen

## Tafel 26.

- Fig. 1. Kopf von *Tetrabothrius laccocephalus*.  
 Fig. 2. Querschnitt durch die Mitte des Kopfes.  
 Fig. 3. Querschnitt durch die hinterste Kopfpartie.  
 Fig. 4. Querschnitt durch den Kopf von *Tetrabothrius procerus*.  
 Fig. 5. Querschnitt durch den Kopf von *Tetrabothrius macrocephalus*.  
 Fig. 6. Querschnitt durch den Hals von *Tetrabothrius laccocephalus*.  
 Fig. 7. Stück eines Querschnittes durch ein Bothridium von *Tetrabothrius macrocephalus* (gefärbt mit Hämatoxylin nach DELAFIELD).  
 Fig. 8. Teil eines Querschnittes durch den vordern Teil des Bothridiums von *Tetrabothrius laccocephalus* mit dem nach vorn verlängerten Saugnapfrande (Eisenhämatoxylinfärbung nach HEIDENHAIN).  
 Fig. 9, 10. Längs- und Querschnitt durch das Grübchen am Scheitel von *Tetrabothrius laccocephalus* (gefärbt nach HEIDENHAIN).  
 Fig. 11. Teil eines Querschnittes durch die Proglottidenkette an der Grenze zweier Glieder. Gefäß- und Nervencommissur getroffen. (Safraninfärbung.)  
 Fig. 12. Sagittalschnitt durch den Kopf von *Tetrabothrius laccocephalus* in der Mitte der Bothridien.  
 Fig. 13, 14. Schemata des Bothridiums von *Tetrabothrius laccocephalus*



von der Fläche und von der Seite gesehen, die Lage der einspringenden Cuticularlamellen (rot) zeigend.

Fig. 15. Teil eines Frontalschnittes durch ein Bothridium von *Tetrabothrius macrocephalus* (gefärbt mit Hämatoxylin nach DELAFIELD).

Fig. 16, 17. Schematische Darstellung des Verlaufes der Subcuticularmuskeln (rot) an der Außen- und Innenfläche des Bothridiums von *Tetrabothrius laccocephalus*. Blau gezeichnet sind die im Bothridium liegenden Äquatorialfasern.

Fig. 18. Schematische Darstellung des Ansatzes der Scolexmuskeln an die Innenfläche des Bothridiums. Schwarz: Longitudinal- und Dorsoventralfasern. Rot: Diagonalfasern. Blau: Transversalfasern.

## Tafel 27.

Fig. 19. Verlauf der Excretionshauptgefäße im Kopfe von *Tetrabothrius laccocephalus*.

Fig. 20. Das Nervensystem im Kopfe von *Tetrabothrius macrocephalus*.

Fig. 21. Das Nervensystem in den Proglottiden von *Tetrabothrius laccocephalus*.

Fig. 22. Schnitt durch das vordere Kopfganglion von *Tetrabothrius macrocephalus* (gefärbt mit Hämatoxylin nach DELAFIELD).

Fig. 23. Längsschnitt durch eine Gefäßcommissur von *Tetrabothrius laccocephalus*.

Fig. 24. Teil eines Querschnittes an der hintern Proglottidengrenze, die Gefäße enthaltend.

## Tafel 28.

Fig. 25. Die weiblichen Geschlechtsorgane von *Tetrabothrius laccocephalus* (von der Ventralseite gesehen).

Fig. 26. Die männlichen Geschlechtsorgane von *Tetrabothrius laccocephalus* (von der Dorsalseite her gesehen).

Fig. 27. Querschnitt durch die Genitalcloake von *Tetrabothrius laccocephalus*.

Fig. 28. Querschnitt durch die Schalendrüse von *Tetrabothrius laccocephalus*.

Fig. 29, 30. Querschnitt durch einen jugendlichen und einen ältern Uterus von *Tetrabothrius laccocephalus*.

Fig. 31. Teil eines Querschnittes durch ein junges Glied von *Tetrabothrius macrocephalus* mit dem dorsalen, vom Uterus zur Oberfläche ziehenden Zellstrange (gefärbt mit Hämatoxylin nach DELAFIELD).

Fig. 32—35. Sagittalschnitt durch die Genitalcloake von *Tetrabothrius laccocephalus*, von außen nach innen fortschreitend (halbschematisch).

## Tafel 29.

Fig. 36—52. Entwicklung der Eizelle.

Fig. 51, 52. Reife Eizellen.

Fig. 36, 39. Hämatoxylinfärbung nach DELAFIELD.

Fig. 37, 38, 41, 42, 44—46, 48—50. Safraninfärbung.

Fig. 40. Eisenhämatoxylinfärbung nach HEIDENHAIN.

Fig. 43, 47, 51, 52. Thioninfärbung.

Fig. 53—73. Entwicklung der Dotterzelle.

Fig. 72, 73. Reife Dotterzellen.

Fig. 53—55. Hämatoxylinfärbung nach DELAFIELD.

Fig. 56—73. Safraninfärbung.

*Nachdruck verboten.*  
*Übersetzungsrecht vorbehalten.*

# The life history of *Diplodiscus temporatus* Stafford. With especial reference to the development of the parthenogenetic eggs.

By

Lewis R. Cary (Princeton, New Jersey U. S. A.).

With Plate 30-33.

## Table of contents.

	page
Introduction . . . . .	595
Material and methods . . . . .	595
Part I. Descriptive . . . . .	598
A. The adult worm . . . . .	598
B. Larval forms . . . . .	601
1. The sporocyst . . . . .	601
2. The redia . . . . .	602
3. The cercaria . . . . .	604
4. The swarming and encystment of the cercariae. . . . .	607
Part II. Experimental determination of the life history . . . . .	612
Part III. Embryological.	
1. The origin and maturation of the parthenogenetic eggs . . . . .	617
2. The segmentation of the eggs and the formation of the germ layers . . . . .	633
3. The development of the cercaria . . . . .	647
Part IV. General considerations . . . . .	648
Summary . . . . .	650

## Introduction.

On examining specimens of the fresh water snail, *Goniobasis virginica*, brought into the laboratory in September 1908, it was found that practically all of them were heavily infected with the sporocysts or rediae of a trematode. This species of snail is very abundant in the canals and rivers throughout the region about Princeton. So, at the suggestion of Prof. CONKLIN, I undertook a study of the nature of the development of the germ cells in the nurse generations of this form, the wealth of material available offering an exceptional opportunity for the solution of this problem.

Since only the generations — Sporocyst and Rediae — from the secondary host were known, experiments were undertaken to determine the life history. When the adults were finally secured, and their identity established, it was found that only this stage in the life cycle had been described, so it was thought best to describe and figure all of the stages; the more especially since the rediae and cercariae differ very markedly in many characteristics from the corresponding stages of the European form, *Amphistomum (Diplodiscus) subclavatum*, with which the species under consideration has been confused by all authors previous to STAFFORD (1905).

The work of which this paper is an account, has been carried on in the Zoological Laboratory of Princeton University during the session of 1908—1909.

I take pleasure in expressing my sincere thanks to Prof. E. G. CONKLIN for his unfailing interest, and for many helpful suggestions which have been of great value in carrying out this research.

## Material and methods.

The greater number of infected snails collected were secured from two localities: first, the Delaware and Raritan canal, near Princeton; and secondly from the Delaware River at Trenton. Practically all of those from the first mentioned body of water contained rediae, in the most of which were found well developed cercariae. Those from the Delaware River, on the other hand, with few exceptions, contained sporocysts, and inside these unsegmented eggs and young embryos (Germ Balls) were found in abundance. It should be pointed out that in the snails from the last mentioned locality the germ balls within the sporocysts were giving rise to cercariae and not to rediae. The greater number of infected snails

taken from the canal during the spring months also contained sporocysts in which cercariae were developing.

All of the adult worms obtained during the early part of this study came from artificially infected tadpoles kept in the laboratory, or from frogs which had been fed with the intestines from such tadpoles; but in the spring many adult worms were obtained from frogs taken from ponds near the canal where infected snails were abundant.

The material both for sections and whole mounts was fixed with a number of reagents: FLEMING'S stronger and weaker solutions, HERMANN'S fluid, BOVERI'S picro acetic, picro sulfuric and sublimate acetic were used. HERMANN'S fluid and Picro acetic gave the best results for material to be sectioned. For material to be used as whole mounts the picric acid mixtures were the most useful.

When intended for sectioning the worms were fixed while still within the liver of the snail, as it was found that there was less likelihood of distortion of the tissues when this method was followed, than when they were separated from the snail liver and preserved by themselves.

The material for whole mounts was shaken free from the snail tissue in a dish of water and killed in one of the picric acid mixtures. For staining this material CONKLIN'S Picro-Haematoxylin gave the best results. The snail livers containing the parasites were imbedded in paraffin in the usual manner and serial sections 2, 3 and 5 micra in thickness were cut from them. The first mentioned thickness ( $2 \mu$ ) was the one used for all of the material which contained the earliest stages in the development of the germ cells.

After a few unsuccessful trials of other stains, HEIDENHAIN'S Iron Alum Haematoxylin, followed by a counter stain of Eosin in 95 % alcohol, was used for all the sections, whatever had been the fluid used for their fixation.

For the study of the youngest germ cells smear preparations made from a fragment of tissue from the broad end of the sporocyst were attempted, but none of these preparations gave as satisfactory results as were obtained from the sections, so this method was abandoned.

For studying the living material of all stages aqueous methylin blue and neutral red were sometimes useful, although these stains were of little use in differentiating tissues other than the nervous and glandular structures.

## Part I.

**Descriptive.****A. The adult worm.**

The adult worm (Figs. 1 and 2) has been recorded as occurring in the cloaca of Frogs, Toads and Newts taken in many localities in North America. LEIDY (1856), PRATT (1903) and STAFFORD (1900) referred this form to *Amphistomum* (*Diplodiscus*) *subclavatum*. The last mentioned author, in another publication (1905) established a new species, *Diplodiscus temporatus*, for this form and gave a short account of the most striking features of its anatomy.

The sexually mature specimens vary in length, when fully extended, from 2 mm to 6 mm. The average length is about 3,5 mm. In such a specimen the width of the posterior sucking disc (Acetabulum) is 1,4 mm; that of the body just anterior to the acetabulum 1,2 mm. The worms move about so actively that accurate measurements while they are alive are obtained with difficulty, while on being killed, even though they are previously narcotized, the contraction is so great that the measurements made from preserved material are very misleading.

The anterior end of the worm is narrow for about one third of the entire length. From this point the width increases quite rapidly to the extreme posterior end, at the junction of the acetabulum.

The anterior sucker is situated at the end of the body and opens forward. The large posterior sucker opens backward and downward, so that the worm is considerable longer on the dorsal than on the ventral surface.

The body is covered with a thick, smooth, cuticular layer.

**Muscular system.**

The body wall has the usual systems of muscles; circular, longitudinal and transverse. There are two sets of the last mentioned fibres running in opposite directions. The circular muscle fibres are extremely minute. Those of the longitudinal muscles, and of the radial muscles are about twice the size of the circular fibres. In none of my sections of adult worms, or cercariae, did I succeed in demonstrating the muscular structures which have been described and figured by BETTENDORF (1907) as occurring in several forms of the Malacocotylea, and in *Polystomum* among the Heterocotylea.

### Digestive system.

The mouth, which is situated at the centre of the anterior sucking disc, opens backward into two pharyngeal pockets, one on either side. These are situated dorsally to the level of the mouth cavity. Posteriorly the mouth cavity opens into the long narrow oesophagus, which extends backward about one third the length of the body. At its posterior end there is a pharynx-like swelling with comparatively thick muscular walls. This expanded portion of the oesophagus opens into paired caeca. These extend along the sides of the body nearly to the posterior sucking disc.

The wall of the intestine is made up of a layer of large vacuolated cells which rest on a thin basement membrane. Each cell contains a large nucleus, which is situated in the basal portion of the cell, where the cytoplasm is most homogeneous. From the inner ends of the digestive cells there is a rather ill defined layer of fine protoplasmic processes which extend into the lumen of the gut. ZIEGLER (1883), LOOSS (1894), TENNENT (1905) and other investigators have described the same condition in the intestinal epithelium of many trematodes. These structures are usually considered to be of some service in the absorption of food.

### Water vascular system.

The main trunks of the water vascular system are clearly seen in the living worm. The terminal cells (flame cells) are readily demonstrated when a living worm is put under pressure beneath a cover glass and examined after it has stood for from thirty minutes to an hour.

The excretory pore is situated on the mid-dorsal line just anterior to the border of the posterior sucking disc. From this pore a short canal leads forward and downward to the excretory bladder, which lies in the dorsal part of the body between the ovary and the acetabulum. In a living worm the excretory bladder may be seen to contract rhythmically as long as the animal remains at all active.

The two main lateral trunks, one on either side, extend from the bladder, at first laterally, until they approach the body wall. Here each turns anteriorly and runs along beside the caecum of the corresponding side. In its posterior half each main trunk is much convoluted. The folding in my specimens was about equal in the

dorso-ventral and lateral planes. Some of the folds lie above the caecum, others below.

STAFFORD (1905) in the original description of this species does not mention any lateral foldings, he says: "From it" (The excretory bladder) "below, spring right and left lateral ducts, which pass below the ends of the caeca and fold up and down along the outside of the latter on their way forward to the region of the pharyngeal pockets. Two large lymph vessels lie along the inner, lower sides of the coeca and posteriorly approach each side of the bladder but remain distinct from it".

Anteriorly the lateral trunks extend to near the region of the pharyngeal pockets where each one, after bending backward, breaks up into a system of anastomosing vessels which extends to all parts of the body. At its end each one of these branches receives a number of small „collecting tubes“ at the distal end of each of which is situated a flame cell.

#### Nervous system.

The nervous system in *Diplodiscus temporatus* conforms to the type generally found in the Malacocotylea. The central nervous system consists of a pair of cerebral ganglia which are situated just posterior to the pharyngeal pockets, and which are connected by a broad supra-oesophageal commissure. From each cerebral ganglion a number of longitudinal trunks arise. One of these on each side runs anteriorly and supplies the organs in that part of the body. Posteriorly three large trunks are given off from each ganglion. Of these one pair is dorsal, the trunk from each ganglion being placed quite near to the median line. Another pair are lateral in position. These run along outside the water vascular trunks on each side of the body. The third pair of nerve trunks lie in the ventral part of the body. As regards their distance from the median line, they are intermediate in position between the dorsal and lateral pairs.

The three pairs of nerve trunks are connected by a complex system of commissures. Just posterior to the brain there is a small commissure connecting the dorsal pair. Further backward there are a number of large commissures which completely encircle the body. At the posterior end of the body the dorsal and ventral nerve trunks of the two sides bend inward and each pair becomes connected. Branches are given off from the lateral trunks, and from the commissures, throughout their entire length.



## Reproductive organs.

The testes are situated in the anterior half of the body; the anterior to the right, the posterior to the left of the median plane. In none of the specimens which I have examined is there a fusion of the testes to form a single mass, as has been described and figured by PAGENSTECHER (1858), WALTER (1858) and LOOSS (1892) for *Amphistomum subclavatum*. From each testis there comes a short vas deferens the two of which join to form the common seminal duct. This organ is considerably coiled. It passes anteriorly into the ductus which is provided with a prostate gland. The penis sheath is small and thin walled. The genital pore is situated on the ventral surface just beneath the point where the two caeca join together.

The ovary is situated in the median plane, a little way behind, and dorsal to, the posterior testis. It is considerably smaller than one of the testes. The shell gland lies just behind the ovary. A LAURER'S canal runs upward and slightly forward to the dorsal surface of the body. The uterus, which in the young adults is ribbon-shaped, passes first backward from the ootype, then bends forward and makes several coils before reaching the genital pore. The vitellaria in this species are short in comparison to those of *Amphistomum subclavatum*, which extend forward nearly as far as the anterior ends of the main excretory trunks. In *D. temperatus* they extend from about the level of the posterior testis backward to the end of the caeca. There are from six to ten follicles in each vitellarium. The anterior follicles are above, the posterior ones below the level of the caecum. The vitelline duct comes off from the centre of each vitellarium at the point where it bends around the inside of the caecum in its passage from the upper to the lower side.

## B. Larval forms.

### 1. The sporocyst.

It has been impossible to make any observations on the development of the eggs from the adult (bisexual) generation, or the infecting of the snails by the free swimming larvae.

The youngest sporocysts found in the snails were nearly spherical sac-like bodies about 0,1 mm in diameter. There was no apparent differentiation of any axes by which one part of the body

could be recognized as anterior or posterior. In sections (Fig. 9) the body wall is seen to be made up of a very thin cuticular layer immediately beneath which there are a number of muscle fibres, composing two systems. When a well defined axis becomes recognizable these two sets of muscles are seen to be longitudinal and circular respectively. Inside the muscular layers there is a layer of cytoplasm containing a number of nuclei, but there are as yet no cell walls. The body cavity contains germ cells (eggs) in early stages of development.,

In somewhat later stages the sporocyst acquires the characteristic form shown in (Fig. 11). The broad end — posterior — always contains the ovary (Keimlager) when this has become differentiated. In some instances the older sporocysts are surrounded by a more or less well defined layer of cells, the "Paletot" of early writers. My material clearly shows that, as has been pointed out by SCHWARZE (1886), this layer is made up of the leucocytes of the snail and is not a part of the sporocyst. In some instances there is some evidence that a division of the sporocyst is taking place; but not a single instance has been observed where this could be determined with certainty.

Sections through the wall of older sporocysts show the outer layers in practically the same relation as that described for the earlier stages. In the structure of the inner layer, however, some very important changes have taken place. These will be described in detail in a following section of this paper treating of the origin of the parthenogenetic eggs.

## 2. The redia.

The youngest rediae found were about 0,5 mm long and 0,2 mm in diameter. These had already attained the characteristic shape of the redia, and the pharynx, gut, and body cavity were already marked out, though not definitely established. The mature rediae (Fig. 4) are about 1 mm long and 0,3 mm in diameter. The anterior end is broadly rounded, while the posterior end is sharply pointed. This part of the body is very active during life, often becoming drawn out into a narrow process which is continually moving from side to side. At a point about one fifth the length of the body from the posterior end there is on each side of the body a lateral out-growth; the so called „posterior locomotor appendages“.

These last mentioned structures, which are always present in

the redia of *Diplodiscus temporatus*, seem according to Looss' (1892) figures to be entirely wanting in the redia of *Amphistomum (Diplodiscus) subclavatum*. His figures (9 and 10 tab. 20) show the redia of that species to be comparatively narrow at the anterior end, from which it increases rapidly in diameter for about one fifth of its length. From this point it tapers quite regularly toward the posterior end which (fig. 10 tab. 20) is sharply pointed. The intestine is very short, and flask-shaped, in all of the developmental stages of the rediae figured. In *D. temporatus* the gut is comparatively long, frequently extending nearly the entire length of the body cavity. It usually lies close against the body wall along the ventral side of the redia.

ROSSBACH (1906) has called attention to the fact that the early stages in the development of the redia of *Amphistomum subclavatum*, as figured by Looss, differ very much from the conditions found in most of the other species of Distomae. The youngest redia figured by Looss, which is as yet (fig. 1 tab. 20) only a small sac-like structure scarcely one fourth the length of the fully developed redia, is shown with a large body cavity in which are contained several embryos. The largest of these is made up of about twelve cells. The "Keimlager" is shown to be already established as a thickening of the inner wall of the posterior end of the body.

The digestive system, on the other hand, seems, so far as I can make out from the figure, to consist of an undifferentiated mass of cells. There is no apparent distinction between the primordium of the gut and that of the pharynx, while no trace of the lumen of either of these organs can be made out from the figure.

In *Diplodiscus temporatus* the development of the redia takes place in the manner which has been described by ROSSBACH for the rediae of several species of Distomae. In the youngest rediae among my material there was a series of cells constituting the primordium of the gut which was becoming separated from the surrounding cells (Meristem cells of SCHWARZE) by a well defined space, the beginning of the body cavity. At the anterior end of the redia the pharynx was established and had already become hollowed out. The body cavity was very small. The surrounding wall was thick on all sides, especially at the posterior end of the body. There were no embryos in the body cavity, nor indeed any cells (nuclei) in the body wall which could with any certainty be distinguished as germ cells at this stage in the development.

### 3. The cercaria.

The development of the cercaria will be discussed in a later section of this paper. The present description will, therefore, be confined to the fully developed cercaria at the time of its liberation from the sporocyst or redia.

The mature cercaria (Fig. 6) is about 2 mm, long — including the tail — and 0,15 mm in its greatest breadth. It is elongate oval in shape and flattened in the dorso ventral direction. The tail is quite slender and is about three fourths the length of the body.

The cercariae are very active when first liberated from the redia or sporocyst, and are constantly altering their shape. Swimming is accomplished by means of a vigorous lashing of the tail, supplemented by a rhythmical bending of the body. That this last mentioned process is sufficient to bring about progress through the water is established on the examination of almost any lot of living cercariae. It will be found that some of the actively swimming larvae will have lost their tails, but that in spite of this fact they are able to make quite rapid progress through the water. The anterior end of the body is always directed forward in swimming, whether or not the tail is present.

The living cercariae are colorless when viewed by transmitted light and are very transparent except over the areas occupied by some of the denser organs.

At the anterior end of the body there is a small sucking disc. The posterior sucking disc is situated on the ventral side of the body a little posterior to the centre.

The body is covered by a thin cuticular layer.

#### Digestive system.

The mouth is situated at the anterior end of the body at the centre of the anterior sucking disc. It opens backward into right and left pharyngeal pockets. From these a narrow oesophagus runs backward for about one third the length of the body. The oesophagus ends in a pharynxlike swelling which in turn opens into the paired intestinal caeca. These extend backward nearly to the posterior end of the body.

### Excretory system (Water vascular system).

In the living cercaria the main trunks of the water vascular system are the most prominent structures in the body. They appear as two large tubes, about three eighths as large as the intestinal caeca, and are made up of large cells with highly refractive nuclei. The excretory bladder is situated near the posterior end of the body and is connected by a short canal with the excretory pore which lies just anterior to the tail on the dorsal surface of the body (Fig. 7). The two main trunks of the water vascular system extend out from the excretory bladder, one toward either side. At the posterior end of the caecum of the corresponding side the water vascular trunk turns forward and extends along the external side of the caecum, and beyond this to near the region of the pharynx. Throughout its length, but particularly in its posterior half, each tube is highly convoluted. Some of the folds lie above and some below the level of the caecum. At its anterior end the main water vascular trunk breaks up into a number of branches, which are distributed to all the tissues of the body.

### The nervous system.

The brain, which consists of two lobes connected by a broad commissure, is situated just posterior to the pharyngeal pockets. It is made up of a mass of fibres among which there are scattered ganglion cells. The brain and the larger nerve trunks are surrounded by a well defined layer of nuclei which ZIEGLER (1883) took to be the ganglion cells (he mentions them only in connection with the brain). These nuclei differ very markedly from the ganglionic nuclei while, on the contrary, they differ hardly at all from the nuclei throughout the parenchyma. My own observations in regard to the nature of these nuclei are in agreement with those of SCHWARZE (1886) and TENNENT (1905) who hold that these nuclei constitute a rudimentary sheath for the nervous system. The early stages in the development of the cercaria show clearly the parenchymatous nature of these nuclei.

From the brain there are given off anteriorly four nerve trunks. These soon divide, the branches being distributed to the organs at the anterior end of the body, the anterior sucking disc and the pharyngeal pockets being particularly well supplied with nerves. Posteriorly six longitudinal trunks are given off from the brain,

three on either side. These correspond in their relation and distribution to the main trunks which have been described in the adult worm. In the cercaria, however, the dorsal pair of longitudinal nerve trunks are by far the largest. The lateral and ventral trunks arise later in the development of the cercaria and up to the time of encystment are scarcely more than large nerves.

### Reproductive organs.

The reproductive system in the cercaria consists of well defined masses of cells, which have not yet taken on the definite shapes of the fully formed reproductive organs. The two testes, the ovary, the penis sheath, the uterus and the vitellaria can be recognized as sharply marked out cell areas; but not as yet as organs of similar structure to those of the adult. The testes are, in the living condition, by far the most prominent of the reproductive primordia. All of the others may be seen rather indistinctly.

### The cystogenous glands.

In the living cercaria, the cystogenous glands appear as two opaque masses, one on either side of the body, which extend nearly its entire length. With a strong illumination the granular contents of the cells can be made out very clearly. In section (Fig. 7), each gland is seen to be made up of a mass of large pear-shaped cells, each of which opens to the exterior by a separate duct. The interior of each cell is almost entirely filled with large granules which stain intensely with haematoxylin. The large nucleus is crowded to one side of the cell, and the cytoplasm is restricted to the interstices between the granules of the secretion. When the cyst is formed, the granular contents of these cells is thrown out and converted into the cyst, while the cells shrink to a comparatively small size. Fig. 8, a section through a cercaria which had given out the cystogenous material while still within the body cavity of the redia, shows the condition of the gland cells after they have become free from the secretion. This section shows also the thickness of the mass of secretion before it has had time to harden.

In *Amphistomum subclavatum*, according to Looss, the material from which the cyst is to be formed exists inside the gland cells in the shape of "Stäbchen" which are strongly refractive and do not take any stain at all.

A comparison of Fig. 6 with Looss' (1892), fig. 20, tab. 20, will

show clearly the striking differences between the cercariae of *Diplodiscus temporatus* and *Amphistomum subclavatum*. The shape of the body is very different. The comparative length and diameter of the tail in the two species also differs very markedly. The most fundamental difference, however, is found in the relation of the water vascular system to the tail. In *A. subclavatum* the canal leading from the excretory bladder extends nearly the entire length of the tail, near the end of which it opens to the exterior through two excretory pores, one on either side of the tail. In *D. temporatus*, as previously described, the excretory pore is on the dorsal surface of the body just anterior to the tail. Looss also figures the testes as forming a single mass which extends across the body from the internal wall of one caecum to that of the other; while in *D. temporatus* there are two distinct primordia, one for each of the testes.

#### 4. The swarming of the cercariae.

PAGENSTECHE (1857), LOOSS and LANG have describe the swarming and encystment of *Amphistomum subclavatum*. These authors agree that the cercariae are born (set free from the rediae) in an early stage of development. For some time the young cercariae wander about among the organs of the host until they have completed their development, when they force their way to the surface and become free in the water. According to LANG they may escape through the digestive tract of the host; LOOSS maintains, on the contrary, that they reach the exterior through the respiratory cavity of the snail.

In all the specimens of infected snails that I have examined I have never found a single individual in which there were any young cercariae free in the body of the host. In the comparatively few instances where free cercariae were found they were always fully developed and ready to encyst. The only snails in which free cercariae were found were some from which mature cercariae had already been seen to escape.

In the observed instances where mature cercariae were escaping from the snails the period of liberation extended over about sixty hours. In every instance it appeared that all of the cercariae in any snail were of practically the same age, so that after a period of swarming no cercariae would be set free until a new "brood" had matured. The sectioned material, whatever was the stage in the development of the cercariae, showed that in any snail all of

the sporocysts or rediae contained young cercariae which were in practically the same stage of development, and which would come to maturity at about the same time. The other embryos in the nurses were always of a markedly younger stage in their development, so that there would be no overlapping of the broods and a consequent continuous liberation of the cercariae.

When the cercariae have been set free from the snails they swim about actively for some time. Apparently the length of the period of activity has a definite correlation with the depth of the water in which the cercariae are liberated. In any event they show a strong positive heliotropism, so that in a vessel into which light is admitted only at the top, all of the cercariae become encysted at, or near, the surface of the water, on the side nearest to the source of the light. The strength of the heliotropic reaction was well shown when the mature cercariae were placed in shallow watch glasses for study.

If the glass was left undisturbed on the table all of the cercariae would become encysted on the sides of the glass nearest to the source of light. If, on the other hand, the watch glass was placed on the stage of a microscope and the light from the mirror thrown up through the bottom of the glass, the cercariae would become encysted on the bottom of the glass. By narrowing the pencil of light admitted through the stage of the microscope it was possible to segregate the most of the cercariae in a small area directly over the centre of the diaphragm, where the illumination was most intense.

LOOSS and LANG have stated that the cercariae of *Amphistomum subclaratum* may swim about for as many as fifteen to twenty eight hours before encysting. From eight to ten hours is given by Looss as being the usual extent of the free swimming period. At the end of this time they sink to the bottom and form their cysts.

The period of the active swimming of the cercaria of *D. temporatus* was always much shorter than the least period mentioned for *Amphistomum*. None of the cercariae were observed to remain active for more than one hour, while in a small dish all of those capable of forming a cyst would be attached within half an hour from the time of their liberation from the snail.



### The formation of the cyst.

Under normal conditions the cercariae swim quite directly to the surface of the water and attach themselves to the sides of the containing vessel or to any floating material, such as water weeds, which may be present. When ready to begin the process of encystment, the cercariae become firmly attached by means of the ventral sucker. This attachment seems to be absolutely essential for the formation of a perfect cyst. In a small dish where there were many cercariae some of them would be unable to maintain their attachment to the bottom, and when these were separated from the substratum the extrusion of the cystogenous material would continue but a perfect cyst would never be formed.

When rediae containing nearly mature cercariae were taken from the body of a snail and kept in water, the contents of the cystogenous glands of the cercariae were extruded just as though they were free in the water. The time which would elapse before the extrusion of this material was practically the same whether the cercariae were free in the water or still contained within the body of the redia. A perfectly formed, or even completely closed cyst was never formed by any of the cercariae which had attempted to encyst while inside the redia. The cystogenous material would form a straight hollow tube about the cercaria. There were no differences in the diameter of this tube throughout its length. The tail was seldom broken off from the body. In short, the attempt to encyst resulted in the extrusion of the cyst forming material but the movements necessary for the shaping of the cyst could not be accomplished while the cercaria was unattached and the result of the attempt was the open tube.

The observations recorded in the previous paragraph suggested that the stimulus causing the extrusion of the cystogenous material was the change in the medium surrounding the cercariae. To test this point fragments of infected snail livers were examined to ascertain the stage of development of the contained cercariae. A liver containing specimens of a favorable age was divided into two parts, one of which was put in a moist chamber, while rediae teased from the other part were put into water. When the cercariae of the second lot had extruded their cystogenous material, those of the first lot were examined. None of these showed any appearance of having extruded the cystogenous material; on the contrary, most

of the cercariae were moving about within the body cavity of the redia in a perfectly normal manner.

In order to provide more nearly similar conditions the following experiment was also undertaken: One lot of rediae were teased out in a dish of water, those of the other lot were also separated from the liver of the snail, but were put into a liquid obtained by crushing the livers of uninfected snails. In this experiment the results were similar to those obtained in the one last described. The cercariae in the rediae exposed to the water extruded the cystogenous material after they had been in the water for the usual time. Those inside the rediae which were put in the snail juices did not extrude their cystogenous material but finally died without having undergone any apparent change.

When the cercariae, after coming to the surface of the water, have become attached to some substratum the contents of the cystogenous glands begin to be poured out to the surface of the body. While this is taking place the cercaria is in constant motion. The anterior end of the body bends from side to side about the posterior sucking disc as an axis. By this means the cyst-forming material is moulded about the anterior end of the body as a hemispherical mass. The posterior part of the body — behind the ventral sucker — remains comparatively quiet until the tail has been broken off by its lashing which becomes especially violent at this time. When the tail has been broken off the posterior part of the body is drawn in and takes an active part in the shaping of the cyst. The opening at the narrow end of the cyst becomes closed by the formation of a layer of cyst material after the tail has been cast off and the posterior part of the body has begun its active twisting motion.

All of the cystogenous material is extruded within a short time, so that the cyst is completely formed within five minutes from the beginning of its extrusion.

When the cystogenous cells have given off their secretion the cercaria has become considerably reduced in size and now lies coiled up within the cyst (Fig. 5). Sporadic movements of the cercaria within the cyst may continue for a number of hours after the cyst is fully formed. Usually the tail is carried away from the body by its violent lashing and it may swim about for several minutes after its separation from the body.

The completed cyst is a flask-shaped structure considerably

flattened on one side where it was attached to the substratum. Its broader end encloses the anterior end of the cercaria. At the narrow, posterior end there is a funnel-shaped orifice where the cyst material extended up about the base of the tail before that organ was broken off.

The cyst is very fragile. It was found impossible to separate a cyst from the side of a glass jar without rupturing it and allowing the worm to escape.

The encysted cercariae were extremely sensitive to changes in the surrounding medium. When the water in a watch glass in which a number of worms had become encysted was allowed to stand for twenty four hours and was then replaced by fresh water, all of the worms came out of their cysts and moved about actively for several hours until death ensued.

These young worms which had been in the cyst for twenty four hours differed from the cercariae in appearance in that they were comparatively much narrower, and lacked the opaque masses along the sides of the body, the cystogenous glands of the cercariae.

Some experiments were undertaken to determine the ability of the encysted worms to withstand desiccation. A number of cercariae were allowed to encyst in each of several small watch crystals. When the cysts were fully formed the water was poured off from the dish and the cysts exposed to the air for varying lengths of time. An artificial gastric juice was used to dissolve the cysts after the desiccation was over, and in some instances a number of the cysts were broken up with needles and the worms liberated into a dish of water. In all of the experiments a period of desiccation of more than one hour proved fatal. The encysted cercariae left in water as a check for each experiment retained their vitality throughout the time of the experiment and all that was necessary in order to cause them to leave the cyst was that the water should be changed in the dish in which they were attached. The evidence gathered in another line of experiments showed that the cysts might remain in the water for at least six weeks and the young worms still be capable of recovering their activity when brought into a suitable environment.

PAGENSTECHE (1857) and REUSS (1903) have described a peculiar method of encystment for the cercaria of *Distomum duplicatum*. In this form the tail is not used at all as a swimming organ, but consists almost entirely of a gelatinous substance. When the cercaria

comes into the water the outer layers of the tail swell, and as they increase in size push forward over the body "enclosing it as in a wall". When the cyst has come to reach as far forward as the ventral sucker, the animal contracts and decreases the size of the anterior end of the body around which the cystforming material is extended until a complete capsule is formed. It would seem from REUSS' description that the cercaria becomes encysted without having become attached to any substratum.

## Part II.

### Experimental determination of the life history.

When the cercariae began to be liberated from the snails kept in the laboratory, and the manner of their encystment was observed, it became apparent that some animal which obtains its food by browsing over stones, water plants etc. along the banks of streams would probably be the next host of this parasite, whether or not it would prove to be the final one. The larvae of frogs, toads, and newts immediately suggested themselves as animals having such feeding habits.

On Oct. 30 a number of tadpoles of *Rana catesbiana* were secured and several put in each jar containing infected snails. The tadpoles came from a pond in the grounds of Biological Hall at the University of Pennsylvania, where *Goniobasis* is not found, so it seemed improbable that they would be infected with the parasite which was found about Princeton. As an added precaution all of the tissues of three of the tadpoles were carefully examined without finding parasites of any kind. When the tadpoles had been for a week in the jars containing the encysted cercariae, a dead individual was found. This one was examined for the presence of parasites with the following results: nine worms, which from the condition of the sexual organs could be recognized as young, were found in the intestine of this tadpole. The other organs of the body were entirely free from parasites. The worms in the intestine were about 2.5 mm. in length and 1 mm. in diameter at the posterior end. All of them were found in the last third of the intestine of the tadpole, scattered throughout that part of its length. During the time while they were under examination, as was also true in every other instance, the worms remained attached to the intestine of the host

by the large posterior sucker. The anterior part of the body was in almost constant motion.

Others of the tadpoles used in this experiment died from time to time and were examined for the presence of worms. The result of the examination was identical in every instance. A greater or less number of worms, ranging from ten to thirty one, was found in the posterior part of the intestine. In no case were any of the worms, or any other recognizable parasites, found in any of the other organs of the tadpoles.

The intestines of two of the tadpoles at the time of their death contained worms still within the cyst. Among the others, individuals of different ages could be recognized so it was definitely established that the tadpoles could serve as the host for the sexually mature worms.

Since it seemed probable from the number of worms found in each of the dead tadpoles that they had in many instances been the direct cause of the death of the host, some larger tadpoles were secured for further experiments. These were put into the jars containing encysted cercariae; but after they had remained there for a few days they were transferred to a jar in which there had been no snails. A tadpole from this jar was killed each week to note the development of the parasites. The conditions of the environment proved unfavorable for the tadpoles, and the last one of them died on Jan. 19th. 1909, after having been infected with the *Diplodiscus* for about nine weeks. The worms which were taken from the intestines of this tadpole had fully developed sexual organs, but, so far as could be determined from the examination of the jar, no eggs had been laid, or at least no embryos developed.

While the above described experiments were in progress, attempts were made to infect other animals. The intestines from infected tadpoles were fed to a turtle (*Chrysemys picta*), to toads (*Bufo lentiginosus*), and to frogs (*Rana virescens*). Two weeks after the third feeding of the turtle it was killed and the intestines examined for parasites. The only contents of the digestive tract was a dark mass in the cloaca. On microscopic examination this mass was shown to be made up of the remains of the tadpole intestines; but no trace could be found of the worms, twenty in all, which had been fed with the tadpole intestines.

The frogs, five in number, which were used in this experiment, were secured from a spring which was at least one mile from the

nearest body of water in which *Goniobasis* was known to occur. Two of the number were killed on the day when the others were first fed, and their intestines examined for the presence of worms. No Trematodes were found in the digestive tract, nor in any of the other organs of the body. The three remaining frogs were fed with the intestines of the infected tadpoles from time to time, just as the latter happened to die. One of the frogs was killed a week after the first feeding. In its cloaca were found seven worms. A second frog which had been fed with the infected intestines three times, was killed three weeks after the last feeding. Five worms were found in the cloaca and in the lower part of the intestine of this specimen. The third frog was lost through its jumping out of the jar and drying up in the bottom of the can in which the jar was kept to exclude the light.

The number of worms found in the digestive tract of either of the frogs fed with the tadpole intestines was considerably smaller than the whole number of worms contained in the latter at the time of feeding. In neither case was the number in the intestines known with certainty, but in the intestines fed to the first frog twelve worms were counted. As the tadpole intestines were full of dark colored sediment and plant tissues it is probable that some of the worms were overlooked in making the count; as proved to be the case in every instance when the worms were counted in the intestine, and the latter then torn with needles to allow the worms to escape.

In discussing the transfer of the encysted cercariae of *Amphistomum subclavatum* to the vertebrate host, Looss says (1892, p. 166):

“Solche Cysten sammeln sich während des ganzen Sommers im Bodensatz der Gewässer an und werden von ihren Wirthen hauptsächlich während der Winterszeit aufgenommen. Diese verbringen, wie bekannt, die Frösche im Schlamm vergraben; sie genießen Schlamm und nehmen dabei regelmäßig auch die Wurmcysten mit auf. Bei allen den Fröschen, die ich im Winter und im allerersten Frühjahre erhielt, fand ich oft recht ansehnliche Mengen von Schlamm im Magen und Darm und in diesem bewegten sich stets einige, oft aber 20—30 ganz junge Amphistomen von den Größenverhältnissen der Cercarien: neben ihnen waren zum Teil Reste der Cysten zu sehen. Auf Grund dieser unzweideutigen Tatsachen hin habe ich es unterlassen, besondere Fütterungsversuche anzustellen.

Die Weiterentwicklung des Wurmes erfolgt, wenigstens im ersten Frühjahr, ziemlich langsam."

LANG states that, in some instances at least, the transfer of the encysted cercariae of this form comes about through the fact that the adult cercariae encyst on the skin of the Batrachians, and when this is shed, the worms are taken into the digestive tract along with the old cuticle and then find their way to the cloaca, where the remainder of their development takes place.

In the light of the observations recorded above, it seems improbable, to say the least, that the transfer of the encysted cercariae of *Diplodiscus temporatus* to the vertebrate host takes place in a similar manner. In both the bodies of water where the infected snails were found in abundance there were very few water plants of any kind floating on the surface. The banks, on the other hand, were covered with rocks which would serve as a suitable place for the attachment of the cercariae when about to encyst. On the basis of the observations made in the laboratory, it would seem that the only way in which the cysts would be likely to reach the bottom would be for them to be formed on water plants, which on their decay would set the cysts free in the water.

Granting that the cercariae become encysted on the banks, or on hard bodies floating in the water, there are two possibilities for their transfer to the digestive tract of a Batrachian where they could complete their development. They might be taken up from their place of attachment by a tadpole while it was browsing over the rocks or the vegetation along the banks. In this event it would at once be placed in its natural environment where the further development might go on to its completion. In tadpoles of *Rana catesbiana*, which may require one year to reach the adult condition, the worms might become sexually mature and give off their sexual products before the time for the metamorphosis of the tadpole.

In those tadpoles which undergo their metamorphosis during the same season in which the eggs from which they develop were laid, the fundamental changes undergone by the digestive tract of the tadpole might cause the voiding of the worms along with the old lining of the gut.

The other alternative would be that the cysts would be taken up from their attachment by some animal which could not serve for the final host, in some of whose tissues the worm would become again encysted. This intermediate host, provided it was included

in the dietary of some Batrachian, would serve as the necessary step between the encysted worm and the vertebrate host. With such a cycle in mind, many of the aquatic forms taken in the waters where infected snails were abundant were examined for the encysted stage of *D. temporatus*. The only animal in which cysts or free worms which might possibly be referred to this species were found was one of the common "darters", (*Eltheostomata sp.*). These little fish feed continually among the rocks along the banks of the canal where the infected snails abound, and can readily be taken with a dip net. Nearly every one examined contained many Trematodes, usually of several species. Some of these worms were identical in appearance with young specimens of *D. temporatus* which had lately left the cyst. These small fish are known to be taken as food by the larger frogs, so there is thus shown a possible means of the transfer.

Another possible intermediate host would be the small tadpoles which, after having eaten the cysts would be in turn eaten by an adult frog. In this connection some observations made by Prof. CONKLIN on the encysted stage of *Distomum atri-ventre* are instructive. The vertebrate host of this Trematode is a frog, toad or newt. When young tadpoles were kept in the jars in which the encysted worms were abundant the latter were taken up in large numbers by the tadpoles. For some reason none of the young worms which came from the cysts remained in the gut of the tadpoles, but all of them made their way from the gut to some of the other organs of the body, where they became once more encysted. None of the organs of the body were free from the attacks of the parasite. They were found in the spinal canal, liver, body wall etc. Some of the tadpoles when sectioned were found to contain as many as twelve encysted worms, so they would prove a fertile source of infection if eaten by an adult frog, as very oftens happens under natural conditions.

The tadpoles used in these experiments were the young of *Rana virescens* which can, in the adult stage, serve as the vertebrate host of *D. atri-ventre*. From this fact it seems probable that there must have been some reason connected with the size of the tadpoles which caused the worms to migrate from the gut into the other tissues. This occurrence seems all the more singular when it is compared with the behavior of the young worms of *Diplodiscus temporatus* which had been taken into the digestive tract of tadpoles.



The behavior of these last mentioned worms argues against there being any physiological difference between the digestive juices of the frog and tadpole which would account for the migration and encystment of the young worms in Prof. CONKLIN'S experiments.

### Part III.

#### Embryological.

##### 1. The origin of the parthenogenetic eggs.

The earliest papers dealing with this question, since they were published before it had been definitely established that every cell comes from a preexisting cell, are of historic interest only. As late as the middle of the past century MOULINIÉ (1856) and PAGENSTECHER (1857) describe „endogenous cell formation“ as being the mode of origin of the germ cells in the sporocyst and redia of the Malacocotylea.

WAGENER (1866) traced the origin of the germ cells to cells in the body wall of the sporocyst which become differentiated from the surrounding cells, and finally take on the characters of germ cells.

LEUCKART (1882) concluded, from his studies of the life history of the liver fluke, that the germ cells in the nurse generations may be traced directly to the egg. His idea is that they are embryonic cells which have not become at all differentiated in the formation of the sporocyst; but have come over in the body cavity of that generation.

THOMAS (1883), working on the same form which LEUCKART had studied, came to the conclusion that the germ cells may be formed either in the manner described by LEUCKART, or that then may arise from cells in the body wall.

BIEHRINGER (1884) describes their origin in the body wall.

SCHWARZE (1886) supports the view of LEUCKART: That the germ cells may be traced directly to the egg, without their having undergone any differentiation.

The later workers on this subject: LOOSS (1892), REUSS (1903), HASWELL (1904), TENNENT (1905) and ROSSBACH (1906) are agreed that the germ cells in the nurse generations arise in the body wall.

LOOSS, however, apparently considers them to be undifferentiated cells which are localized in a particular part of the sporocyst. In the summary of his paper he says: „Die Keimprodukte nehmen

bei allen 3 Formen ihre Entstehung aus einem Keimlager, welches aus embryonalen, bei der Organentwicklung des Tieres nicht verbrauchten Furchungselementen besteht (5). Dieses Keimlager bildet bei den Embryonen eine epitheliale Auskleidung der Leibeshöhle, es lokalisiert sich bei den Redien bis zur Bildung eines förmlichen, aber noch wandständigen Keimstockes, welcher bei den Cercarien als noch mehr individualisiert und in das Innere des Leibes gerückt aufgefaßt werden darf.“

In *Diplodiscus temporatus* the facts seem to me to support the opinion set forth by THOMAS, namely: that the germ cells in the sporocyst may be traced directly to the egg, or that they may arise in the body wall of the sporocyst.

A comparison of Figs. 9, 10, 11, 12 and 13, which represent sections through sporocysts of different ages, will show the grounds for this conclusion. In Fig. 9, which is a section through one of the youngest sporocysts found, the only cells present in the body cavity are several eggs more than half of which are undergoing the maturation division. In the wall of the sporocyst there are many nuclei in a homogeneous layer of cytoplasm.

In a section through an older sporocyst, as is represented in Fig. 10, the body cavity contains a considerable number of eggs, practically all of which are in the same stage of development. Of the whole number found in this section, only one has undergone the first segmentation division, while seven show a polar body attached. At this stage in the development of the sporocyst the internal layer of the body wall is made up of a layer of cytoplasm in which there are present a number of nuclei. This cytoplasmic layer is of practically the same thickness throughout its extent. The nuclei are uniformly distributed around the whole circumference of the body wall, and are of practically the same size.

In a still older sporocyst (Fig. 11). — the greater age is shown by the development of the contained embryos — there is shown the beginning of the localisation of the cytoplasm and nuclei to form the ovary (Keimlager). On one side of the sporocyst the cytoplasmic layer of the body wall still retains a character similar to that shown in Fig. 10. On the opposite side, however, the thickness of the layer has increased to more than twice that of the former side. In the deepest part of the ovary each nucleus is surrounded by a definite mass of cytoplasm which has a sharp outline: a cell wall. All of these cells which were cut in the proper plane show an

attachment to the outer layers of the wall through a more or less attenuated strand of cytoplasm.

The earlier stages in the formation of the egg cells are shown at the edges of the ovary in the cytoplasmic layer on either side of the sporocyst. At these points, where the thickness of the cytoplasmic layer is intermediate between that of the ovary and that of the opposite pole of the sporocyst, there is taking place the formation of definite cells, by the ingrowing of cell walls which isolate a single nucleus with a definite amount of cytoplasm. At first these walls usually extend entirely through the cytoplasmic layer so that the resulting cell is roughly cuboid in shape. The distal end (next to the body cavity) soon becomes rounded and shrinks away from the inner wall of the sporocyst so that the resulting cell has the shape of a half ellipse. Further inward, toward the deepest part of the ovary, the cells become narrower at their bases and consequently higher.

In the stage shown in Fig. 12 the process of localisation has gone further. Most of the nuclei in the cytoplasmic layer are now contained in that end of the sporocyst where the cytoplasmic layer is the thickest. Some fully formed cells-(eggs) one of which has already given off its polar body, are being set free from the ovary into the body cavity; which contains embryos in two quite distinct stages of development.

In the fully developed sporocyst the ovary has the appearance which is shown in Fig. 13. Here the cytoplasmic layer about the greater part of the body cavity is very thin and contains only a few scattered nuclei. The ovary, on the other hand, is proportionately very deep. It is made up of cells each of which has its nucleus at the distal end. The oldest, tallest, cells reach nearly to the surface of the ovary and retain their connection with the inner layer of the body wall through a very thin strand of cytoplasm. In the interstices between the bases of the taller cells there are other cells which extend only a short distance from the muscular layers of the body wall. These last mentioned cells are attached by comparatively broad bases so that they are nearly hemispherical in shape. They undoubtedly represent earlier stages in the development of the eggs, comparable to those found at the borders of the ovary in the stage represented in Fig. 11.

The figure given by HASWELL (1903) of the ovary of *Echinostomum* sp. is very similar so that found in *Diplodiscus temporatus*;

although in his form the germ cells are more closely crowded together and are more regular in form, resembling a closely packed mass of epithelial cells.

When the conditions found in a young sporocyst (Figs. 9 and 10) are compared with those present in older ones (Figs. 11 and 12) it becomes at once apparent that there are two definite „broods“ of embryos (germ balls) formed inside the nurse generation. That the first lot of eggs originated from cells which have come over in the embryonic development without having been attached to the body wall seems to me by far the more probable view.

As shown in Fig. 10. there are no definite cells in the cytoplasmic layer of the body wall of the sporocyst at this stage. Therefore to suppose that the eggs present in the body cavity at that stage had arisen in the wall would necessitate the inference that cells had been formed at some places in the wall and set free from it before any recognizable activities in the way of cell differentiation had begun over the remainder of its area.

Another difference is shown in comparing Figs. 9 and 12. In the younger sporocyst many of the eggs in the body cavity are undergoing the maturation division. In the older sporocyst one of the eggs, still attached to the wall of the ovary, has already formed the polar body. The study of other similar instances shows that in the older sporocysts maturation commonly takes place before the eggs are set free from the ovary.

As has been pointed out by KORSCHULT & HEIDER, in their Text Book, there is really no fundamental difference in the egg cells whichever may have been the mode of their origin. The whole question is in reality one which concerns the location, and not at all the nature, of the cells under discussion.

REUSS (1903), TENNENT (1905) and ROSSBACH (1906) figure dividing germ cells still enclosed in the body wall, although TENNENT states that this is of rather uncommon occurrence in *Bucephalus*. He says, however, that the cells which he interprets as polar bodies, are usually given off before the germ cells are set free from the „Keimlager“. In *Diplodiscus* I have never found a single instance where the eggs had begun to segment before they were free in the body cavity.

Since the so-called „germ cells“ in the nurse generations of the Malacocotylea prove to be parthenogenetic eggs, the „Keimlager“ from which they arise must be an ovary, and on this ground a

comparison with the development of the eggs in the hermaphroditic sexual generation will be of interest.

SCHUBMANN (1905) in his study on the oogenesis of *Fasciola hepatica* finds that the oocytes become separated from the walls of the ovarium over a greater part of their surface, but that they remain for a long time connected with the wall through a narrow strand of cytoplasm. His figg. 2, 3, 4, and 12, tab. 34, represent a conditions such as is commonly found in the ovary of the sporocysts of *Diplodiscus*: as is shown in Fig. 13. Concerning the function of this cytoplasmic connection he says: "Ähnlich wie bei *Ascaris megalcephala*, glaube ich, daß auch bei *Distomum hepaticum* der Eistiel die Hauptaufgabe hat, dem wachsenden Ei Nahrung zuzuführen. Diese Vermutung glaube ich stützen zu können durch die Tatsache, daß ich im Eistiel stets dunkle, körnige, unregelmäßige Partikel sah, die sich dort, wo der Stiel in die Oocyte übergeht, besonders zahlreich finden. Die Partikel sind der Eizelle durch den Stiel zugeführte Nahrungsmassen. In den figg. 2, 3, 4 sieht man deutlich, wie diese dunkler gefärbten Körperchen in die Zelle hineinrücken, um von dieser als Nahrung aufgebraucht zu werden."

KERBERT (1881) describes the same appearance of the oocytes in *Distomum westermanni*, but gave to it a very different interpretation. He considered the pedicle to be a long thin amoeboid process of the egg cell. He makes no mention of any special function for this part of the cell and apparently considered its relation to the wall of the ovarium to be simply contact instead of cytoplasmic continuity.

### The Maturation of the Parthenogenetic Eggs.

GROBEN (1882), LEUCKART (1882) and SCHWARZE (1886) held that the germ cells within the nurse generations of the Malacotylea were true parthenogenetic eggs, and that consequently the life cycle was heterogenesis.

BLEHRINGER (1884) characterized the development as "internal budding". SCHAUINSLAND (1883) described the developmental cycle as a true alternation of generations, to which he gave the special name Alloigenesis.

LOOSS (1892) characterized the development as a metamorphosis, he says: "Die Entwicklung aller Formen kann ohne Zwang aufgefaßt werden als eine Metamorphose, welche auf mehrere Generationen sich verteilt (SARS, LEUCKART). Der Annahme einer Partheno-

genesis scheint mir der Umstand entgegen zu stehen, daß aus dem Keimstocke nicht nur Eizellen, sondern auch andere Elemente (Wandzellen) gebildet werden."

None of these investigators gave any attention to the questions of the formation of polar bodies. Their arguments for or against a parthenogenetic development of the germ cells are purely theoretical.

In recent years a number of papers have appeared which deal with the question of the character of the development of the germ cells in the nurse generations, although none of them have been strictly cytological in character.

COE (1896) in studying *Fasciola (Distomum) hepatica*, — the form on which LEUCKART had based his conclusions concerning parthenogenesis in the Malacocotylea — was unable to find any maturation divisions or polar bodies. He states, however, that the absence of the formation of a polar body i. e. the division of a germ cell into two unequal cells only one of which develops further, does not necessarily weigh against the „Einatur“ of the germ cell. He would trace back the maturation process into the earlier history of the germ cells where at some definite division a parent cell divides into two cells, each of which is a definitive egg. He compares this process to the development of spermatozoa, where all of the ultimate cells become of the same size and character. This conclusion has, of course, no observations for its support, and besides it is opposed to all the known facts of oogenesis.

REUSS (1903) concluded as the result of his studies on *Distomum duplicatum*, that there was a true maturation of the germ cells within the sporocyst of this species. His evidence was, however, very fragmentary, consisting only in the fact that he found small cells with coarsely granular, apparently degerating, nuclei attached to the larger germ cells, before these began to segment. He figures (fig. 12 and 13) what he considers to be a maturation division. The only evidence in favor of this conclusion is, however, that there is no small granular nucleus attached to the germ cell in which the spindle occurs. This fact appears to be for him sufficient evidence that the result of the mitosis figured would have been the cutting off of a polar body — (one of the coarsely granular nuclei) — from the large germ cell.

REUSS figures three polar bodies as being the number usually found. He states that they persist for a long time attached to the egg; and it would seem from his figures of some of the later seg-

mentation stages that he had counted the so-called "polar bodies" as segmentation cells.

HASWELL (1903) noted the same sort of cells, "with deeply staining homogeneous nuclei", lying near the ovary "(Keimlager) in the body cavity of the sporocyst of *Echinostomum* sp. He says in regard to these cells: "If they are not to be regarded as of the nature of polar bodies it seems difficult to account for them".

TENNENT (1906), in describing the development of the germ cells in *Bucephalus* says: "The first appearance of activity in the germ cell itself is the cutting off of a small cell (fig. 15, b.) (As has been already noted this may take place in the wall.) This cell differs in appearance from the much larger germ cell in that its nuclear contents are much more coarsely granular. These contents in a later stage are seen gathered together into two masses, the larger nucleus of the germ cell having in the mean time moved to the opposite periphery of the cell. In stages which I believe to be still older, a second cell has made its appearance, and still later there are three, two of which seem to be the result of the division of the first cell (fig. 15, c.)."

ROSSBACH (1906) points out the resemblance of the so-called polar bodies of REUSS to the very young germ cells. He states that he has never seen the formation of a polar body in any of the material which he has studied, and expresses a doubt as to the occurrence of this phenomena in any of the eggs (germ cells) arising in the nurse generations of Trematodes. He admits, however that there is a possibility that maturation of the germ cells may occur. "Obwohl es mir, gleich wie COE am Miracidium, nicht geglückt ist, bei Sporocysten und Redien Richtungsspindeln festzustellen, so will ich damit jedoch nicht behaupten, daß eine Reifung der Keimzellen nun auch ausgeschlossen sei. Die Keimzellen haben ja ohne weiteres eine große Ähnlichkeit mit Eizellen, neuerdings sind auch solche Reifungserscheinungen von den Keimzellen der Dicyemiden, wo die Verhältnisse sehr ähnlich liegen, durch HARTMANN bekannt geworden. Alles das spricht dafür, daß vielleicht auch die Keimzellen der Ammen der digenetischen Trematoden eine solche vor ihrer Furchung durchzumachen haben; wenn es mir selbst auch nicht gelang, eine solche nachzuweisen, so mögen andere Forscher darin vielleicht glücklicher sein! . . . Solange nicht gezeigt wird, daß diese Zellen aus der Keimzelle vermittels einer Reifungsspindel hervorgehen, ist es mir unmöglich die REUSS'sche Auffassung anzuerkennen."

There are often found, according to ROSSBACH, germ cells still within the keimlager near which are situated a number of smaller cells with coarsely granular nuclear contents. These smaller cells are said by him to be set free into the body cavity of the sporocyst along with the germ cells with which they remain in contact. These are, he says, the same sort of cells as those which have been described by REUSS as having arisen from the germ cells by maturation divisions.

As regards the nature of the development of the germ cells, ROSSBACH supports and elaborates the view of COE, that the formation of a polar body is not of necessity the criterion for determining the "Einatur" of the germ cells in the nurse generations of the Malacocotylea.

He would, with COE, trace back the maturation („ursprüngliche Richtungsteilung“) to the division of a primitive germ cell into two functional egg cells, each of which would on its division give rise to a germ ball.

In order to provide a basis for the comparison of the details of the maturation division it has seemed advisable to describe the process in a typical cell of a germ ball. In any resting cell the nucleus is comparatively very large and is usually centrally placed in the cell (Fig. 14). In all stages, except in the egg and in the first two or three divisions in the formation of the embryo, the cell walls are rather indistinct, and often cannot be made out at all.

All the nuclear divisions, both those in maturation and in the segmentation are entirely intranuclear. In no stage in mitosis, so far as I have been able to make out, is there an opening of appreciable size between the interior of the nucleus and the cytoplasm of the cell body.

Within the nucleus practically all of the chromatin is gathered into one (sometimes two) caryosomes. These structures are surrounded by a mass of less densely staining material of which narrow strands stretch out for some distance toward the periphery of the nuclear membrane. The remainder of the contents of the nucleus are quite homogeneous and stain very lightly. The caryosome is almost always situated a little excentrically in the nucleus, but there seems to be no constant relation between its position and any other factor such as the cleavage planes, shape of the nucleus, etc.

As the mitosis is intranuclear I have given considerable time to searching for the centrosomes in the resting cells. In the telophase of mitosis the centrosomes for so long as they remain clearly



distinguishable are situated near to the mass of chromosomes which are fusing to form the caryosome. In the latest telophase, after the caryosome has become a sharply marked out mass and is surrounded by the layer of less densely staining material, the centrosomes can no longer be distinguished. The most careful study has failed to show whether the centrosome in the resting stage is situated within the darkly staining material about the caryosome, or whether it lies within an indentation of the caryosome itself so that it would be within the circumference of the latter body. The centrosomes first become apparent in the division of a nucleus at a stage when the spireme formation is well advanced. At this time there are two centrosomes and a well developed spindle between them. All of the earlier stages in the development of the achromatic figure are concealed within the caryosome, or the darkly staining mass about it.

#### The Formation of the Spireme.

The nuclei in the following series of figures were drawn from different embryos, which accounts for the differences in their sizes. The resting cells, as has been previously described, have the appearance shown in Fig. 14. The first stage in the prophase of mitosis shows the beginning of an increase in the size of the caryosome at the expense of the nucleoplasm, (Fig. 15). As the nucleoplasm is taken up by the caryosome there become apparent a number of threads, (linin?) which connect the central mass with the nuclear membrane. Between these strands there are left empty spaces, (Figs. 16 and 17), so that the central mass appears to be suspended by threads from the nuclear wall.

In the formation of the "suspensory threads" it can be determined that each one is double, having been formed by the apposition of the outer walls of an area of nucleoplasm, (Fig. 15). In early prophase stages the contents of the nucleus, outside of the caryosome, appears to be marked off into sectors by denser areas which later go to form the "suspensory strands". In the resting nucleus, however, I have never been able to distinguish any differentiation in the nucleoplasm which could be interpreted as marking out definite areas.

At a stage when the greater part of the contents of the nucleus has been taken up by the caryosome, (Fig. 16), the latter body has lost its intense staining reaction and now has a uniform homogeneous structure, and stains a comparatively light color.

The next stage in the formation of the spireme is marked by

the appearance of rather fine, densely staining, granules which are scattered throughout the "central mass", (Fig. 17). These granules increase in size, (Fig. 18), until they fill the central mass. Where the granules come in contact they fuse with one another, to form a continuous thread, (Figs. 18, 19 and 20). When they first become arranged to form the spireme thread the latter lies coiled up within the central mass, which has not as yet increased in size since the time of the condensation of the contents of the nucleus.

When the spireme becomes definitely established as a thread, there ensues a period of rearrangement of the nuclear contents. The spireme thread grows at first faster than the diffusion of the "central mass" takes place so that at a number of points the chromatic thread forms protuberances on the surface of the latter, (Fig. 19). In later stages the rearrangement of the less chromatic part of the nuclear contents goes ahead of the growth of the spireme thread, as shown in Fig. 20. This rearrangement of the nucleoplasm follows apparently the same lines, traversed in an opposite direction, when it was taken up by the caryosome. Each "suspensory strand" becomes separated into its two component parts, (Figs. 18 and 19), and these walls become further and further separated with the expansion of the "central mass". In a stage as shown in Fig. 20, the nuclear contents have become extended to fill the entire cavity inside the nuclear membrane, while there is yet a more darkly staining area about the spireme thread. In later stages when the chromosomes have become differentiated, and are being arranged to form the equatorial plate, the whole of the nucleoplasm has a uniformly light staining reaction.

The spireme thread in its later growth comes to fill the entire nucleus (Fig. 23). Sometimes before the redistribution of the nucleoplasm is completed, the spireme thread becomes constricted at a number of points so that it appears like a chain of very long beads. The characteristic shape of the component granules (Figs. 24 and 25) serves to distinguish such a stage from one in which the spireme thread is being formed by the fusion of the granules as in Fig. 17.

The constrictions separating the chromosomes become deeper until the latter are sharply marked off from one another, (Fig. 24). Later the chromosomes become separated from one another by a little distance, but for some time they remain connected together by thin strands of achromatic material (Fig. 25).

In a side view of a nucleus which seems to be in a stage slightly earlier than the last figured, the chromosomes appear massed together while they are evidently being arranged to form the equatorial plate. In the metaphase the chromosomes have lost their connecting fibres, so that each one is distinct from all the others (Fig. 26).

Fig. 27 and 28 represent later stages in the formation of the chromosomes and their arrangement about the middle of the spindle to form the equatorial plate. In these figures it will be seen that the centrosomes are very prominent. They are comparatively large and stain, with the haematoxylin, practically as deeply as the chromosomes.

In Fig. 26, which represents a section through the equatorial plate of a nucleus in the metaphase of mitosis, the chromosomes are seen to be arranged throughout the greater part of the area of the nucleus. In other sections they were found in a ring about the periphery of the nucleus, so there is no constancy in their arrangement.

In such a section, at right angles to the spindle, the chromosomes are usually somewhat dumb bell-shaped, and of practically equal size. In all cases where the section is cut in such a manner as to show the entire number of chromosomes, there are found to be sixteen. In especially favorable side views of the mitotic figure, before the splitting of the chromosomes, this count can be verified (Fig. 28).

In side views the shape of the chromosomes is elliptical, their diameter being about one half their length. At no time in the mitosis do the chromosomes assume the long filamentous shape such as has been figured by GOLDSCHMIDT (1905) for the chromosomes in the egg from the hermaphroditic generation of one of the *Heterocotylea* (*Polystomum*).

In the figure last mentioned, as well as in all figures of side views of the mitotic figure, the prominence of the achromatic figure is well shown. In reality the linin fibres are much stouter than they are shown in any of the figures. They are represented by thin lines only on account of the method by which the drawings were made. If they had been drawn to scale they would, in a black and white figure, be nearly as prominent as the chromosomes. Each of the spindle fibres is made up of a number of elements. There were most commonly four of these elements in each fibre.

To give an idea of their diameter it may be said that in any cell each fibre was of about the same diameter as the centrosome in the same nucleus.

In the anaphase of the division the chromosomes are drawn apart, from the equatorial plate, each daughter plate converging toward the centrosome at the corresponding side of the nucleus. At the beginning of this process the nucleus still retains its nearly spherical shape: but in later stages, when the chromosomes have been drawn up close to the centrosomes, the outline of the nucleus becomes elliptical. The long axis of the ellipse corresponds with that of the mitotic figure.

At about this stage (when the daughter chromosomes are gathered in a mass near the centrosomes, and those in the centre of the mass have begun to lose their identity) there is the beginning of a constriction about the middle of the nucleus. This constriction seems to take place rather slowly, to judge from the correlation between the stages in the constriction of the nucleus and the condition of the mass of daughter chromosomes found in each of its ends.

On one occasion a division was observed to take place in a living sporocyst which I was studying. When this nucleus was first observed (it is impossible to state with certainty whether or not it was a germ cell, although its location at the broad end of the sporocyst as well as its large size would make this inference seem probable) it was spherical in shape, and differed in no appreciable respect from the nuclei surrounding it. When noticed again it had become considerably elongated and there was a slight constriction about its middle part. For the remainder of the time until the complete separation of the daughter nuclei, this nucleus was constantly under observation. My notes show that from the time when it was first noticed that this nucleus was different from the others, until the time when the daughter nuclei had separated, a period of twenty minutes had elapsed.

As seen under the comparatively low magnification used, all that could be observed was that the constriction became gradually deeper and deeper until finally the nucleus became separated into two parts. The whole cycle of events resembled an amitotic division which, indeed, at the time I considered it to be.

The study of sections of preserved material has shown, however, that the facts above recorded are of normal occurrence during the mitosis in this trematode.

The constriction about the middle of the nucleus becomes deeper and deeper involving, apparently, only a short section of the nuclear membrane. In the last stages of the separation of the daughter nuclei they are connected only by a narrow strand of the membrane, and each half is nearly spherical in shape. When the two sides of the nuclear membrane come together, at the end of the period of constriction, they fuse and the connecting strand of tissue is broken.

At no time, so far as I have been able to determine, is there an open communication of any appreciable size between the cytoplasm of the cell body and the interior of the nucleus.

After the daughter nuclei have separated from one another they move to opposite ends of the cell and then the cytoplasm of the body of the parent cell becomes separated into two parts by the ingrowth of a constriction of the cell wall.

Within the daughter nuclei the chromosomes continue to fuse into a mass until all of them have lost their individuality and they form a body with a regular outline, which is the caryosome. The less densely staining material becomes localized about the caryosome, and we have again a typical resting nucleus of a cell of a germ ball.

The striking similarity between the late telophase in the mitosis of *Diplodiscus* and a typical amitotic division suggests a possible explanation of the results which have been obtained by some of the investigators of cell division in Cestodes and Trematodes. In a stage such as is shown in Fig. 30, and as would appear in all later stages of division, we have an appearance which might easily be interpreted as a true amitotic division, since practically all of the evidences of mitosis have disappeared. The later telophase would present conditions showing all of the usual stages of amitosis, such as have been figured by CHILD (1905) for the various tissues of *Moniezia expansa*.

In all of my preparations of *Diplodiscus*, while there have been many instances of what at first sight seemed to be amitosis, a careful study has shown that there would invariably be some of the characteristics of mitosis by which it could be definitely determined that the division of the nucleus under observation had taken place by the usual method of mitosis as previously described.

#### The maturation division.

The maturation division in the parthenogenetic eggs differs in several respects from a typical segmentation division, as above described.

The resting nucleus in the oocyte is similar to that in one of the segmentation cells. In the maturation stages, however, even before the formation of the equatorial plate, the nucleus becomes elongated in a direction corresponding to the long axis of the egg. In every observed instance where the maturation division was taking place, one end of the nucleus was close to the wall of the cell, and, indeed, usually in contact with it. In the eggs still attached to the ovary the nucleus is apposed to the cell wall at the broad, distal, end of the egg. In those eggs in the young sporocyst which were undergoing their maturation while free in the body cavity, there was, of course, nothing by which any definite orientation could be determined. In all cases, however the shape of the egg was elliptical instead of nearly spherical as in the segmentation cells.

The formation of the spireme for the maturation division differs very markedly in one respect from the same process in one of the segmentation nuclei. In the maturation division I have never found a stage corresponding to that in the segmentation division, where the greater part of the contents of the nucleus are gathered up into a single central mass which is "suspended" from the nuclear membrane.

In the maturation division, on the other hand, the caryosome, although it increases slightly in size, never becomes a lightly staining mass. While granules can be recognized in the caryosome after it has reached its greatest size for this division, they are from the first, larger and less distinct than in the segmentation nucleus. They immediately fuse to form the spireme thread, which lies in the densely staining mass of nucleoplasm, that formerly surrounded the caryosome.

On the growth of the spireme this densely staining area increases in size, and becomes lighter in color until it is finally indistinguishable from the remainder of the nucleoplasm.

The fully developed spireme in the maturation division occupies a smaller portion of the nucleus than does the spireme in the segmentation divisions. It is always confined to the portion of the nucleus nearest the cell wall of the egg (Fig. 32). The chromosomes are formed from the spireme in the manner already described for the segmentation divisions (Fig. 33).

In Fig. 36 and 37, which are drawings from eggs undergoing their maturation free in the body cavity of the sporocyst the

mitotic figure shows several points of difference from a common segmentation mitosis. In some instances (Fig. 37) the spindle extends through nearly the entire length of the nucleus. In most instances, however, the mitotic figure occupies only a comparatively small part of the nucleus (Fig. 36).

The chromosomes in the maturation division are very different in appearance from those seen in the segmentation stages. On comparing Fig. 35, where the chromosomes are arranged in an equatorial plate for the maturation division, with Fig. 45, a section through the plate of the first segmentation division, the difference in the size and shape of the two sorts of chromosomes is strikingly shown. In any of the maturation divisions the size of the chromosomes is scarcely more than one half that of those present in a segmentation division. It should, however, be pointed out, when such a comparison is made, that in segmentation mitoses there are great differences in the size, and to a lesser extent in the shape, in the chromosomes found in different nuclei, even those within the same germ ball.

In the shape of the chromosomes during maturation there is as striking a difference as was noted in their size. In a polar view of the equatorial plate of a maturation mitosis (Fig. 35), the chromosomes are nearly circular in outline. In a side view of the spindle (Fig. 34), they are somewhat elongated in the plane of the plate; but this elongation is very slight when compared with the chromosomes in a segmentation mitosis as is shown in Figs. 26 and 45.

The achromatic part of the mitotic figure is made up of finer fibres in the maturation than in the segmentation division. In some eggs it can be only imperfectly made out. This may in part be due to the fact that the contents of both the egg cell and its nucleus are denser than are those of the segmentation cells of the embryo.

The centrosomes alone, of all the structures within the nucleus, appear during mitosis to be of the same size and character in both the maturing eggs and in the segmenting cells of the embryo. The location of one centrosome within the nucleus at the time of the maturation division is often some distance from the corresponding end of the latter; but otherwise there is apparently, so far as concerns the centrosomes, no difference between the two types of division.

In the anaphase of the maturation divisions the daughter plates are drawn apart so that the one which is to remain in the nucleus comes to lie in the centre of that body; while the one which is to be extruded into the polar body goes to the extreme end of the nucleus where the latter is in apposition to the cell wall. The earliest stages in the extrusion of a polar body I have been unable to find in any of my material. In a later stage as shown in Fig. 38 the interior of the polar body is continuous with that of the nucleus through a rather broad stalk. In this stage the chromosomes in both of the daughter plates still retain their individuality, and, indeed, have not been drawn up to form a close cluster, so it seems probable that in this instance we have to do with a comparatively early stage in the process.

In the egg represented in Fig. 39, there is still a very narrow connection between the polar body and the nucleus. The chromosomes of each daughter plate have, for the most part, lost their identity. They form a homogeneous mass which shows only about the outer border any trace of its origin from separate chromosomes. From the evidence given in the last mentioned figure it would seem that just as in the segmentation divisions, the constriction of the nucleus to cut off the polar body is a comparatively slow process. The separation of the polar body becomes complete only after the chromosomes in both daughter plates have become indistinguishable from one another. In the nucleus of the ripened egg they have fused to form the caryosome; in the polar body, on the other hand, there is never a sharply defined body comparable to the caryosome, but the chromatin material becomes scattered throughout the nucleoplasm in the form of irregular granules. At first these granules are distinct from one another. Later the whole mass of the polar body has a uniform staining reaction, as if the chromatin material was evenly distributed, as in a solution.

At no time in the formation of the polar body, at least in no stage later than the earliest one that I have found (Fig. 38), is there any evidence that the polar body contains other than nuclear material. In Figs. 38 and 39 it will be seen that the membrane which forms the wall of the polar body is a direct continuation of the nuclear membrane. It seems probable, also, that the separation of the polar body is accomplished in the same manner as that of the daughter nuclei in a segmentation cell: i. e. by the fusing of the nuclear membrane when the two sides come together, at the



close of the period of constriction, and the subsequent breaking of the strand of tissue formed by their fusion. From the appearance of the cell wall as is shown in Fig. 38, it would seem that there was an active pushing out of the nucleus at the time of the extrusion of the polar body. In this egg the cell wall extends up around the narrowest part of the constriction between the nucleus and the polar body, just as would be true for any elastic membrane which had been ruptured by pressure from within.

In only a single instance among all the eggs with polar bodies found among my material, was there any evidence of the division of a polar body after its separation from the egg. In the egg shown in Fig. 41, there are two small bodies attached, both of which have the characteristic appearance of polar bodies. There is also in favor of the conclusion that these bodies came from the division of a single one the fact that taken together they make a mass about the size of an ordinary polar body.

A comparison of the several figures of eggs with polar bodies, shows that there are considerable differences between the sizes of the latter. If my interpretation of the method of the extrusion of the polar bodies is correct, the difference in their size is not surprising. Prof. CONKLIN, in a paper as yet unpublished, points out the fact that in the eggs of *Crepidula* the size of the polar bodies can be controlled by differences in pressure. Within the sporocysts, or rediae, of the Malacocotylea while they are within the body of the host, there must be considerable variations in the pressure from time to time, so in the light of the results just quoted, this fact might have some considerable influence in determining the size of the polar body cut off from any egg.

The maturation phenomena just described conform to the type generally occurring among parthenogenetic eggs from which only one polar body is given off. There is no numerical reduction of the chromosomes. In the maturation division the chromosomes are halved, just as in a segmentation division, in other words the division is purely quantitative.

## 2. The segmentation of the egg and the formation of the germ layers.

The nuclear phenomena concerned in segmentation have been described in detail in an earlier section of this paper and need not be discussed in this connection.

In the first segmentation division (Fig. 44), the spindle becomes excentric in position so that the equatorial plate lies to one side of the chief axis of the egg. As the result of this division there are formed two small cells of unequal size. The diameter of the larger one exceeds that of the smaller one by an amount nearly equal to the diameter of the polar body. At the second division another small cell is cut off from the larger one. There are thus formed two small cells (primary micromeres) and one large cell (macromere) (Fig. 47). In the next few divisions the micromeres alone take part, while the macromere remains in a resting condition until it has been almost completely overgrown by the cap of micromeres. The division of the micromeres usually takes place simultaneously, so that a stage in which there are five cells (Fig. 49) follows one in which there are three. In some instances, however, the sections show embryos made up of four cells as in Fig. 48.

Up to this stage in the segmentation the outlines of the cells remain tolerably distinct, so that the endoderm cell (macromere) can clearly distinguished from the ectoderm cells (micromeres) by its size. In later stages the outlines of the cells become lost so that the whole embryo makes up a syncytium. In many instances, even after the cell outlines have dissappeared, a line separating the cells which have come from the primary macromere (endoderm) from the enclosing mass of cells (ectoderm) remains distinct up to the time when the endoderm cells become arranged to form the primordium of the gut (Figs. 53, 54 and 56).

#### The formation of the investing membrane.

When the embryo has reached the nine cell stage two of the micromeres become distinguishable from the others by the more hyaline appearance of their nuclei. These two cells are pushed out from among the others so that they lie on the surface of the mass of cells. Their cytoplasm becomes flattened out to form an exceedingly thin layer over the surface of the remaining cells. The investing cells divide once after they have come to lie on the surface of the embryo, so that when completed the investing membrane consists of four cells. The nuclei of these cells remain for some time as prominent protuberances on the surface of the embryo (Fig. 50). Later they become flattened out so that they are hardly more than twice the thickness of the cytoplasmic part of the membrane. Ultimately they seem to disappear entirely, as sections through later

stages of the embryo. after it has begun to elongate, fail to show any traces of these nuclei.

SCHWARZE (1886), TENNENT (1905) and others, have described the origin of the investing membrane of the germ balls as taking place in the manner above described.

ORTMANN (1908), in describing the early germ balls in the miracidium of *Fasciola hepatica*, says: "Bereits in diesem Stadium sah ich den Keimballen eine Art Hüllzelle aufsitzend, die kapuzenartig ihn überwölbte, wie ich dies schon oben bei Besprechung der Hüllmembran angab (tab. 14, fig. 35 *Klz*). Daß sie ein Blastomer des Keimballens darstellt, scheint nach tab. 14, fig. 35, 36a, b, 37 sehr wahrscheinlich. Wir finden eine oder zwei solcher kallottenförmiger Zellen auch noch in weit spätern Stadien dem Keimballen aufsitzen, ohne daß eine weitere Differenzierung an ihnen vorgegangen zu sein scheint. Ihre Ausbildung zur Cuticula, wie sie ROSSBACH beschreibt, war nie zu beobachten. Offenbar findet sie noch nicht statt, solange das Miracidium noch im Ei sich befindet oder freilebend ist, sondern erst, wenn es in seinen ersten Wirt gelangt ist."

His figures of these young germ balls (fig. 35, 36a, 36b and 37, tab. 14), when compared with the germ balls represented inside the body cavity of the miracidium (his fig. 38, tab. 14) show clearly that in the cells(?) attached to these young embryos we have to do with quite different structures from the investing cells of the older embryos. The bodies attached to the two celled embryos (contrary to all other recorded instances the cell outlines are less distinct in the younger stages) contain no cytoplasm at all. They are clearly shown as being made up of a small nucleus-like structure covered by a thin membrane, so it seems hardly possible that from these alone are to come the cytoplasmic membranes which will enclose the embryos.

In the light of my own observations on the formation of the polar bodies of the parthenogenetic eggs of *Diplodiscus*, it would seem most probable that the nuclei figured by ORTMANN represent polar bodies which are still attached to the segmenting eggs. The structure of the attached nucleus in fig. 36b, lends support to this view. In this figure the nucleus is represented as containing a mass of chromatin which consists of rather fine granules scattered irregularly through the interior of the nucleus, just as is the appearance in early stages in the degeneration of a polar body.

In the same paper the formation of the "Hüllmembran" in embryos from fertilized eggs is, on the other hand, described as taking

place through the activity of certain of the segmentation cells. After the segmentation has gone on for some time, so that gastrulation is nearly completed, a few of the nuclei in the ectoderm become distinguishable from the others through their smaller chromatin content and clearer appearance. At first they form a distinct layer about the ectoderm (the segmenting egg is in this stage surrounded by a mass of yolk cells), later the "Hüllmembran cells" migrate through the yolk and form a layer the over surface of the latter, which is thus brought inside the body of the embryo.

From the above account it is apparent that in the only stage (the development of the embryo from the fertilized egg) in which the development was studied, the formation of the investing membrane took place in the usual manner. So it seems all the more improbable that in the same species two different methods of the formation of the same organ would be found.

In the Heterocotylea, according to HALKIN (1902), GOLDSCHMIDT (1902, 1905) and KATHARINER (1904), the enveloping membrane arises in an entirely different manner.

In *Zoogonus mirus*, according to GOLDSCHMIDT, the egg capsule contains an egg cell and two "primitive yolk cells", which have come from the vitellarium. These last mentioned cells are not yolk cells which function only by giving nutriment to the embryo; but, on the contrary, from them is formed the investing membrane about the developing embryo. These cells have the power of dividing once, so that the membrane is composed of four cells, just as in the embryos from the parthenogenetic eggs in the Malacocotylea.

In the general part of his paper GOLDSCHMIDT (1905) discusses the relationship of the investing membrane and the ectoderm in trematodes. He reaches the conclusion that in embryos from fertilized eggs the "Hüllmembran" is never formed from segmentation cells. It is formed either by the rearrangement of the yolk nuclei (nuclei of the yolk cells), as in *Monostomum*, or by the spreading over the embryo of the "rudimentary yolk cells", as in *Zoogonus*. The so called "primary ectoderm" of the older writers is thus not a part of the embryo at all.

The casting off of the secondary ectoderm, as described by SCHAUNSLAND for *Distomum cylindraceum* and *D. mentulatum*, GOLDSCHMIDT characterizes as inconceivable, since in most miracidia, the body cavity lies directly under the ectoderm.

In the development of the embryos (germ balls) from partheno-

genetic eggs of the *Malacocotylea* the investing membrane is, in all known instances, formed from two of the micromeres of an early stage in the segmentation. In *Diplodiscus*, and in other forms where the early segmentation has been described, it appears that the second cleavage separates two cells which are to give rise to the ectoderm from one cell which is to give rise to the endoderm and mesoderm. The cells which go to form the investing membrane are thus clearly ectodermal cells which in an early stage in the development of the embryo become set apart for the performance of a special function, as a protective and osmotic membrane.

That these four investing cells represent the entire ectoderm, as has been maintained by ROSSBACH, cannot, in the light of our knowledge of the segmentation of both the fertilized and parthenogenetic eggs of trematodes, be admitted. Another assumption of this theory, i. e. that all of the cells between the primordium of the gut and the investing membrane constitute the mesoderm, violates a firmly established principle of comparative embryology, in that it necessitates the origin of the central nervous system and the epidermal sensory organs from the mesoderm.

In the embryonic development of many other animals, particularly the worms and molluscs, certain cells among the micromeres become early set apart for the formation of larval organs, which in the further development of the embryo cease to be functional and are either resorbed or cast off. In the investing membrane of the embryo from the parthenogenetic eggs of *Malacocotylea* we have, in my opinion, an exactly parallel case, and one, therefore, which in no way concerns the question of the formation of the germ layers.

According to the observations of TENNENT (1905) and ROSSBACH (1906) with which my own agree, the investing membrane persists about the embryo until the formation of the permanent cuticle of the cercaria takes place. On the formation of the last mentioned structure the investing membrane is no longer useful and it becomes buried in the secretion from the cuticular glands, probably becoming a part of the permanent cuticle, or perhaps forming the basement membrane.

In considering the development of the embryos from parthenogenetic eggs (germ balls) few investigators have given any special attention to the formation of the germ layers. THOMAS (1883) describes a true invagination as taking place in the germ balls of *Fasciola hepatica*, which are to form rediae.

SCHWARZE (1886), describes the early development of the cercaria in the following words: "Aus jedem der soeben beschriebenen Keimballen geht durch unregelmäßige Klüftung eine Morula hervor, deren einzelne Zellkerne nicht die Größe des primären Zellkerns erreichen, im übrigen aber denselben durchaus ähnlich sehen. Zellgrenzen sind in dem spärlichen Plasma nicht wahrzunehmen. Diese primären Klüftungsprodukte, aus welchen alle übrigen Gewebe hervorgehen, bezeichne ich als Urparenchym oder Meristemzellen (fig. 2 *me*).

Schon sehr bald bemerkt man an diesen Keimkugeln weitere Differenzierungen. Zunächst treten an verschiedenen Stellen, hauptsächlich aber im Centrum derselben, Zellkerne auf, welche sich von denen der Meristemzellen auffallend unterscheiden (fig. 2 *gz*."

TENNENT makes no mention of the formation of the germ layers, although his figures and description of the early stages in the segmentation show that a single large cell (macromere) is overgrown by the cells arising through the segmentation of a single primary ectoderm cell (micromere).

ROSSBACH (1906) in his description of the development of the redia places the differentiation of the germ layers in a comparatively late stage in the development, after the embryo is made up of many cells and has become elongated. He says, p. 403: "Bei der zunehmenden Längsstreckung des Keimballens jedoch tritt nunmehr in seinem Innern eine große Veränderung auf, indem in seiner Längsachse sich eine Zellmasse zu konsolidieren beginnt: die Anlage des Entoderms. Durch diesen Vorgang wird die bisher noch nicht differenzierte Masse des Keimballens in eine zentrale oder axiale und zugleich in eine periphere gesondert. Durch diesen Entwicklungsprozeß sind nun auch die 3 Keimblätter der Redie entstanden: der axiale Zellstrang als Entoderm und das zwischen diesem und der Cuticula, die, wie wir an ihrer Entwicklung sahen, das Ectoderm repräsentiert, gelegene Mesoderm, aus welchem letztern sich nachher die Keimzellen, das Exkretionsgefäßsystem, die Kopfdrüsen und das Nervensystem entwickeln."

The earliest embryo figured by ROSSBACH consists of at least twenty seven cells (twenty seven nuclei are represented in what he states to be an optical section of the germ ball) and he makes no mention of the earlier segmentation stages.

In the development of the fertilized eggs, on the other hand, a number of investigators have described a true gastrulation.

ZELLER (1876) describes for *Polystomum integerrimum*, a course of development which is clearly a case of epibolic gastrulation.

SCHAUNSLAND (1883), on whose description of the development in several species of trematodes most text book descriptions are based, recognized the formation of a morula, but could distinguish no trace of gastrulation or formation of germ layers.

Within recent years, a true gastrulation has been described in the development of several trematodes.

HALKIN (1901) and GOLDSCHMIDT (1902) describe the gastrulation of *Polystomum*. KATHARNER (1904) finds essentially the same process taking place in *Gyrodactylus elegans*.

GOLDSCHMIDT (1905) describes a very unusual method of formation of the germ layers in *Zoogonus mirus*. In this species there is cut off from one cell of the twelve celled morula, by "perikline Teilung" a cell: "die nunmehr das Zentrum des Embryos einnimmt und als primäre Entodermzelle anzusprechen ist. Indem diese primäre Entodermzelle sich in zwei hintereinanderliegende Zellen teilt, ist die Bildung der primären Keimblätter vollzogen. Ein aus 2 Zellen bestehendes Entoderm wird von einer Schicht kubischer Ectodermzellen umgeben, die sich ihrer Größe und ihrem Bau nach als verschiedenwertig erweisen."

ORTMANN (1908) describes the usual gastrulation as taking place in the development of *Fasciola hepatica*. In his figures of the later stages of segmentation, before the establishment of the primordia of the organs of the miracidium, all cell outlines become obliterated so that the arrangement of the layers cannot be made out.

In *Diplodiscus temporatus* the endoderm cells retain their identity for some time after all cell walls have disappeared in the ectoderm. Even after the outlines of the endoderm cells have been lost, the line of demarcation between the endoderm and ectoderm remains clearly distinguishable for some time (fig. 53). In some of the embryos the cells making up the endoderm remain distinctly marked off from the other cells throughout the segmentation, and until the characteristic arrangement of the endoderm to form the primordium of the gut has taken place. In the greater number of the embryos, however, the distinction between the layers becomes lost in a comparatively early stage in the segmentation, and is not recognisable again until the time when the primordium of the gut is differentiated.

ROSSBACH's contention that the cells which go to form the

"Hüllmembran" represent the first indication of cell differentiation, seems to me to be explained on the ground that, as is shown in his fig. 1, the differentiation of the germ layers has already taken place for the most part in an earlier stage in the segmentation. His figures show also that all cell outlines have been lost, so we may conclude that his material was unfavorable for the demonstration of this point in the development.

His figures of the early stages in the development of the parthenogenetic eggs (germ balls) within the redia show, however, that here at least, the first two segmentation divisions result in the cutting off of two smaller cells from a larger one. This process is in itself the separation of the primitive ectoderm from the primitive endoderm, and it seems most probable that the same process took place in the development of the redia.

The entire absence of cell outlines, or even a separation of the cell layers, in most of the embryos, has made it impossible to trace the cellular history of any of the organs of the larvae with the exception of the gut and the investing membrane. In the early development the only material which has suggested a possibly recognizable formation of the mesoderm is shown in Fig. 54. Here the cells forming the endoderm are surrounded by two concentric cell masses which are sharply separated from one another. The outermost of these surrounding layers is plainly the ectoderm (compare Fig. 53), the inner layer may represent the beginning of the mesoderm; although even if this is admitted, there is not the slightest evidence to show from which of the primary germ layers it had its origin.

The development of the cercaria.

There are some striking discrepancies in the observations of previous investigators in regard to the order, and, in many instances to the manner, in which the systems of organs become differentiated in the development of the cercaria.

According to SCHWARZE (1886) the first differentiation noticeable in the development of the cercaria takes place when darkly staining nuclei appear in the interior of the segmenting germ ball. These nuclei are most numerous in the central part of the morula, and are interpreted as constituting the primordium of the reproductive system. These cells begin to be differentiated before the morula has been overgrown by the investing cells.



HASWELL (1903) has pointed out that in other forms (*Echinostomum*) the same appearance of the nuclei is often noted in early stages of segmentation. He states, however, that they are not restricted to the central part of the embryo, and suggests that the characteristic appearance of these nuclei is to be accounted for, not on the supposition that they differ from those of the surrounding cells, but that they represent a certain stage in the usual cycle of cell development.

My own observations on *Diplodiscus* are in perfect accord with those of HASWELL. In any section containing young embryos it is possible to find many nuclei similar to that shown by SCHWARZE in his fig. 1. In a preceding section of this paper it has been pointed out that the densely staining stage of a nucleus is a characteristic step in the cycle of events leading up to its division by mitosis. Such an appearance does not, therefore, afford any certain basis for the assertion that the nuclei noted by SCHWARZE are different from their neighbors.

LOOSS (1892) states that the first of the permanent organs to appear in the young cercariae of *Amphistomum subclavatum* is the water vascular system. He figures (fig. 11 tab. 20) the two main trunks of this system as extending nearly the whole length of the body, which as yet consists only of an undifferentiated mass of "meristem cells".

ROSSBACH (1906), in the passage previously quoted, recognizes the gut as the first of the permanent organs to be laid down. He states that the pharynx makes its appearance at about the same time.

TENNENT (1905) notes first the appearance of a number of large cells which form the primordium of the pharynx.

In the embryos of *Diplodiscus*, developing from parthenogenetic eggs, the primordium of the gut often remains recognizable from the time when the single macromere is left after the cutting off of the two micromeres. In embryos where the limits of the primary germ layers are indistinguishable (Fig. 55), the first organ differentiation to be recognised is the assembling of the endoderm cells to form the primordium of the gut. A definite arrangement of some of the ectoderm cells at the anterior end of the body to form the primordium from which the anterior sucking disc, and the ectodermal portion of the digestive tract, is derived, takes place at practically the same time.

When the embryo has reached the age at which the primordia begin to be laid down, the differentiation is very rapid. The excretory bladder and the main trunks of the water vascular system make their appearance, closely following upon the differentiation of the primordium of the gut. The brain and the main branches of the nervous system become recognisable at about the same time. The cells which are to form the ventral sucker become marked off from the surrounding meristem cells: the large vacuolated cells along the ventral part of the body (Blasenzellen of SCHWARZE) make their appearance; and the cuticular gland cells become sharply defined. The cells from which the reproductive organs are to be developed form a large mass in the central part of the body, in which there can soon be recognised the primordia of the ovary, the testes and the accessory portions of the reproductive system.

#### The development of the digestive system.

The development of the digestive system, whether the primordium of the gut has come over from the primitive endoderm cells as a recognisable cell mass, or is differentiated from a homogenous syncytium is the same. The endoderm cells become arranged into a solid rod which is surrounded by the meristem cells. At this stage in the development the primordium has much the same appearance as has been figured by ROSSBACH for that of the redia.

SCHWARZE (1886) and LOOSS (1892) describe the primordium of the intestine as arising at the anterior end of the embryo, where the mouth opening is to be established, and from there growing backward to the posterior limits of the caeca. In *Diplodiscus* the connection of the gut with the mouth opening is established through the growing backward of the pharynx and oesophagus, which come from the differentiation of the primordium at the anterior end of the body: from the ectoderm. SCHWARZE, fig. 4, shows what I believe to be the last mentioned structure, which he considered as the whole of the digestive system.

The lumen of the gut becomes established by the rearrangement of the cells about a central cavity. For a time the gut consists of a straight hollow tube until it becomes connected with the oesophagus by the breaking through of its wall at the anterior end. The division of the gut into the two caeca and the backward growth of the latter takes place after the lumen has been formed. At first the posterior end of the primordium becomes broadened and

the lumen extends into the arms forming two flask-shaped cavities. The backward growth takes place from these extremities so that the caeca are developed in their normal positions.

The lumen of the pharynx and oesophagus is established in the same manner as was that of the gut. The oesophagus, which was at first very short, keeps pace with the lengthening of the body. The development of the muscular, posterior, enlargement of the oesophagus takes place after the young cercaria has reached its characteristic form and the parts of the digestive tract have acquired their proportionate lengths.

The anterior sucking disc is formed from some of the cells which were cut off from the remainder of the body when the primordium of the pharynx and oesophagus was marked out. SCHWARZE describes the formation of this sucking disc from cells which become cut off from the surrounding ones by a thin membrane. His figures (fig. 5, 10, 12 and 15) of the anterior sucking disc show it in rather late stages of development only; but on comparing fig. 4 and 5 one is led to the conclusion that it must have originated from the primordium which in fig. 4 is labeled "d" (= primordium of the gut).

The cells concerned in the development of the anterior sucker undergo changes very different from those in the posterior part of the same primordium. In the former cells there appear a large number of fine fibres, which gradually come to fill the greater part of the cell, which is thus transformed into a muscle cell. From their original scattered arrangement they come to lie perpendicularly to the surface of the disc, which in its later development becomes strongly concave. In the dorsal part of the sucker there is developed the dart ("Stachel"). This lies in a thin structureless sheath between the muscle cells. It is shaped like a short arrow with a comparatively broad head.

The dart is made up of an outer hyaline, highly refractive, layer and an inner dark, homogeneous, layer. According to SCHWARZE, with whose observations my own agree, this organ is developed by intracellular cytoplasmic differentiation.

The development of the water vascular system.

As regards the development of the water vascular system in cercariae two views have been set forth which are decidedly opposed to one another. Looss (1892), in describing the development of the cercariae of *Amphistomum subclavatum*, says that the canals arise

from "Lückenräume" between the cells of the "primitive parenchyma": "Zunächst sind Trichter sowohl wie Gefäß nicht aus hohlen Zellen zusammengesetzt, wie ich in einer früheren Arbeit anzunehmen geneigt war, sondern es sind Lückenräume zwischen den Zellen."

These spaces run together in a regular manner and by this process there are formed two continuous canals running longitudinally through the body of the embryo.

As opposed to the view of the "Lacuna Development" of this system stand the observations of BUGGE (1902), for the cercaria, and of ROSSBACH (1906) for the redia. These investigators agree that in the development of both these forms the water vascular canals are formed from primordia which consist of two cell strands, one on each side of the body. The cytoplasm belonging to these cells becomes arranged on one side of the nuclei to form a "homogenen einheitlichen Plasmaschlauch". Within this protoplasmic strand there arises, during the later development, a fine lumen which forms the water vascular canal.

My observations on the formation of the water vascular system in *Diplo-discus* are strictly in accord with the last mentioned view. In the young embryos (Fig. 56) certain cells on each side of the endoderm mass become arranged in longitudinal strands, on the outer side of which there is a well defined layer of cytoplasm which in sections appears as a clear thread. The lumen of the canal first appears in this clear strand close to the nuclei. As the lumen of the canal increases in diameter, during the later development, the nuclei of some of the cells through which it was formed, come to lie in the lumen of the canal. These nuclei apparently degenerate and are forced out to the exterior.

The terminal portion of this system — the excretory bladder and the canal leading from it to the dorsal pore — develops simultaneously with the lateral trunks. The bladder first appears as a circumscribed mass of cells, which are cut off from their neighbors by a wall of thin cells. Within this mass of cells there soon appears a small cavity which rapidly increases in size through the degeneration of the cells within the primordium. The terminal canal is formed from a continuation of this same cell mass which extends from the body of the primordium to the dorsal wall of the body of the cercaria.

The flame cells are formed from meristem cells along the course of the canals. At the beginning of the process these cells may be

at some distance from the canal in an apparently solid mass of tissue. Before the flame cells have become completely differentiated, however, they are put in communication with the canal through a capillary tube. The lumen of this capillary becomes apparent first near the flame cells, and only later acquires its connection with that of the water vascular trunk.

#### The reproductive system.

The first indication of the reproductive system is seen after the primordia of the digestive and water vascular systems have been differentiated. A dense mass of cells becomes localized in the median plane of the embryo between the posterior ends of the caeca and the excretory bladder. At first there is no distinction between the parts of this mass which are to give rise to the male and to the female reproductive organs. In the later development of the embryo, this primordium becomes differentiated into a mass of cells which represent the ovary, a mass from which are developed the testes, and a ventrally situated mass which gives rise to the penis with its sheath. These larger masses are connected by strands of cells from which the male and female ducts are developed. In general my observations confirm those of SCHWARZE, except in the matter of the first appearance of the primordium.

#### The nervous system.

The first differentiation of nervous tissue takes place in the region of the future brain. The cytoplasm in a sharply defined area above the primordium of the oesophagus becomes filled with very fine fibres among which there may be distinguished a few scattered nuclei. These nuclei differ very markedly in appearance from those of the surrounding meristem cells. The limits of the nervous tissue becomes marked out by the arrangement of the parenchyma nuclei about its periphery to form the rudimentary sheath. The two bilateral masses of nervous tissue — the lobes of the brain — become connected together by a strand which arises through the fusion of two outgrowths, one from either mass. The main branches of the nervous system arise as anterior and posterior outgrowths from the brain. In none of my material have I been able to recognise the pigmented eye spots which have been described for *Amphistomum subclavatum* by Looss (1892).

### The cystogenous glands.

The cystogenous glands arise at a comparatively late stage in the development of the embryo, through a transformation of the meristem cells in an area along either side of the body. These cells increase greatly in size and their contents become highly granular, while their cytoplasm becomes restricted to the interstices between the granules of the secretion.

### The cuticula.

The origin and nature of the cuticular covering of trematodes has been one of the most discussed questions concerning their histology. The opinion which has received the most support among modern investigators, is that the covering is a true cuticle, i. e. the product of an epidermis. The epidermis is believed to be represented by deeplying glandular cells, whose ducts traverse the muscular layers and the basement membrane to pour their secretion on the outer surface of the latter. According to some observers, the original covering of the embryo (the investing membrane), goes to make up the basement membrane of the adult worm.

In sections through young embryos before the cuticula has been formed, there are found near the outside of the body a considerable number of large cells with deeply staining contents. In favorable sections the mouths of these cells can be traced through the outer tissues to the basement membrane. After the cuticula has been formed the above mentioned cells are very different in appearance. They no longer stain deeply with haematoxylin, while the newly formed cuticula has the same staining reaction that was shown by the contents of these cells before the cuticula had been formed.

The evidence gathered in the study of the formation of the cuticle in this species confirms the view as to the true cuticular nature of the outer body covering as first set forth by BLOCHMANN and KOWALEVSKI.

### The body parenchyma.

The body parenchyma cells arise by a direct transformation of the meristem cells of the embryo. The cytoplasm of these cells, which in the young cercaria forms a continuous mass, in which the nuclei are imbedded, later becomes broken up into branches which

interlace and anastomose. Between the branches many small cavities are left, which in the living worm are filled with fluids.

### The body musculature.

The only observations I have been able to make on the development of the muscles are as follows: in young cercariae, when the other organs were clearly marked out, it was noticeable that some of the cells lying just beneath the investing membrane became differentiated from the surrounding cells by a characteristic appearance. The nuclei were arranged on the inner side of a mass of cytoplasm in which there appeared fibrillae, which were most noticeable in longitudinal sections. In none of my material could I trace the later stages in the transformation, nor, indeed, in the fully developed cercariae did I succeed in demonstrating the muscular structures which have been described by BETTENDORF (1897).

### 3. The development of the tail of the cercaria.

In early stages of the development of the cercaria, when it becomes elongated and the anterior end is recognisable through the formation of the primordium of the anterior sucking disc, the posterior end becomes considerably narrowed. This narrow portion continues to elongate as the embryo increases in size, until it eventually becomes about three fourths the length of the body. When first clearly distinguishable, the tail consists entirely of a mass of meristem cells. In its later development, there is a special differentiation in three regions. Some of the cells near the surface become differentiated into epidermal cells and secrete a cuticula similar to that which covers the body of the cercaria. Just internal to the basement membrane (investing membrane) there is developed a thin layer of longitudinal muscles. At the centre of the tail there is a central axis of muscle fibres, which is at many points connected with the muscular layer beneath the basement membrane. The bulk of the tail is made up of a mass of parenchyma cells which resemble the large vacuolated cells (Blasenzellen) which are developed in the ventral part of the body of the embryo. The tail is at first a direct continuation of the body of the embryo. In later stages of development it becomes separated from the body by a cutinized wall, except along the edges where it is connected by a number of muscular fibres, the so-called "connecting strands".

## Part IV.

## General Considerations.

1. The nuclear division in *Diplodiscus*.

The character of the nuclear division in this worm differs in many respects from that which commonly occurs among the metazoa, and in just these points of difference it resembles the type of division commonly found among the protozoa.

In the fact that the entire chromatin content of the nucleus is gathered into a caryosome, the resting nucleus of *Diplodiscus* resembles that of many of the protozoa, especially the flagellata and sporozoa.

The persistent intranuclear position of the centrosomes, in the segmentation divisions as well as in the maturation divisions, distinguishes the mitosis in this species from almost all instances among metazoa. Among the protozoa, on the other hand, the mitosis in *Euglypha alveolata*, as described and figured by SCHEWIAKOFF (1888), presents a series of nuclear phenomena which, except for the distribution of the chromatin in the resting nucleus and the formation of the spireme, almost exactly duplicates that found in a segmentation mitosis in *Diplodiscus*. The persistence of the nuclear membrane throughout the cell cycle, while a rather common occurrence among the protozoa, is unknown in the normal mitosis among metazoa, and this fact makes a sharp distinction between the type found in *Diplodiscus* and that found in other metazoa.

A comparison of the figures given by many of the workers on the development of the eggs from the parthenogenetic generations of the Malacocotylea makes it seem probable that intranuclear mitosis is of common occurrence among the members of this family. Most of the investigators above mentioned have made no accurate study of the nuclear phenomena of division, but in many of their figures chromosomes are shown within a sharply defined nuclear membrane so constantly that it seems justifiable to conclude that the mitosis in these species is similar to that occurring in *Diplodiscus*.

The evidence from figures of many celled embryos (germ balls) is especially convincing, for in such cases the nuclei lie in a mass of cytoplasm in which there are no cell walls so that there can be



no possibility of confusing the outline of the nucleus with the boundaries of a cell.

In the development of the fertilized egg, according to the observations of all modern investigators, the mitosis is similar to that in other metazoa. In the later stages of the development of the sporocysts of *Diplodiscus* the mitoses were of the same form as those found throughout the later stages in the life history. In the earliest cleavages of the fertilized egg it seems probable that the nuclear membrane must be ruptured to allow the fusion of the male and female elements. In view of this last mentioned fact, it would seem probable that within the life cycle of a single worm there may be both the intranuclear and extranuclear types of division: although in any one species this has not been determined with certainty.

In the fertilized eggs of the Heterocotylea, and in those of *Fasciola hepatica*, at least, among the Malacocotylea (SCHUBMANN, 1905), the centrosomes lie outside the nucleus. In most figures of the development of the rediae and cercariae no mention is made of these structures, but the apparently intranuclear type of the mitosis would imply the intranuclear position of these bodies.

The behavior of the chromosomes in the anaphase and in the telophase of mitosis necessarily differs in *Diplodiscus* from what usually takes place in metazoan nuclei. In this worm the chromosomes never form chromosomal vesicles, but fuse together to form the dense caryosome, which, even with the best obtainable differentiation, appears perfectly homogenous, from the late anaphase stage to the beginning of its increase in size in the early prophase. In this feature of the mitosis the resemblance to the mitosis in protozoa is again very marked.

## 2. The Life History of the Malacocotylea.

In the light of the results recorded in this work the life history of the Malacocotylea is shown to be one in which usually two parthenogenetic generations are interpolated between any two generations coming from fertilized eggs. The old view that in the life history of these forms there was a true alternation of generations — Metagenesis — as well as that of LEUCKART, BALFOUR and LOOSS, who saw in this process a metamorphosis extending over several generations, must be given up. CLAUS' interpretation of the life cycle as heterogeny with paedogenesis seems to have the most facts in its support.

Looss has pointed out that the three forms, sporocyst, redia and cercaria are built upon the same fundamental plan and that the essential differences between them is in the increasing complexity which is shown in the structure of the three members of the series in the order named. This is most clearly shown in the development of the digestive system, the water vascular system, and in the nervous system; while the structure of the reproductive system sets the cercaria sharply over against the parthenogenetic forms.

To draw a comparison from the development of the cercaria, it is as though the development of the body of the sporocyst had stopped when the primordium of the gut had first appeared and the water vascular system had developed to a stage when only the main trunks with a single flame cell attached to each had been differentiated; while the redia represents a stage in which the development has gone on until the gut consists of the unpaired primordium, the anterior sucker and the pharynx and oesophagus had been developed, and the water vascular system had become branched, while the body has become elongate in outline.

Except for the presence of mature sexual elements, the two parthenogenetic generations represent larval forms in all their structure.

The power of reproduction which has been developed in these larval forms may be interpreted as a special provision for an increase of individuals which is necessitated in order to compensate for the fact that there is only a very slight probability that any cercaria will meet with the conditions necessary for its further development. If only a single individual came from each fertilized egg, there would be small chance that, with its complicated life history with the consequent number of critical stages, enough embryos would be able to transform to the adult condition to maintain the life of the species.

### Summary.

1. *Diplodiscus temporatus* STAFFORD differs in many characters, particularly in the nurse generations and the cercaria, from the European species *Amphistomum subclavatum* with which it has been generally confounded.

2. For the formation of a complete cyst it is essential that the cercaria become attached to some substratum by means of the ven-

tral sucker; otherwise only an open tube of the cyst forming material will result.

3. The cercariae are positively heliotropic, and when set free from the snail in a normal manner, always swim to, or near to, the surface before encystment takes place.

4. The encysted worms are unable to withstand dessication for more than one hour.

5. Tadpoles, or other animals which obtain their food by browsing along the banks of streams, may take up the encysted cercariae with their food. In large tadpoles the worms become transformed into sexually mature worms. In other animals, and in some cases at least in small tadpoles, the worms become again encysted. If such intermediate hosts are eaten by adult amphibians the worms would be able to go on with their development again.

6. The eggs (germ cells) in the sporocyst may arise either from cells which have come over from an early developmental stage free in the body cavity of the sporocyst, or they may as is the case throughout the later life of the sporocyst, arise from nuclei in the body wall which become segregated at one end of the body cavity to form a rudimentary ovary.

7. The mitosis in this form is intranuclear. All of the chromatin in the nucleus is gathered into a single (rarely there are two) caryosome. This body is surrounded by a densely staining mass of cytoplasm. The centrosomes in the resting stages of the nucleus lie either in the body of the caryosome, or so closely applied to it that their identity cannot be made out. The centrosomes become apparent in a comparatively late prophase.

In the prophase, the caryosome increases in size at the expense of the nucleoplasm until the whole of the nuclear contents are gathered into a single, lightly staining, mass which is connected with the nuclear membrane by several strands. Within this, at first homogenous mass, there appear chromatin granules which later increase in size and finally fuse to form the spireme thread, which soon segments to form the chromosomes.

The spindle fibres are very prominent, each one being apparently made up of several (four) smaller fibres.

Up to the metaphase of division the nuclear membrane retains its nearly spherical shape. The elongation begins in the anaphase and the constriction follows immediately.

In the anaphase the daughter chromosomes are drawn up into

a compact mass, in which all outlines of the separate chromosomes are soon lost.

The constriction of the nuclear membrane continues until the daughter nuclei are separated as though by amitosis.

8. The formation of the spireme for the maturation division takes place without the concentration of the whole of the nuclear contents into an enlarged caryosome. Instead, the caryosome becomes directly converted into the spireme thread without the intervention of a stage in which the chromatin exists in small granules.

Usually the maturation spindle is excentric in the egg; it is located near that end of the nucleus which lies nearest to the cell wall.

In the formation of the polar body a portion of the nuclear membrane containing one set of the daughter chromosomes from the maturation division becomes extruded from the cell so that the polar body contains no cytoplasm, but consists of a portion of the nucleus surrounded by a double membrane.

9. The mitosis in this form resembles closely that occurring in the protozoa.

10. The two micromeres, which represent the ectoderm, are given off from the single macromere (mes-entoderm), in the first two divisions. The gastrulation is epibolic. Two of the ectoderm cells, in the nine cell stage, are set apart from the rest to form the investing membrane. The embryo soon becomes a syncytium, but the separation between the ectoderm and endoderm usually remains distinct for some time after the cell walls are lost. Sometimes another layer of cells (nuclei and cytoplasm) may be distinguished between the ectoderm and endoderm.

11. The primordium of the gut often retains its identity from the stage when it exists as a single cell after the separation of the two primary micromeres. The primordium of the anterior sucking disc, pharynx and oesophagus becomes marked out at the anterior end of the embryo. The water vascular system arises as two lateral intracellular tubes, one on either side of the body. The flame cells arise in connection with some of the meristem nuclei and later acquire their connection with the lateral trunks.

The reproductive organs arise first as a single mass of cells, which later becomes separated into recognisable primordia of the testes, the ovary and the accessory parts of the reproductive system.

12. The life cycle of the Malacocotylea may be characterised as Heterogeny with Paedogenesis.

### Bibliography.

- BETTENDORF, HEINRICH, 1897, Über Musculatur und Sinneszellen der Trematoden, in: Zool. Jahrb., Vol. 10, Anat.
- BIEHRINGER, J., 1884, Beiträge zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Trematoden, in: Arb. zool.-zoot. Inst. Würzburg, Vol. 7.
- BLOCHMANN, F., 1896, Die Epithelfrage bei Cestoden und Trematoden. Vortrag, gehalten a. d. 6. Jahresvers. Deutsch. zool. Ges. zu Bonn.
- BRANDES, G., 1891, Zum feinern Bau der Trematoden, in: Z. wiss. Zool., Vol. 53.
- BRAUN, M., 1893, Trematoda, in: BRONN, Klass. Ordn. Thierreich, Vol. 4, Pt. 1. A.
- BUGGE, 1902, Zur Kenntniss des Excretionsgefäßsystems der Cestoden und Trematoden, in: Zool. Jahrb., Vol. 16, Anat.
- COBBOLD, T. SPENCER, 1858, Observations on Entozoa, in: Trans. Linn. Soc. London, Vol. 32.
- COE, W. R., 1896, Notizen über den Bau des Embryos von *Distomum hepaticum*, in: Zool. Jahrb., Vol. 9, Anat.
- DIESING, KARL, 1835, Neue Gattungen von Binnenwürmern, nebst einem Nachtrag zur Monographie der Amphistomen, in: Ann. Wien. Mus. Naturg., Vol. 1.
- GOEZE, J. A. E., 1787, Versuch einer Naturgeschichte der Eingeweidewürmer thierischer Körper, Leipzig.
- GOLDSCHMIDT, R., 1901, Untersuchungen über die Eireifung, Befruchtung und Zellteilung bei *Polystomum integerrimum* LSS., in: Z. wiss. Zool., Vol. 72.
- , 1902, Über Bau und Embryonalentwicklung von *Zoogonus mirus* LSS. (Vorläufige Mitt.), in: Ctrbl. Bakteriol., Vol. 32, Abt. 1.
- , 1905, Eireifung, Befruchtung und Embryonalentwicklung des *Zoogonus mirus* LSS., in: Zool. Jahrb., Vol. 21, Anat.
- GROBEN, CARL, 1882, *Doliolum* und sein Generationswechsel, Wien.
- HALKIN, H., 1901, Recherches sur la maturation, la fécondation et le développement du *Polystomum integerrimum*, in: Arch. Biol., Vol. 18.
- Zool. Jahrb. XXVIII. Abt. f. Anat.

- HASWELL, W. H., 1903, On two remarkable sporocysts occurring in *Mytilus latus* on the coast of New Zealand, in: Proc. Linn. Soc. New South Wales.
- HECKERT, G., 1889, Untersuchungen über die Entwicklungs- und Lebensgeschichte des *Distomum macrostomum*, in: Bibl. Zool., Heft 4.
- HENNEGUY, L. F., 1902, Sur la formation de l'oeuf, la maturation et la fécondation de l'oocyte chez *Distomum hepaticum*, in: CR. Acad. Sc. Paris, Vol. 134, oder: CR. Assoc. Anat. (Montpellier)?
- IJIMA, ISAO, 1883, Über die Embryologie von *Dendrocoelum lacteum*, in: Zool. Anz., Jg. 6.
- KATHARINER, L., 1904, Über die Embryonalentwicklung von *Gyrodactylus elegans* (v. NORDM.), in: Zool. Jahrb., Suppl. 7 (Festschr. WEIS-MANN).
- KERBERT, C., 1881, Beitrag zur Kenntniss der Trematoden, in: Arch. microsc. Anat., Vol. 19.
- LEIDY, JOS., 1856, A synopsis of Entozoa and some of their ecto-congeners observed by the author, in: Proc. Acad. nat. Sc. Philadelphia, Vol. 8.
- LEUCKART, R., 1881, Zur Entwicklungsgeschichte des Leberegels, in: Zool. Anz., Jg. 99.
- , 1882, Dasselbe (Zweite Mitt.), *ibid.*, Jg. 122.
- , 1883, Dasselbe, in: Arch. Naturg., Jg. 48, Bd. 1.
- , 1886, Die Parasiten des Menschen etc.
- V. LINSTOW, 1890, Über den Bau und die Entwicklung des *Distomum dendraceum* ZED., in: Arch. microsc. Anat., Vol. 36.
- LOOSS, A., 1885, Beiträge zur Kenntniss der Trematoden, in: Z. wiss. Zool., Vol. 41.
- , 1892, Über *Amphistomum subclavatum* und seine Entwicklung, in: Festschr. LEUCKART.
- , 1894, Die Distomen unserer Fische und Frösche, in: Bibl. zool., Heft 42.
- MACLAREN, NORMAN, 1903, Über die Haut der Trematoden, in: Zool. Anz., Vol. 26.
- MOULINIÉ, 1856, De la reproduction chez les Trématodes endoparasites, Genève.
- ORTMANN, W., 1908, Zur Embryonalentwicklung des Leberegels (*Fasciola hepatica*), in: Zool. Jahrb., Vol. 26, Anat.
- PRATT, H. S., 1900, Synopsis of North American Invertebrates. XII, The Trematodes Pt. 2, in: Amer. Naturalist, Vol. 36.
- , 1904, Trematode parasites of American frogs (Proc. Amer. Soc. Zool.), *ibid.*, Vol. 38.
- PAGENSTECHE, A., 1857, Trematodenlarven und Trematoden, Heidelberg.
- , 1863, Untersuchungen über niedere Thiere aus Cette, in: Z. wiss. Zool., Vol. 12.

- REUSS, HANS, 1903, Beobachtungen an der Sporocyste und Cercaria des *Distomum duplicatum*, in: Z. wiss. Zool., Vol. 74.
- ROSSBACH, E., 1906, Beiträge zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Redien, *ibid.*, Vol. 84.
- SCHEWIAKOFF, W., 1888, Die karyokinetische Kerntheilung bei *Euglypha alveolata* SCH., in: Morphol. Jahrb., Vol. 13.
- SCHUBMANN, 1905, Über die Eibildung und Embryonalentwicklung von *Fasciola hepatica* L. (*Distomum hepaticum* RETZ.), in: Zool. Jahrb., Vol. 16, Anat.
- SCHWARZE, W., 1886, Die postembryonale Entwicklung der Trematoden, in: Z. wiss. Zool., Vol. 43.
- SCHUBERG, A., 1895, Zur Histologie der Trematoden, in: Arb. zool.-zoot. Inst. Würzburg, Vol. 5.
- SOMMER, F., 1880, Zur Anatomie des Leberegels (*Distomum hepaticum*), in: Z. wiss. Zool., Vol. 34.
- STAFFORD, J., 1900, Some undescribed Trematodes, in: Zool. Jahrb., Vol. 13, Syst.
- , 1905, Trematodes from Canadian Vertebrates, in: Zool. Anz., Vol. 18.
- TENNENT, D. H., 1906, A study of the life history of *Bucephalus hamianus*: a parasite of the Oyster, in: Quart. Journ. microsc. Sc. (N. S.), Vol. 44.
- THOMAS, A. P., 1883, The life history of the liver fluke: *Fasciola hepatica*, in: Quart. Journ. microsc. Sc. (N. S.), Vol. 23.
- VILLOT, 1878, Organisation et développement de quelques espèces de Trématodes endoparasites marins, in: Ann. Sc. nat., Zool. (6), Vol. 8.
- WAGENER, G., 1866, Über Redien und Sporocysten, in: Arch. Anat. Physiol., Jg. 1866.
- WALTHER, G., 1857, Beitrag zur Entwicklungsgeschichte der Eingeweidewürmer, in: Naturk. Verh. Haarlem.
- , 1858, Beitrag zur Anatomie und Histologie einzelner Trematoden, in: Arch. Naturg., Jg. 24, Bd. 1.
- V. WILLEMOES SUHM, R., 1873, Helminthologische Notizen, in: Z. wiss. Zool., Vol. 22.
- ZELLER, O., 1872, Untersuchungen über die Entwicklung und den Bau des *Polystomum integerrimum*, *ibid.*, Vol. 22.
- ZIEGLER, H. E., 1889, *Bucephalus* und *Gasterostomum*, *ibid.*, Vol. 39.

### Erklärung der Abbildungen.

---

<i>Acet</i> acetabulum	<i>mlh</i> mouth
<i>as</i> anterior sucker	<i>nm</i> nuclear membrane
<i>br</i> brain	<i>np</i> nucleoplasm
<i>caec</i> caecum	<i>nu</i> nucleus
<i>cent</i> centrosome	<i>oes</i> oesophagus
<i>cf</i> connecting filaments	<i>ov</i> ovary
<i>cg</i> cystogenous glands	<i>ovw</i> wall of ovary
<i>ege</i> cystogenous gland cells	<i>par</i> parenchyma
<i>egr</i> chromatin granules	<i>pb</i> polar body
<i>chr</i> chromosomes	<i>php</i> pharyngeal pockets
<i>cm</i> cyst material	<i>pla</i> posterior locomotor appendages
<i>cn</i> commissures	<i>prg</i> primordium of the gut
<i>cu</i> cuticular covering of the body	<i>prph</i> primordium of the pharynx
<i>cyt</i> cytoplasm	<i>prov</i> primordium of ovary
<i>e</i> egg	<i>prt</i> primordium of testes
<i>ect</i> ectoderm	<i>prut</i> primordium of uterus
<i>end</i> endoderm	<i>s</i> spireme
<i>exb</i> excretory bladder	<i>sg</i> shell glands
<i>exc</i> excretory canal	<i>spf</i> spindle fibres
<i>exp</i> excretory pore	<i>st</i> spireme thread
<i>g</i> gut	<i>sts</i> „suspensory strands”
<i>gb</i> germ ball	<i>t</i> posterior testis
<i>gp</i> genital pore	<i>t. l</i> anterior testis
<i>invc</i> investing cells	<i>tl</i> tail
<i>ixf</i> interzonal filaments	<i>ut</i> uterus
<i>k</i> caryosome	<i>vd</i> vas deferens
<i>ltn</i> lateral nerve trunks	<i>vit</i> vitellaria
<i>mac</i> macromere	<i>vs</i> ventral sucker
<i>mc</i> circular muscles	<i>wvt</i> main trunks of water vascular
<i>mic</i> micromere	syst
<i>ml</i> longitudinal muscles	<i>y. cere</i> young cercariae, in body
<i>mt</i> transverse muscles	cavity of redia



Unless otherwise stated, all figures are drawn with camera lucida at the magnification obtained with the ZEISS immersion objective 1,5 mm and compensating ocular 12.

## Plate 30.

Fig. 1. Adult worm somewhat contracted, drawn from the ventral side as a transparent object. ZEISS Obj. 16 mm and Comp. ocular 4.

Fig. 2. Same specimen drawn from the dorsal side. Same magnification.

Fig. 3. Sporocyst from liver of *Goniobasis*. ZEISS Obj. 8 mm and Comp. Ocular 4.

Fig. 4. Redia from liver of *Goniobasis*. Same magnification as last figure.

Fig. 5. Encysted cercaria. ZEISS 8 mm and Comp. ocular 4.

Fig. 6. Mature cercaria drawn as a transparent object from the dorsal side. The cystogenous glands are omitted on the right side of the figure. ZEISS Obj. 8 mm and Comp. Oc. 4.

## Plate 31.

Fig. 7. Slightly diagonal longitudinal section through a mature cercaria before encystment, to show the external opening of the water vascular system. ZEISS Obj. 4 mm and Comp. Oc. 4.

Fig. 8. Transverse section through the body of a nearly mature cercaria which had given off the contents of the cystogenous glands while still within the body cavity of the mother redia.

Fig. 9. Section through a very young sporocyst.

Fig. 10. Section through an older sporocyst before the formation of the ovary (Keimlager). ZEISS Obj. 1,5 mm and Comp. ocular 6.  $\frac{1}{3} : 1$ .

Fig. 11. Section through a sporocyst at the time of the localization of the germinal nuclei to form the ovary. Magnification as in the last figure.

Fig. 12. Section through sporocyst in slightly later stage than in the previous figure. Magnification as in last figure.

Fig. 13. Section through ovary of fully developed sporocyst. Magnification as in last figure.

## Plate 32.

Fig. 14. Nucleus of segmentation cell in the resting condition.

Fig. 15. Nucleus of segmentation cell in early stage of spireme formation.

Fig. 16. Nucleus of segmentation cell in later prophase.

Fig. 17. Later prophase, first appearance of the chromatin granules.

Fig. 18. Segmentation nucleus in which the redistribution of the nucleoplasm has begun, and in which the chromatin granules have increased in size and are fusing to form the spireme thread.

Fig. 19. Nucleus in which the spireme thread has been formed and already extends beyond the circular mass of nucleoplasm.

Fig. 20, 21, 22. Three successive stages in the growth of the spireme and the redistribution of the nucleoplasm.

Fig. 23. Nucleus containing fully formed spireme.

Fig. 24. Nucleus in which the segmentation of the spireme to form the chromosomes has been nearly completed before the redistribution of the nucleoplasm has taken place.

Fig. 25. Nucleus in which all of the chromosomes are distinct, but still attached to one another by linin filaments.

Fig. 26. Polar view of a nucleus in the metaphase.

Fig. 27. Side view of a nucleus in which the chromosomes are being arranged to form the equatorial plate.

Fig. 28. Side view of a nucleus in the metaphase.

Fig. 29. Side view of a nucleus in rather later anaphase to show the beginning of the constriction of the nuclear membrane.

Fig. 30. Cell in which the division of the nucleus is nearly completed.

Fig. 31. Egg showing the characteristic shape of those which come from the ovary in the sporocyst.

Fig. 32. Egg showing fully formed spireme for the maturation division.

Fig. 33. Egg in a late prophase of the maturation mitosis, the spireme thread has segmented to form the chromosomes, several of which are distinctly shown as separate.

Fig. 34. Side view of an egg at the metaphase of the maturation division.

Fig. 35. Section, in plane of the equatorial plate, through an egg in the metaphase of the maturation division.

Fig. 36. Side view of an egg (which underwent its maturation while free in the body cavity of the sporocyst), in an early anaphase of the maturation division.

Fig. 37. Side view of an egg in late anaphase. (Egg matured free in body cavity of the sporocyst.)

Fig. 38. Egg in early telophase of maturation division.

Fig. 39. Late telophase of the maturation division.

Fig. 40. Egg with attached polar body in which the chromosomes are still distinct from one another after those in the egg have fused to form the caryosome.

Fig. 41. Egg with two polar bodies (?) attached.

## Plate 33.

Fig. 42. Egg in resting stage before the first segmentation division.

Fig. 43. Section, oblique to plane of equatorial plate, through egg at metaphase of the first segmentation division.

Fig. 44. Side view of an egg at the metaphase of the first segmentation division.

Fig. 45. Section through equatorial plate of egg in first cleavage.

Fig. 46. Two cell stage, following first cleavage.

Fig. 47. Three cell stage, result of second cleavage.

Fig. 48. A four cell stage, resulting from irregular segmentation of the micromeres.

Fig. 49. Five cell stage: the usual result of the third cleavage.

Fig. 50. Section through an embryo showing the formation of the investing membrane.

Fig. 51. Slightly older stage, showing the characteristic degenerative changes in the nuclei of the investing cells.

Fig. 52. Section through an embryo in which all of the cells, with the exception of the endoderm cells, have lost their outlines.

Fig. 53. Section through an embryo in a later stage of development; the endoderm is clearly marked off from the ectoderm.

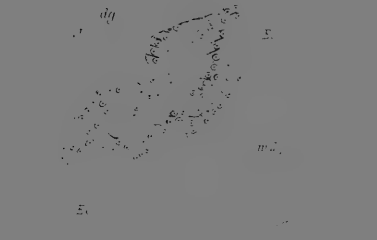
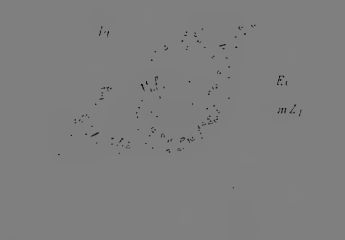
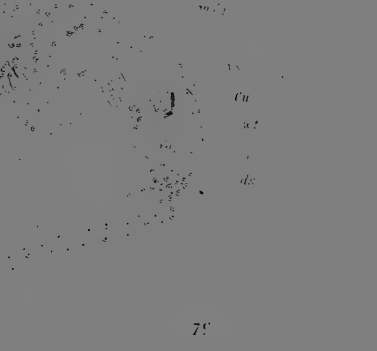
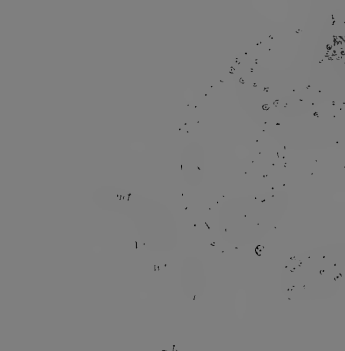
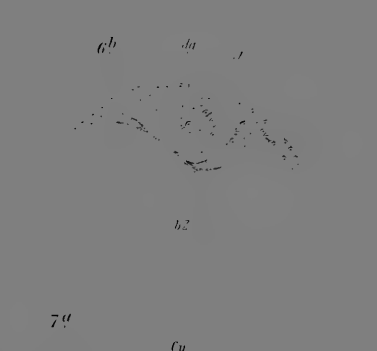
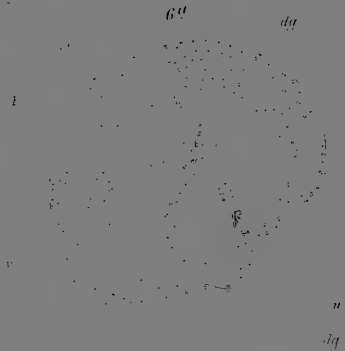
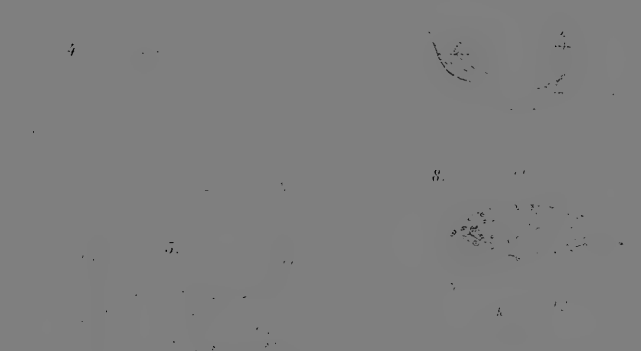
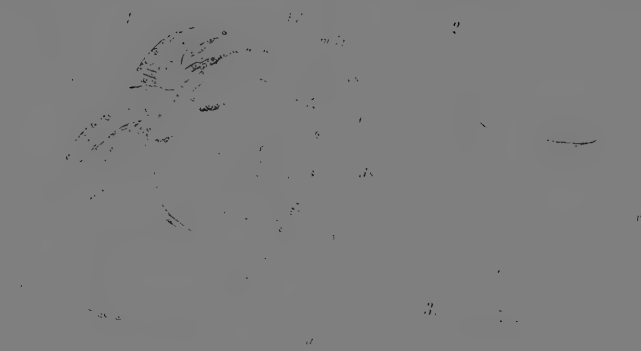
Fig. 54. Section through an embryo in which there is a well defined layer of cells between the ectoderm and the endoderm.

Fig. 55. Section through an embryo in which there is no distinction between the cell layers, except for the greater size of the endoderm nuclei.

Fig. 56. Longitudinal section through an embryo showing the primordia of the gut, of the anterior sucking disc and pharynx, and of the water vascular system.

---

Lippert & Co. (G. Pätz'sche Buchdr.), Naumburg a. S.

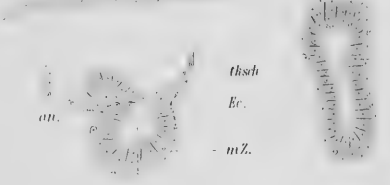
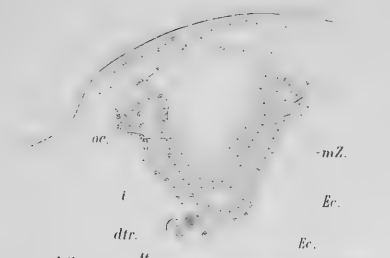
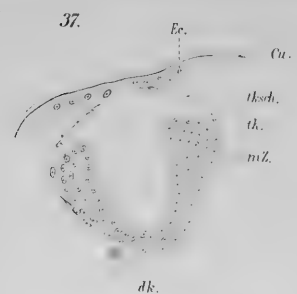
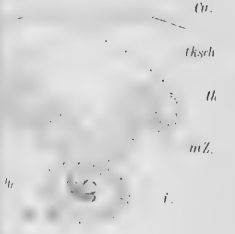
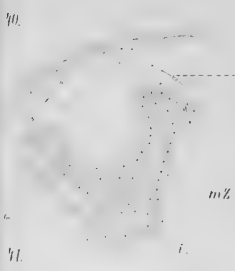
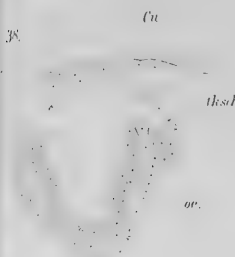
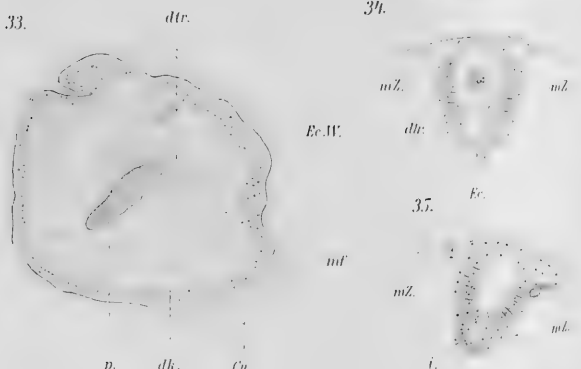
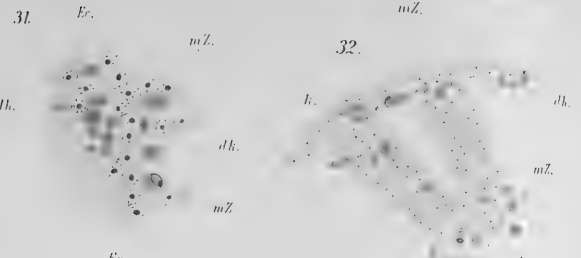
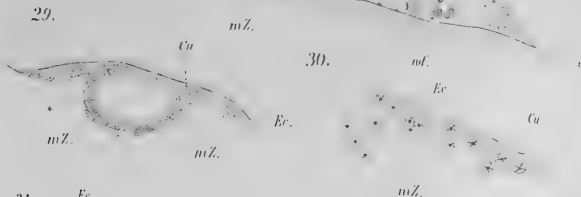
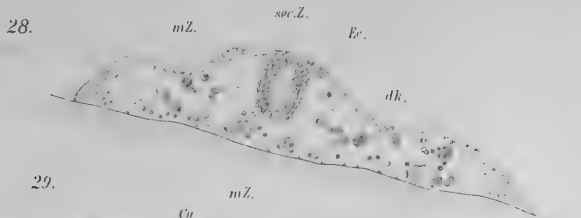






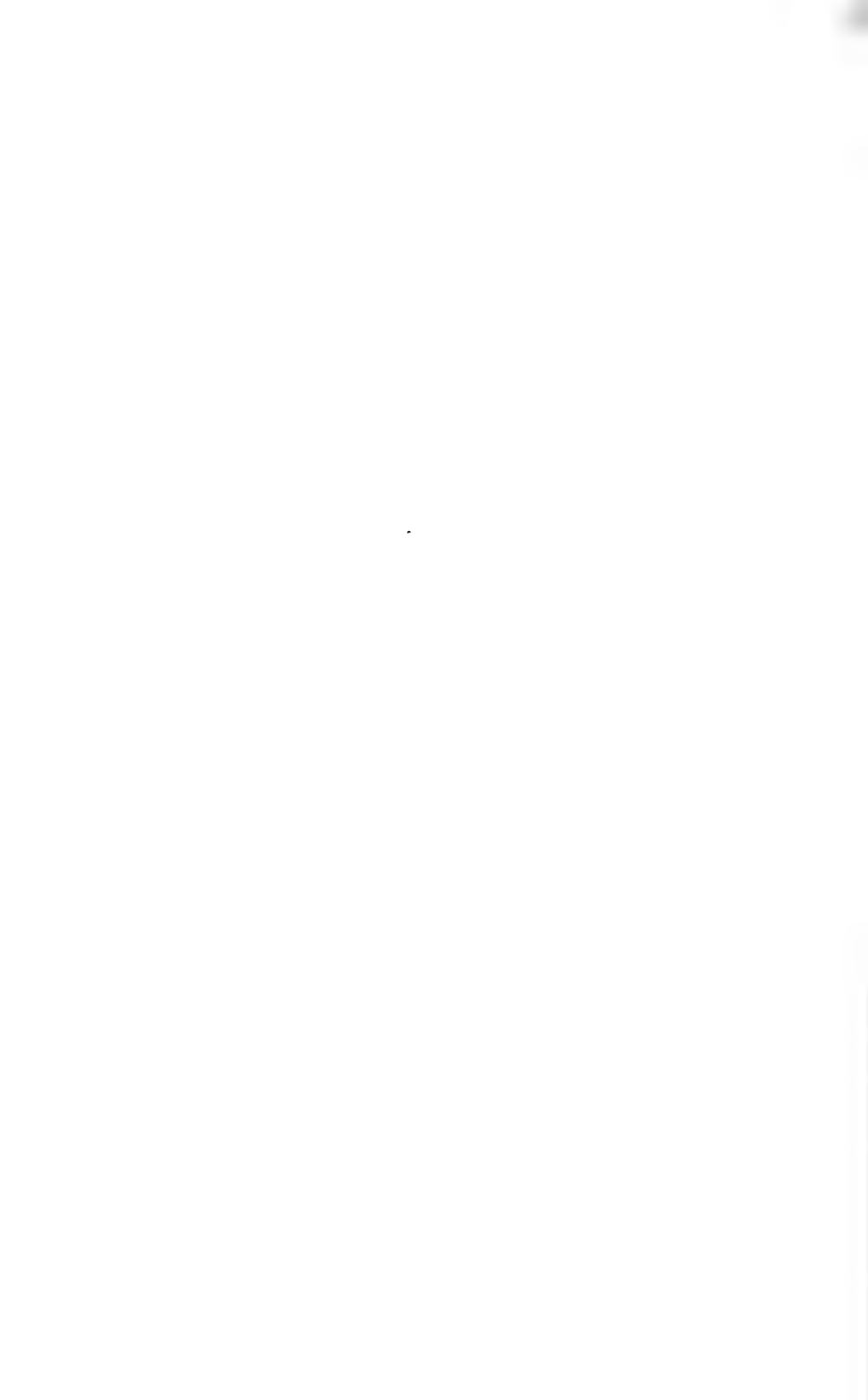








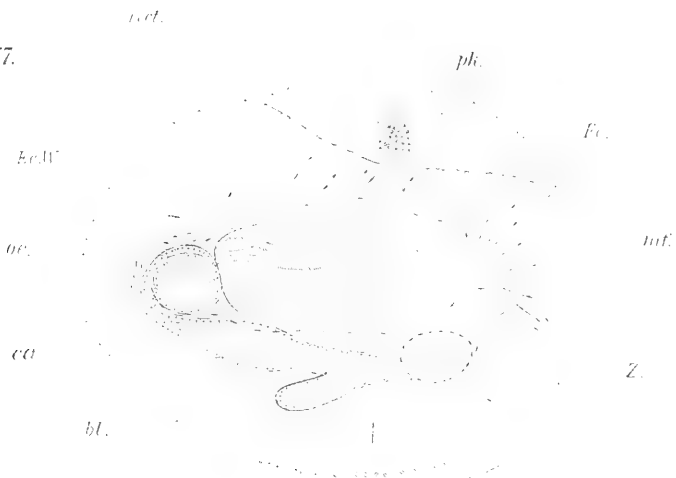




56.



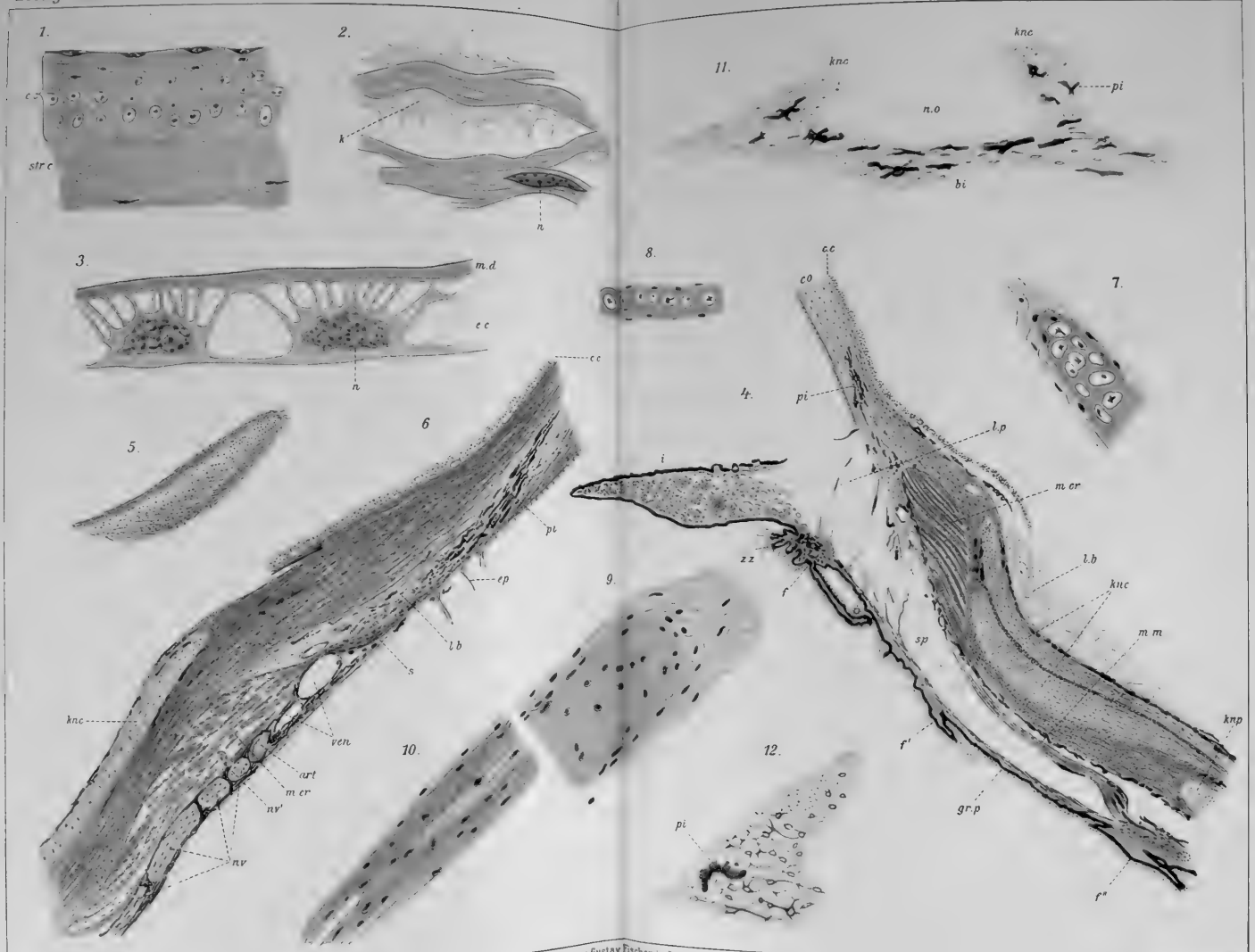
57.



58.





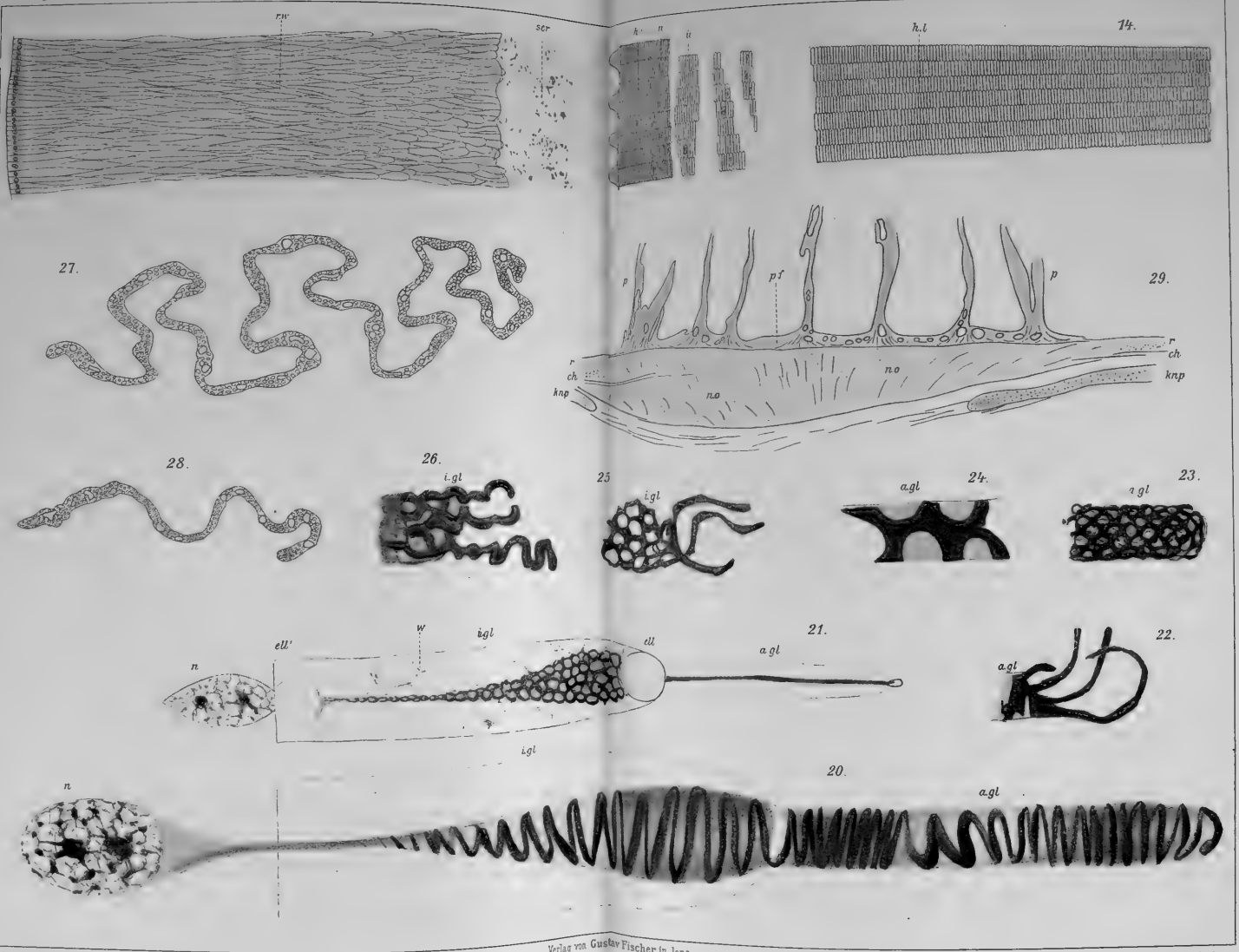






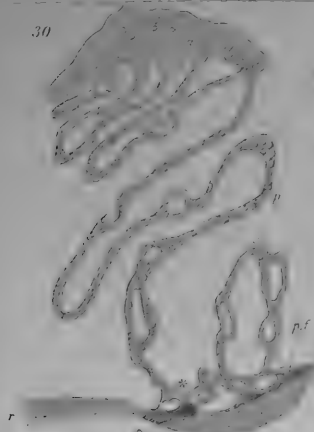




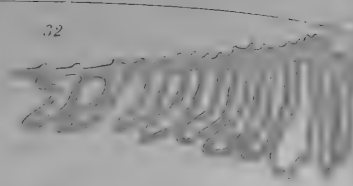




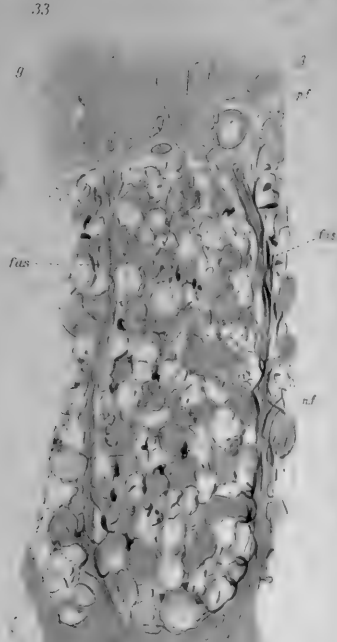
30



32



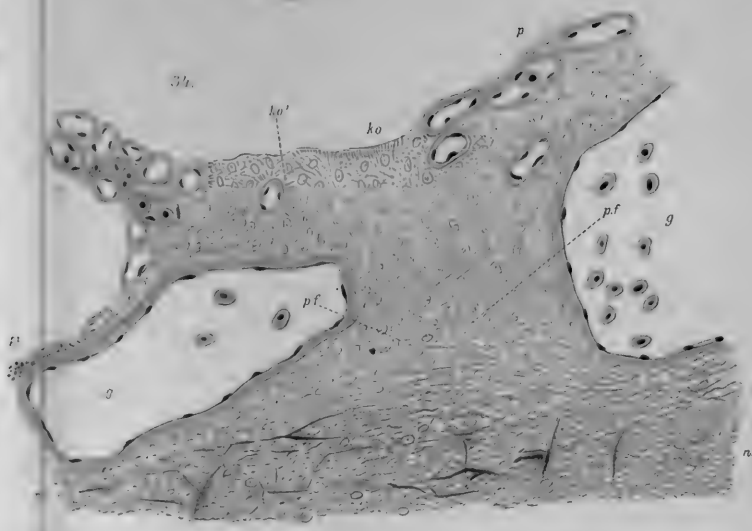
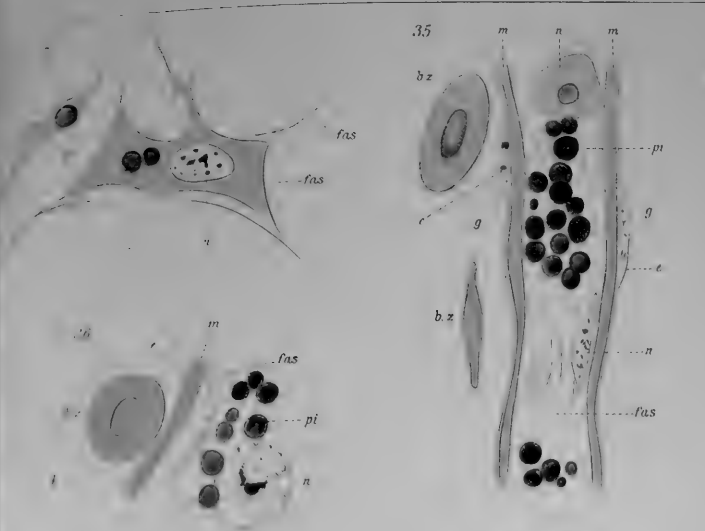
33



31

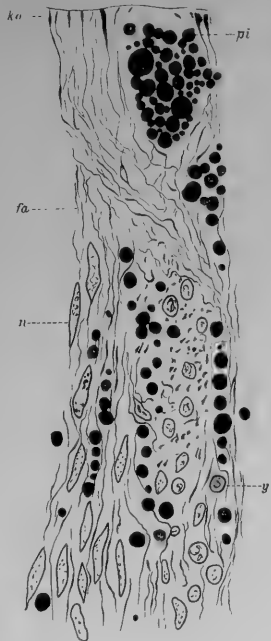


35

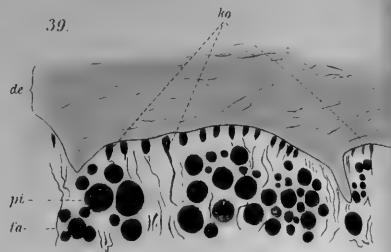




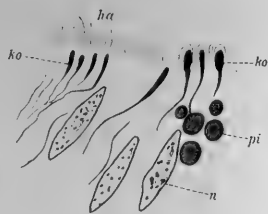
38



39.



41.



42.



40.



43.



50.



44



b



45.



46.

a



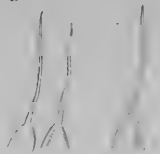
b



c



d

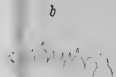


47.

a



b



c



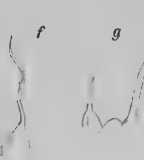
d



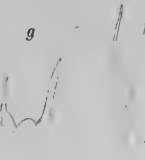
e



f



g



h

48.

a



b



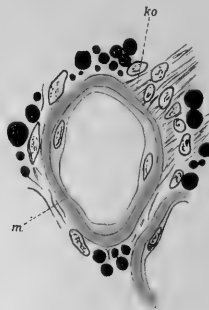
c



49.



51.

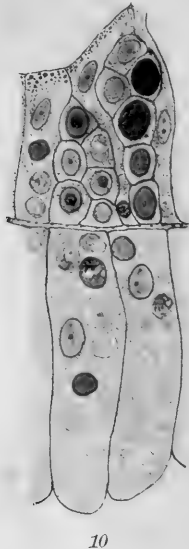
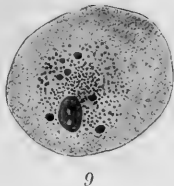
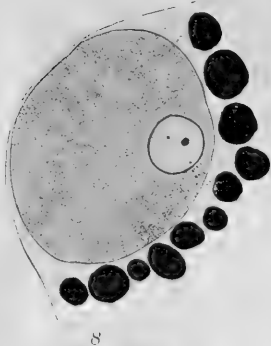
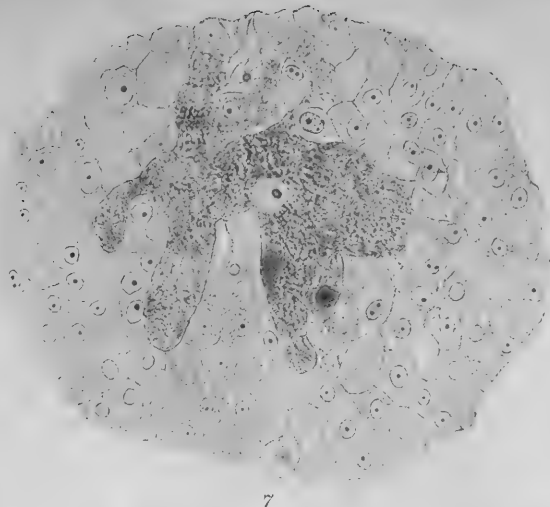
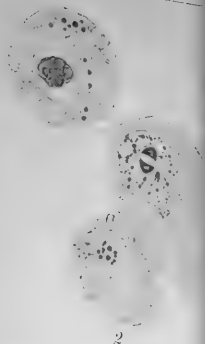
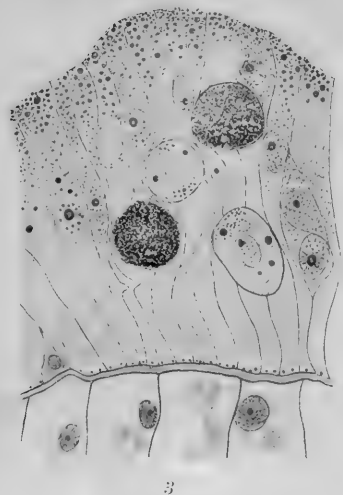
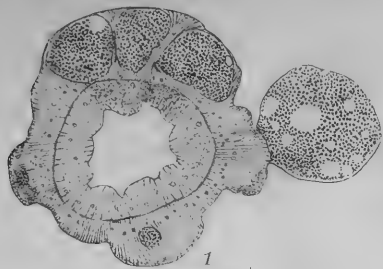


52.

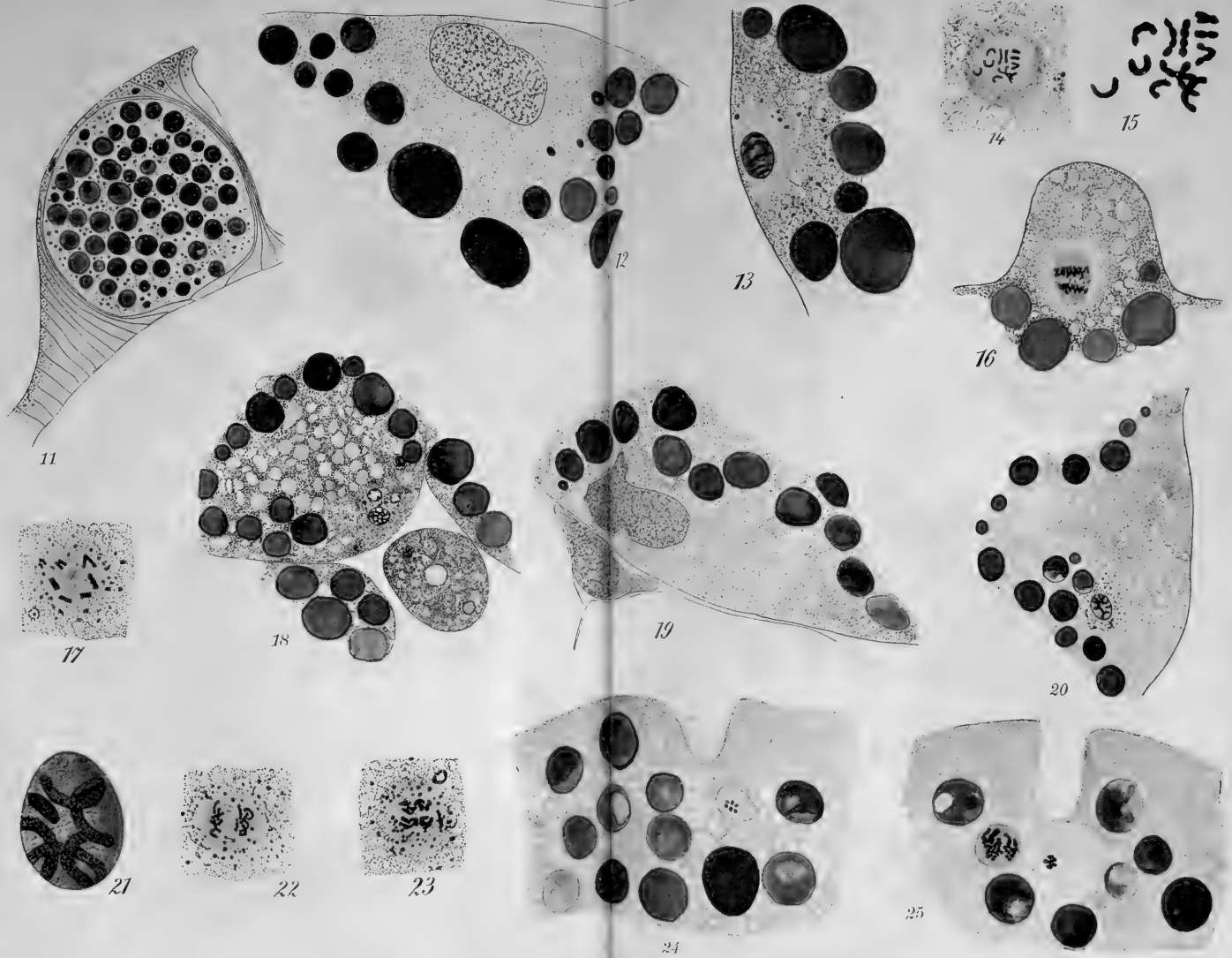




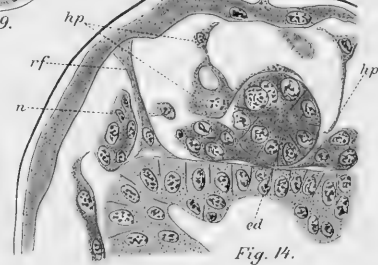
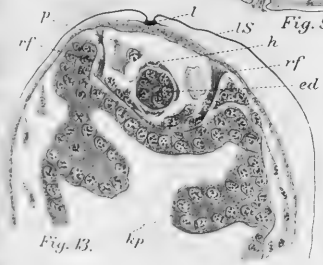
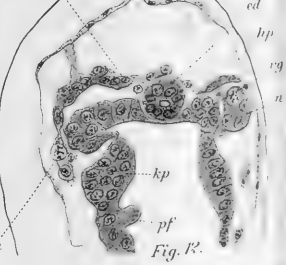
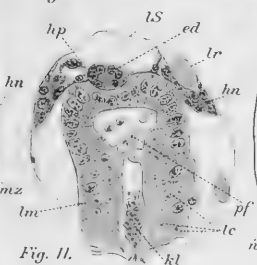
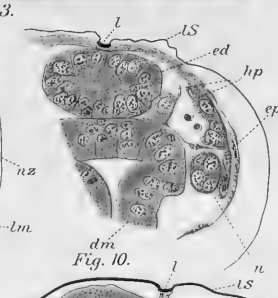
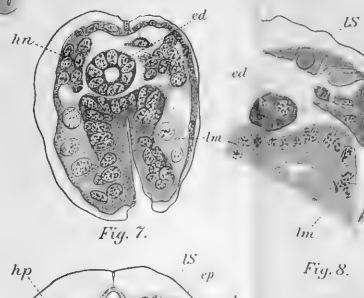
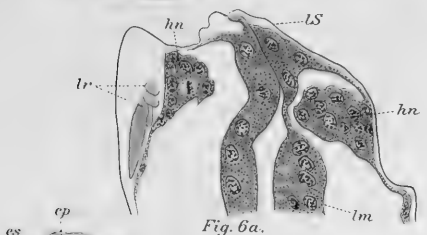
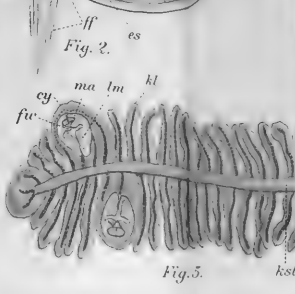
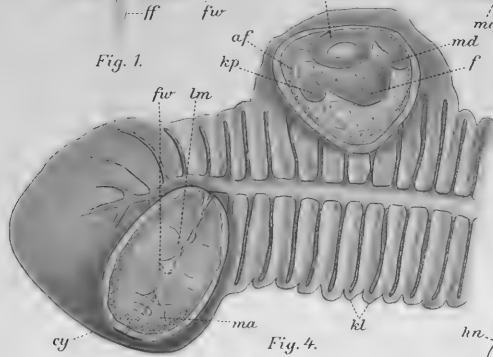
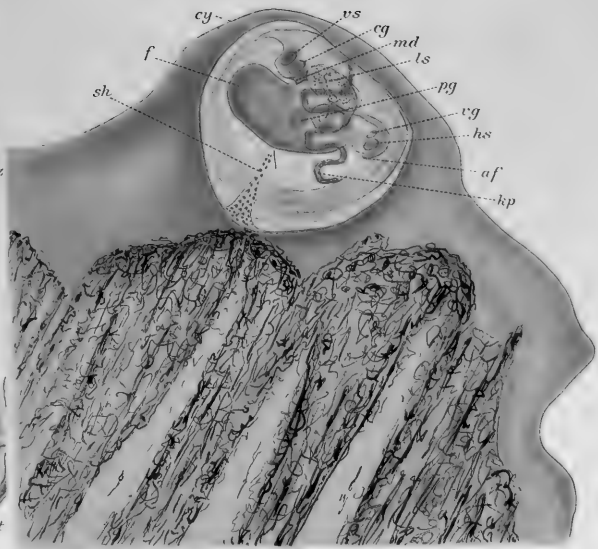
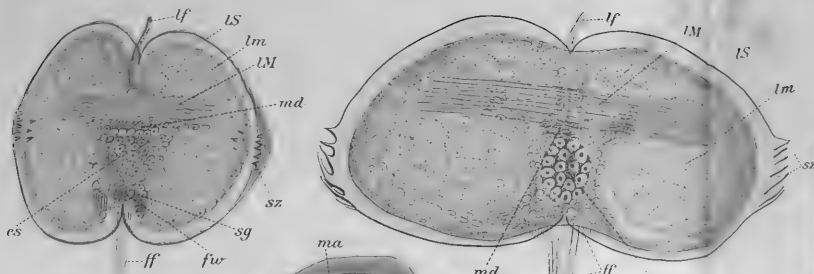












Harms gez.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

Lith Anst.v.K.Wesser,Jena.



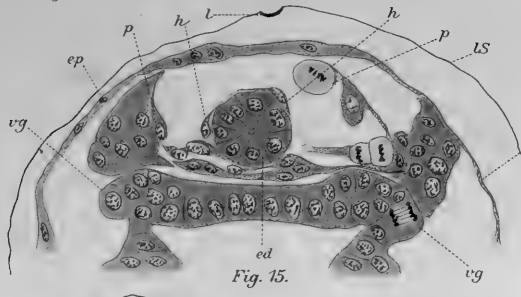


Fig. 15.



Fig. 16.

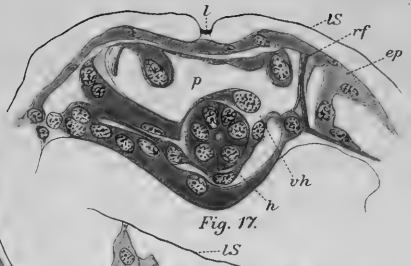


Fig. 17.

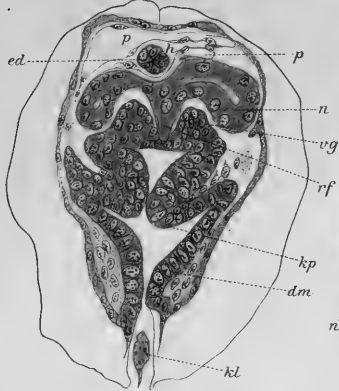


Fig. 18.

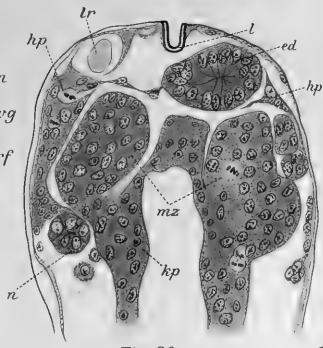


Fig. 20.

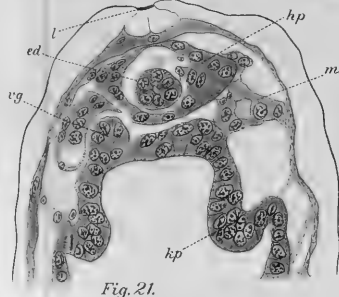


Fig. 21.

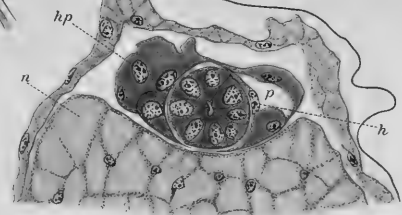


Fig. 22.

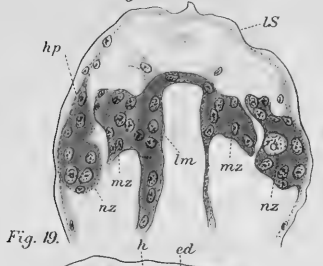


Fig. 19.



Fig. 24.

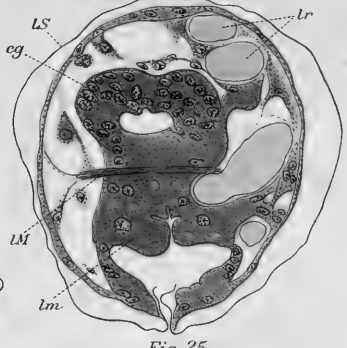


Fig. 25.



Fig. 23.

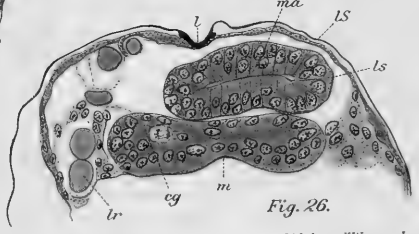


Fig. 26.





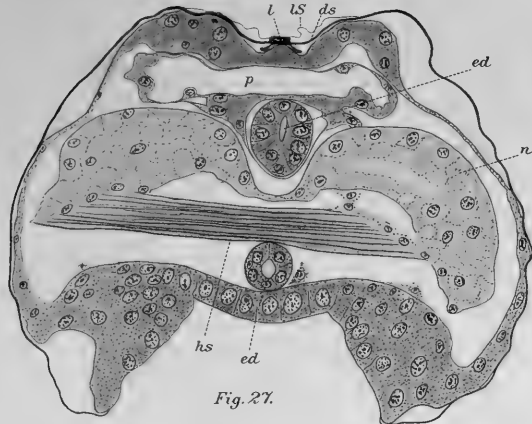


Fig. 27.

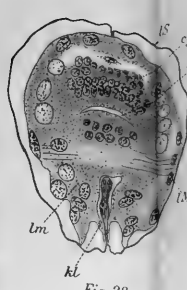


Fig. 28.

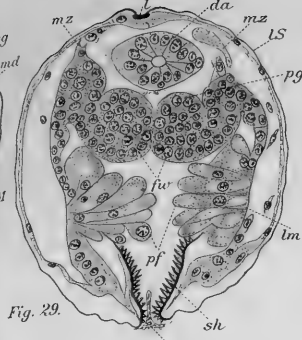


Fig. 29.

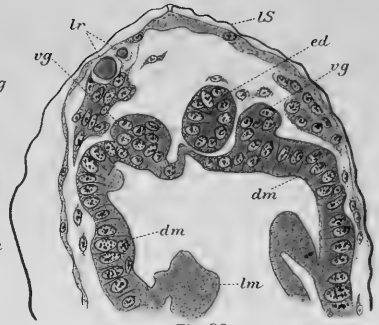


Fig. 30.

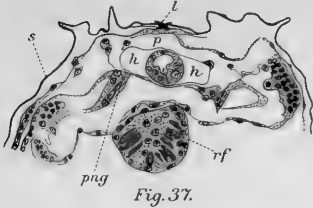


Fig. 37.

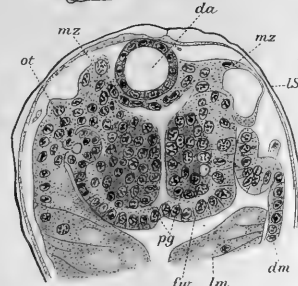


Fig. 31.

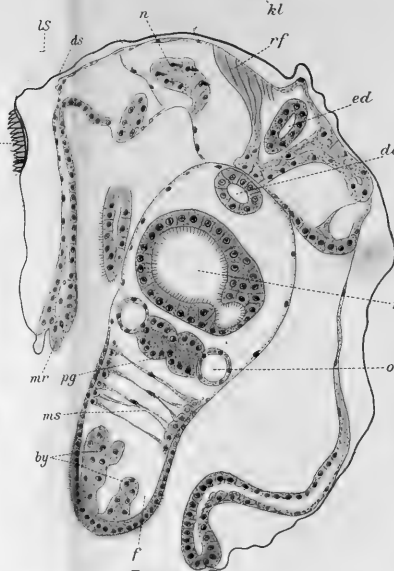


Fig. 32.

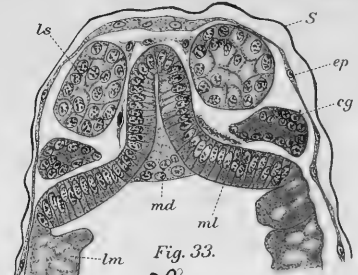


Fig. 33.

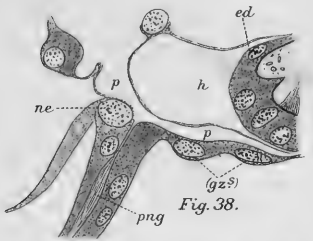


Fig. 38.



Fig. 36.

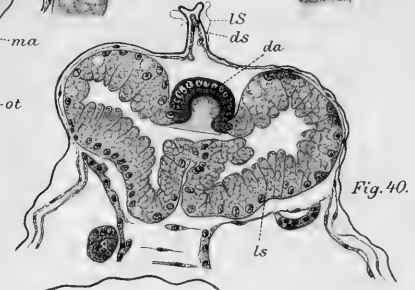


Fig. 40.

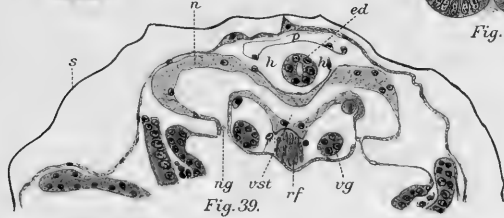


Fig. 39.

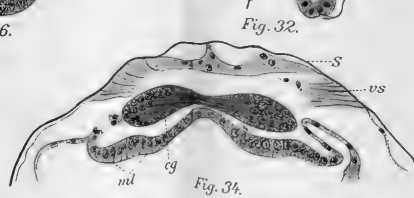


Fig. 34.

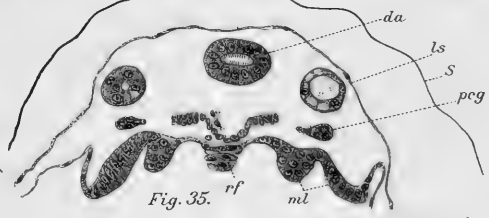


Fig. 35.



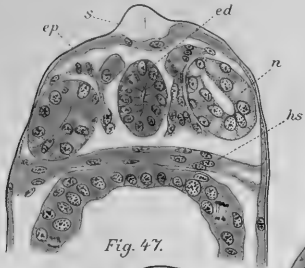


Fig. 47.

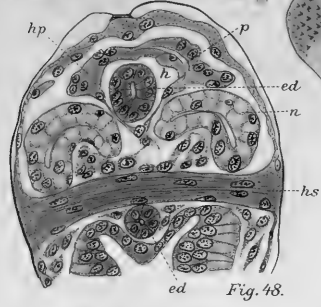


Fig. 48.



Fig. 41.

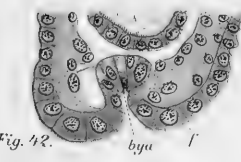


Fig. 42.

Harms gez.

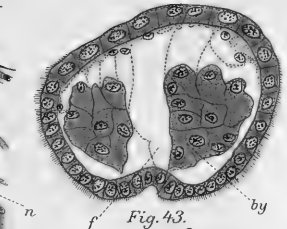


Fig. 43.

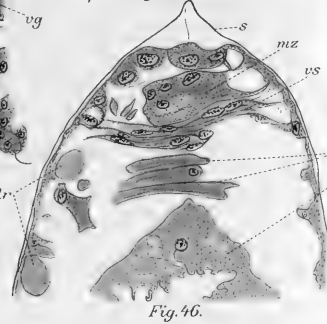


Fig. 46.



Fig. 44.



Fig. 45.

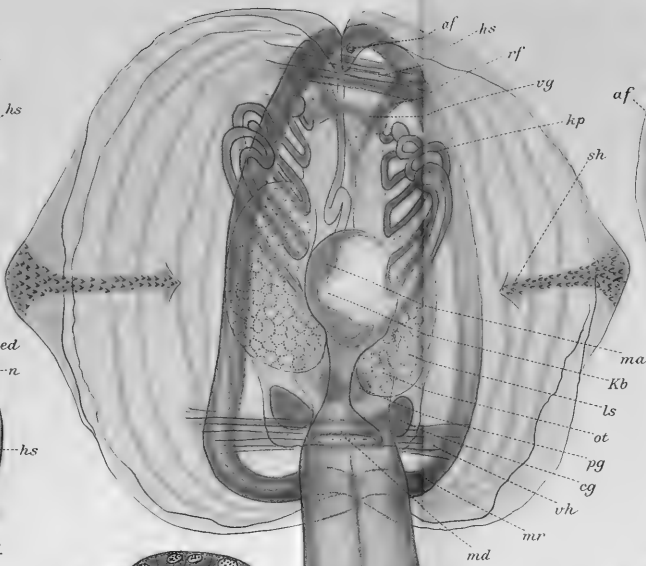


Fig. 51.

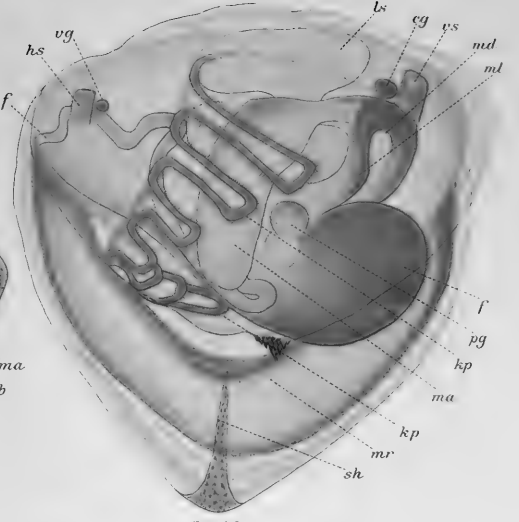


Fig. 49.

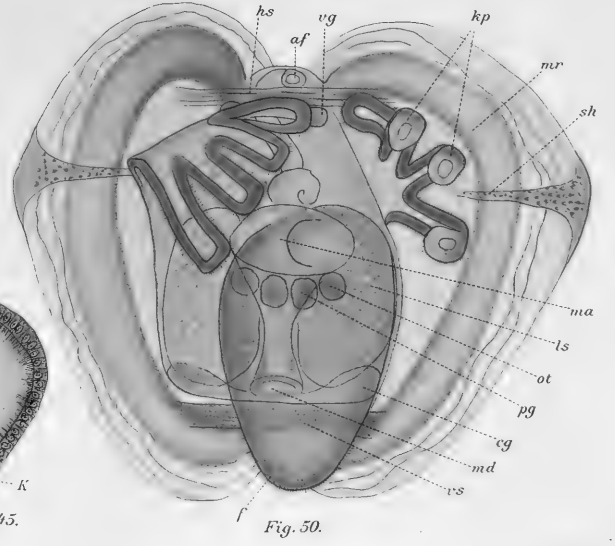


Fig. 50.



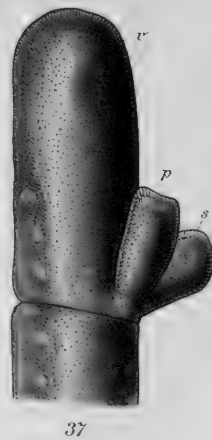
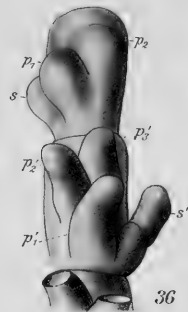
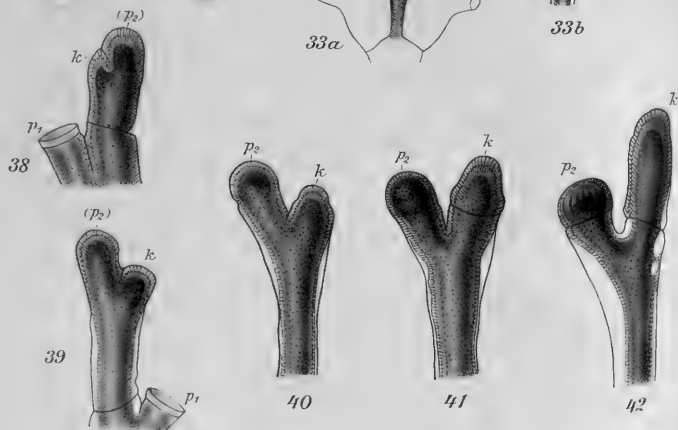
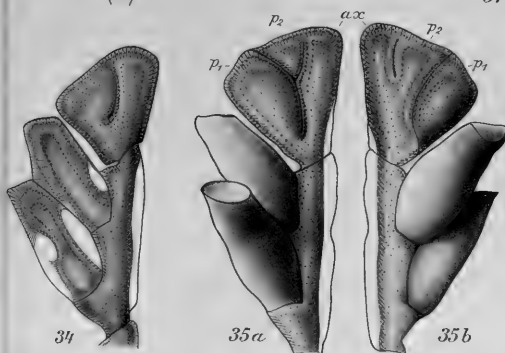
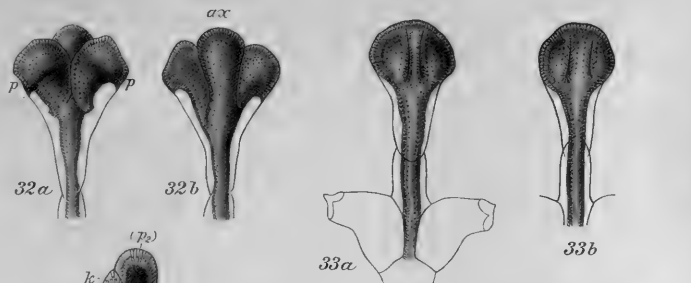
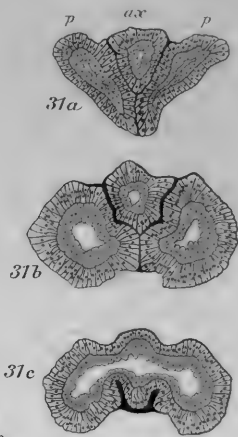
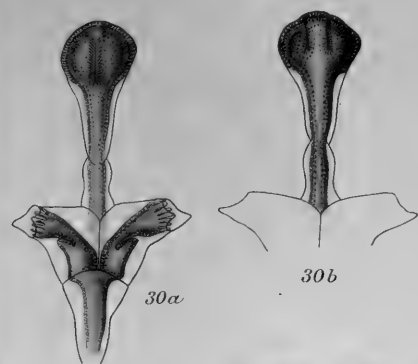
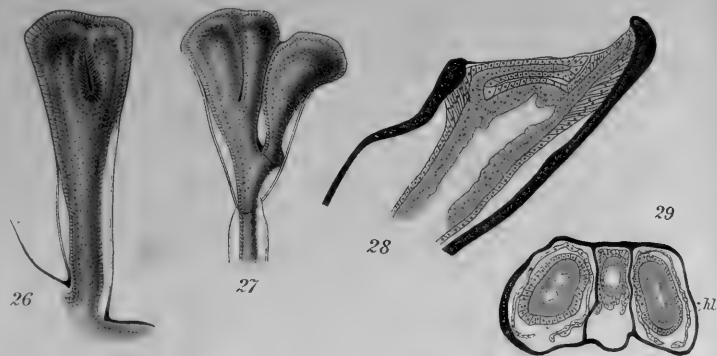




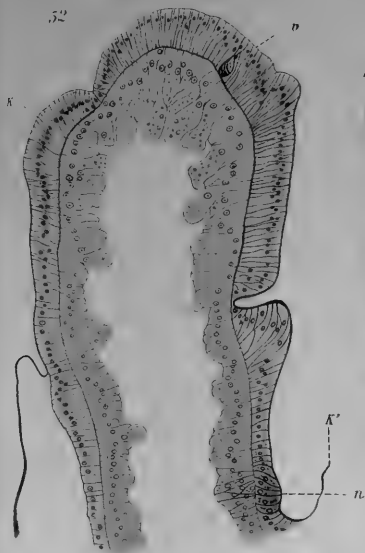
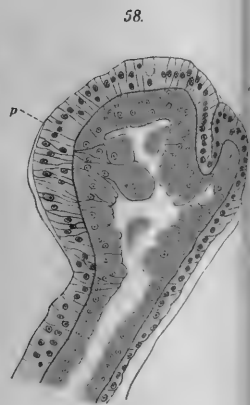
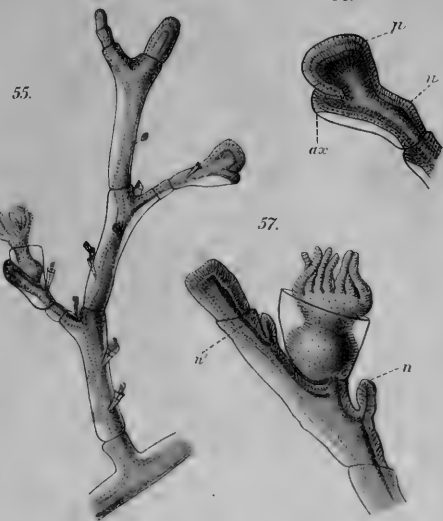
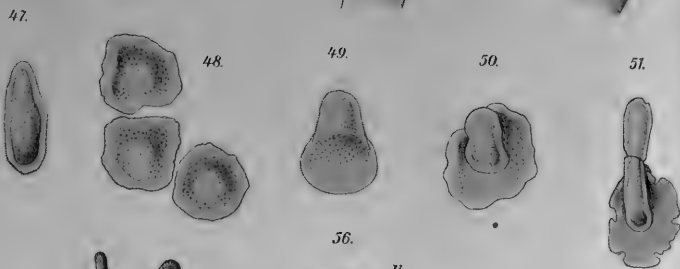
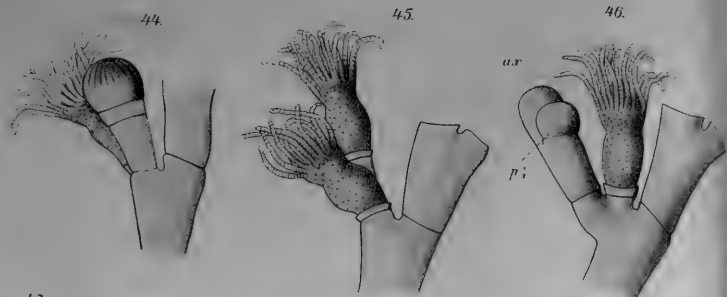




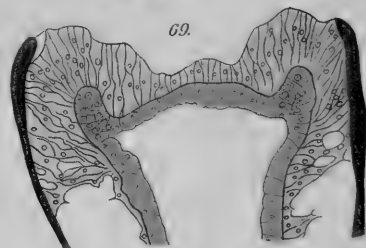
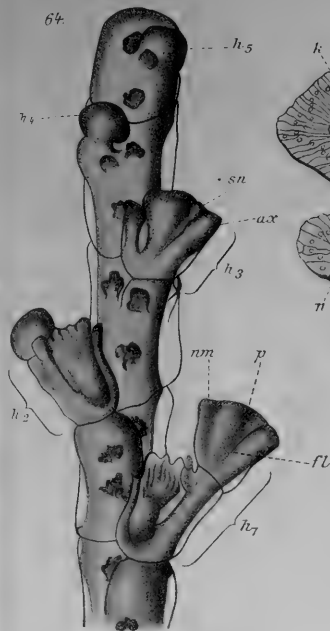
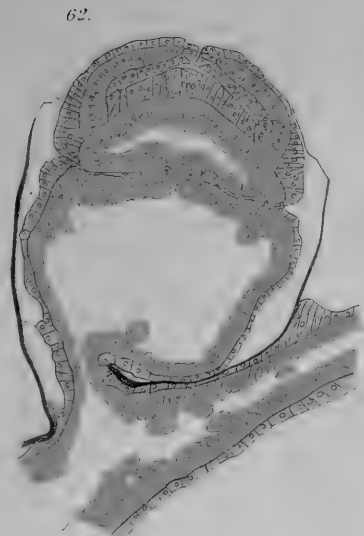
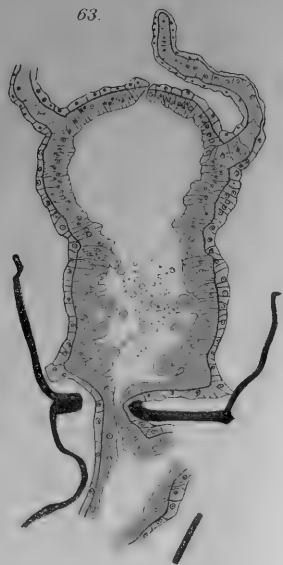
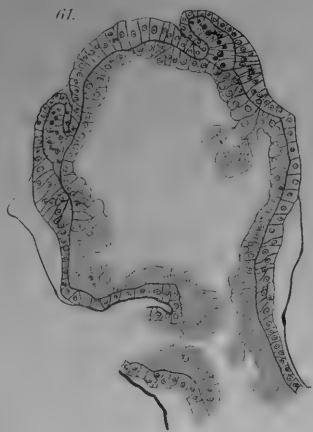




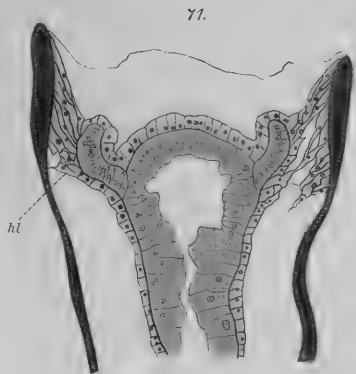






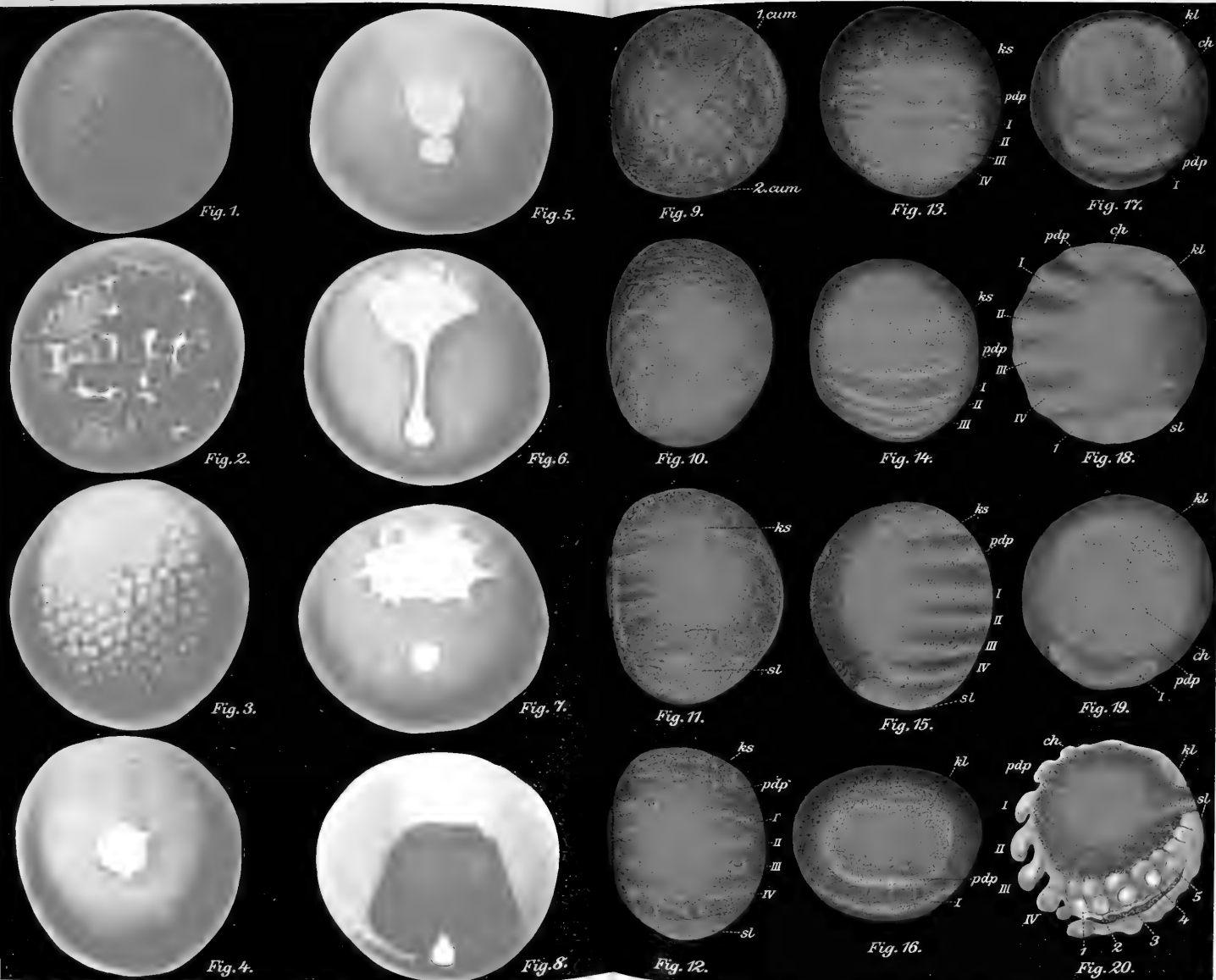




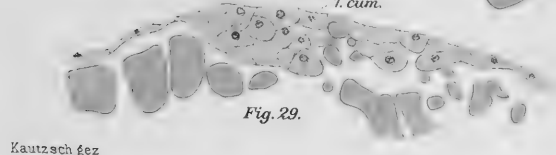
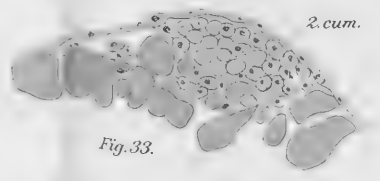
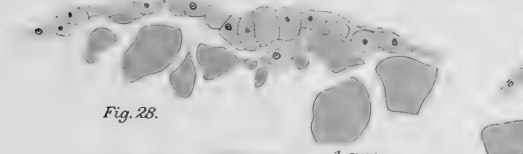
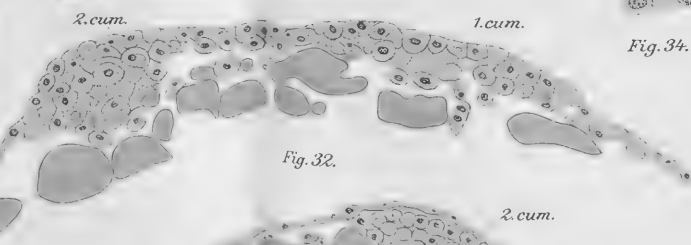
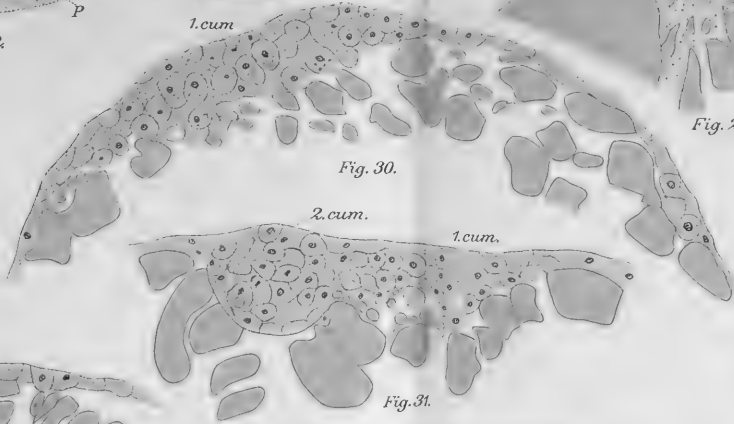
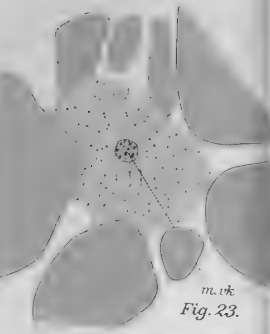
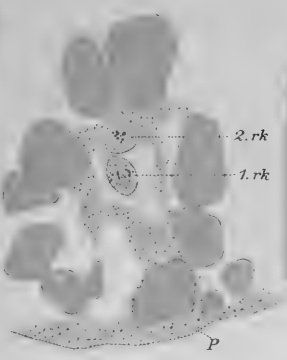
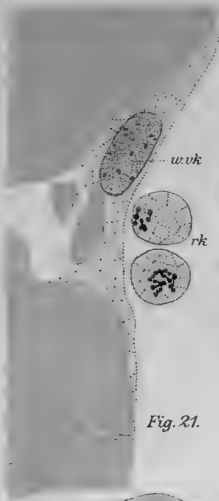














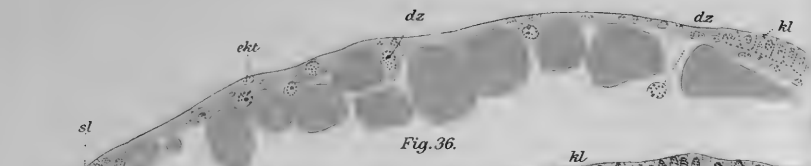


Fig. 36.



Fig. 41.



Fig. 37.

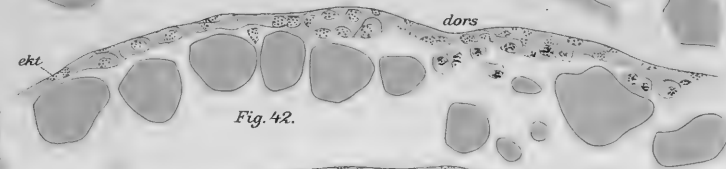


Fig. 42.



Fig. 38.

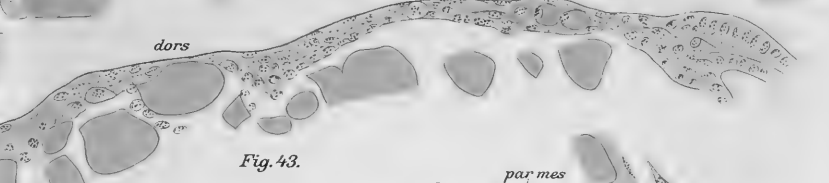


Fig. 43.



Fig. 39.

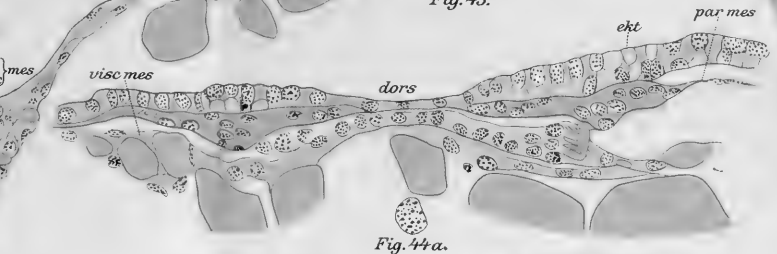


Fig. 44a.



Fig. 45.



Fig. 40a.

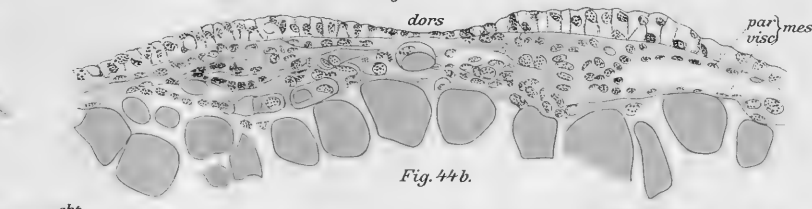


Fig. 44b.

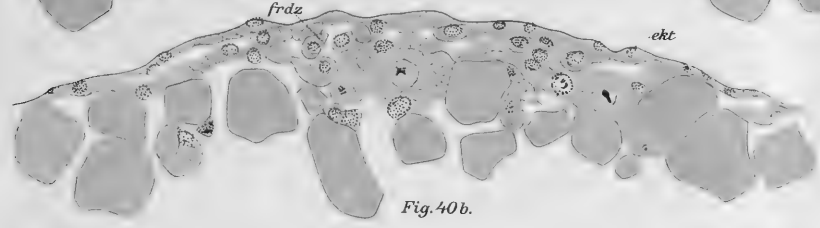


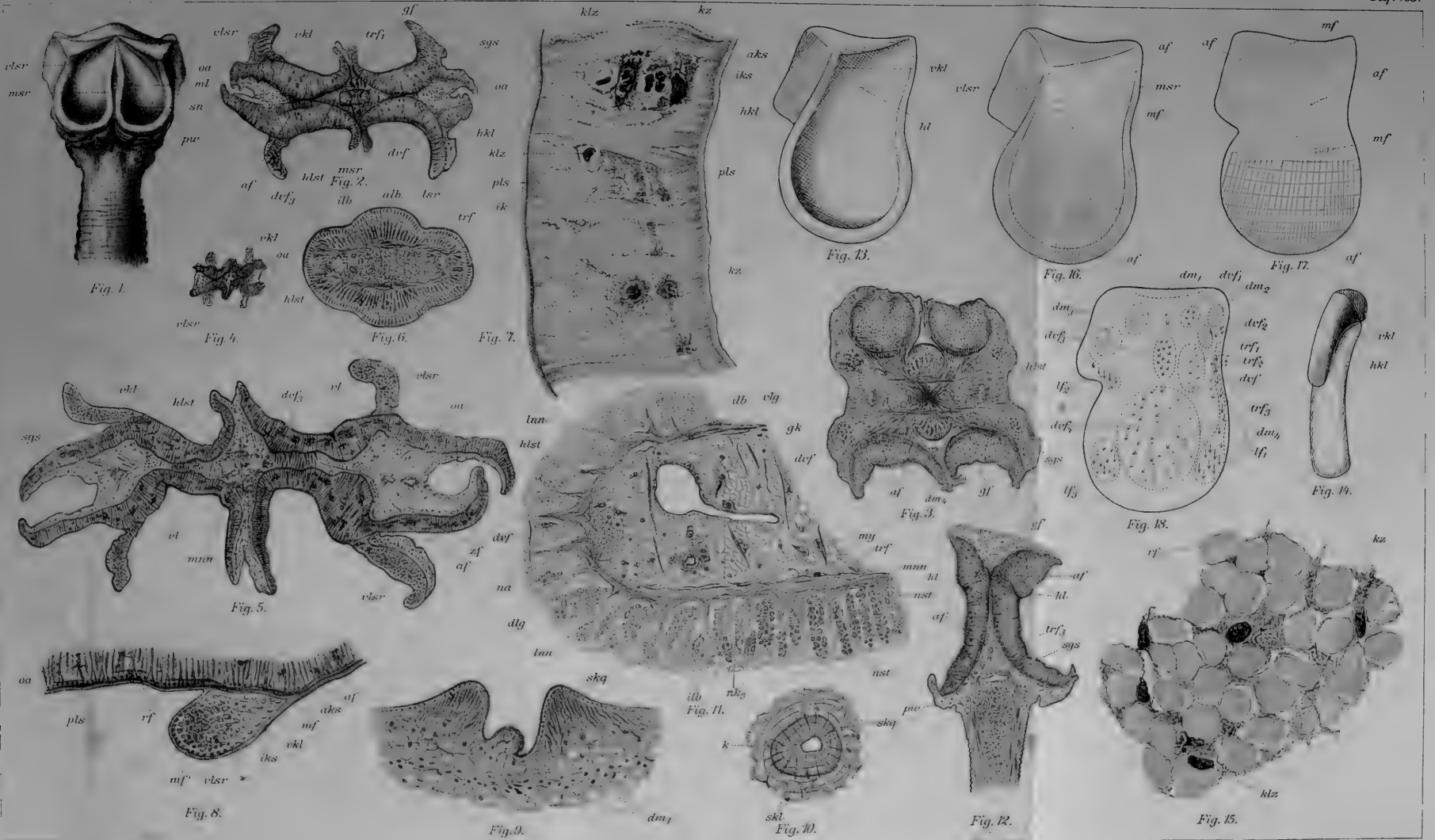
Fig. 40b.



Fig. 44c.

Kautzsch gez









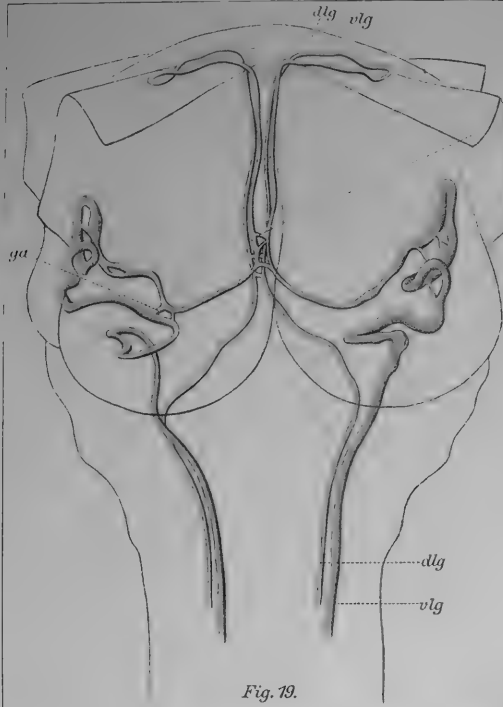


Fig. 19.

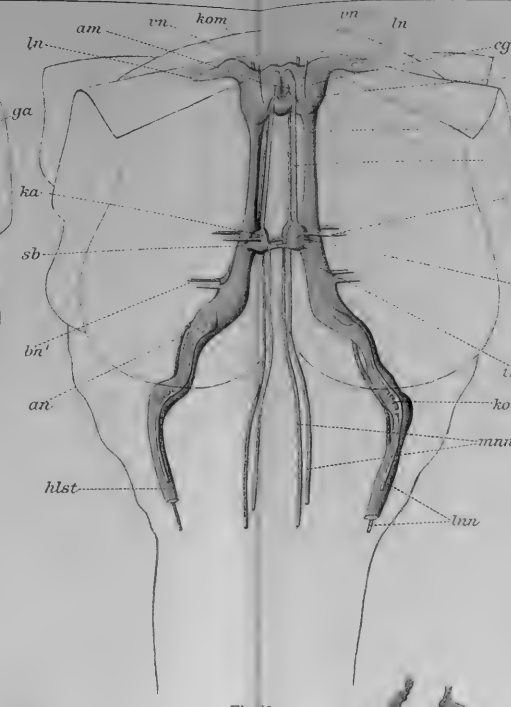


Fig. 20.

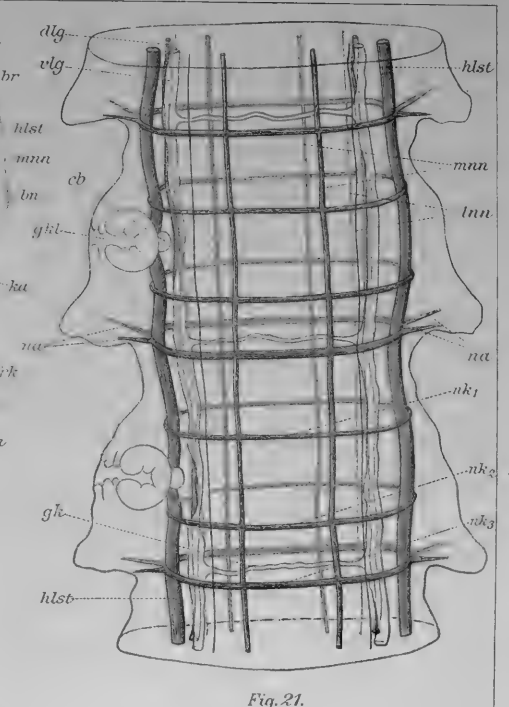


Fig. 21.

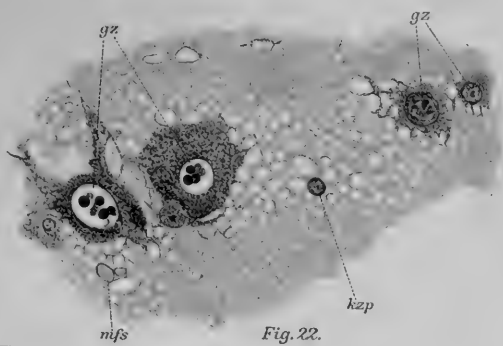


Fig. 22.



Fig. 23.

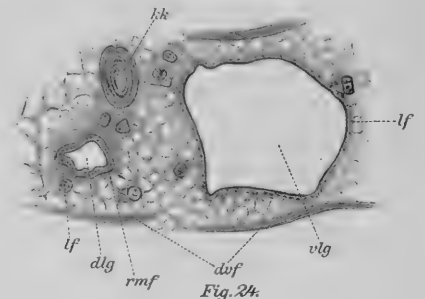
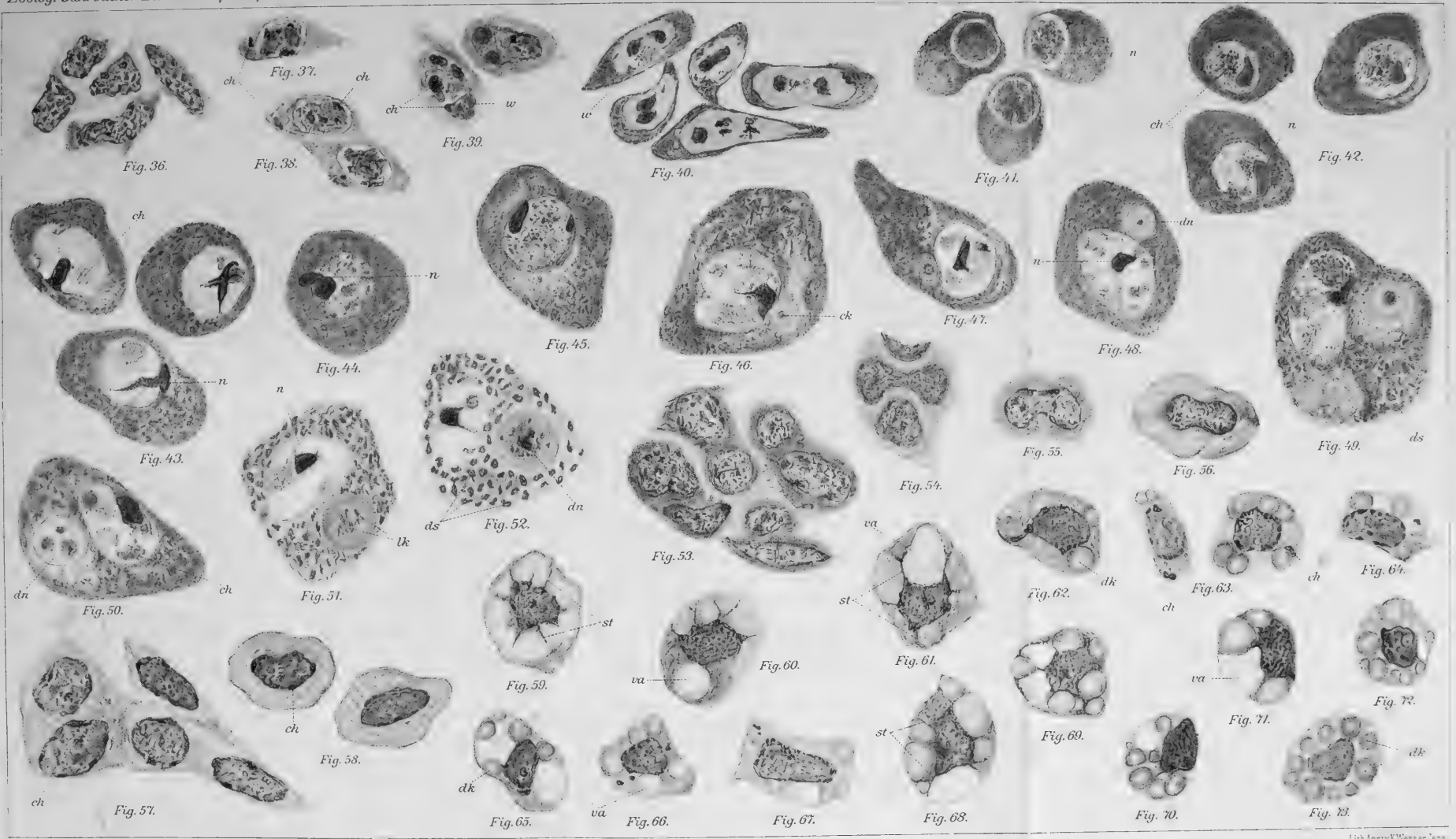


Fig. 24.

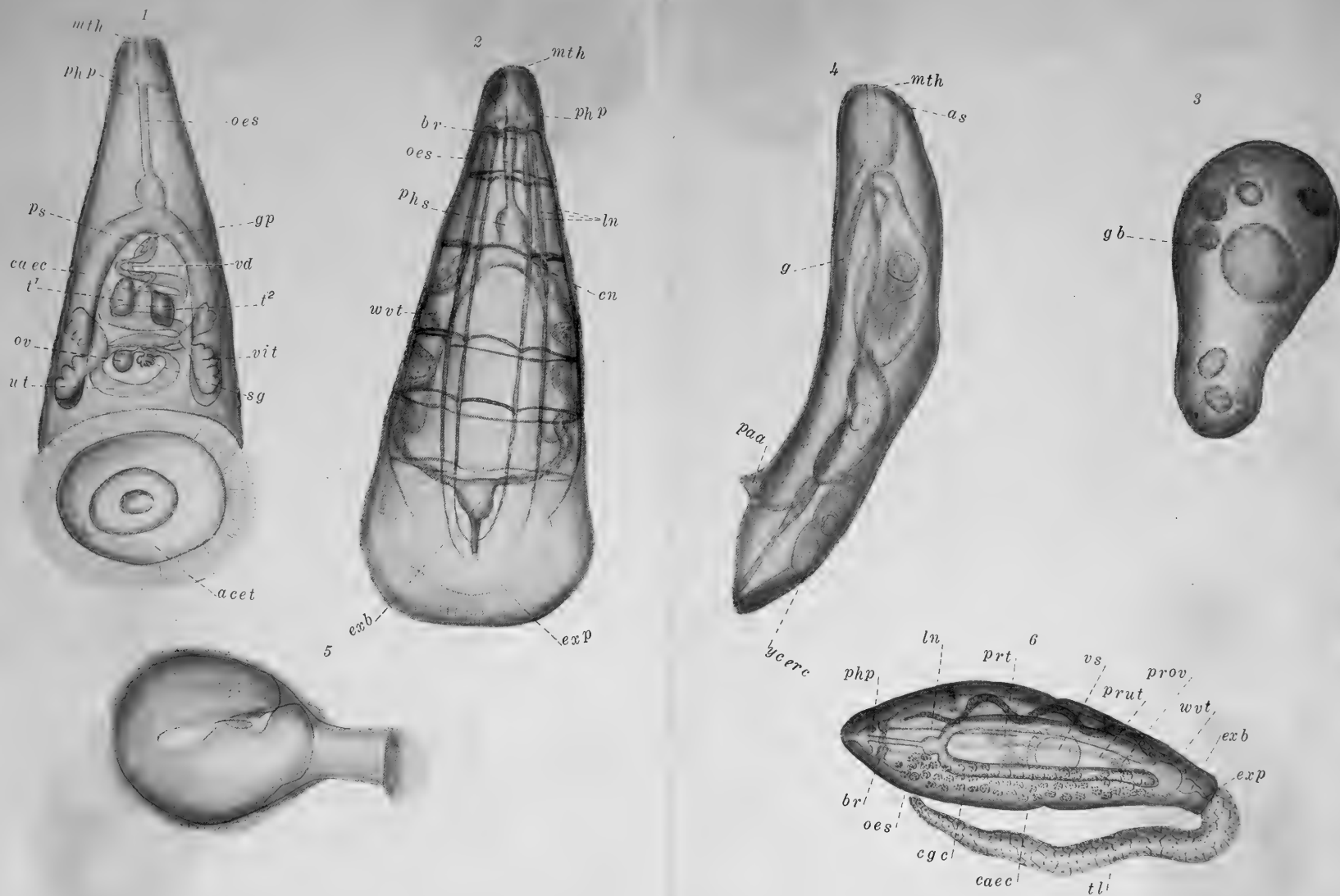






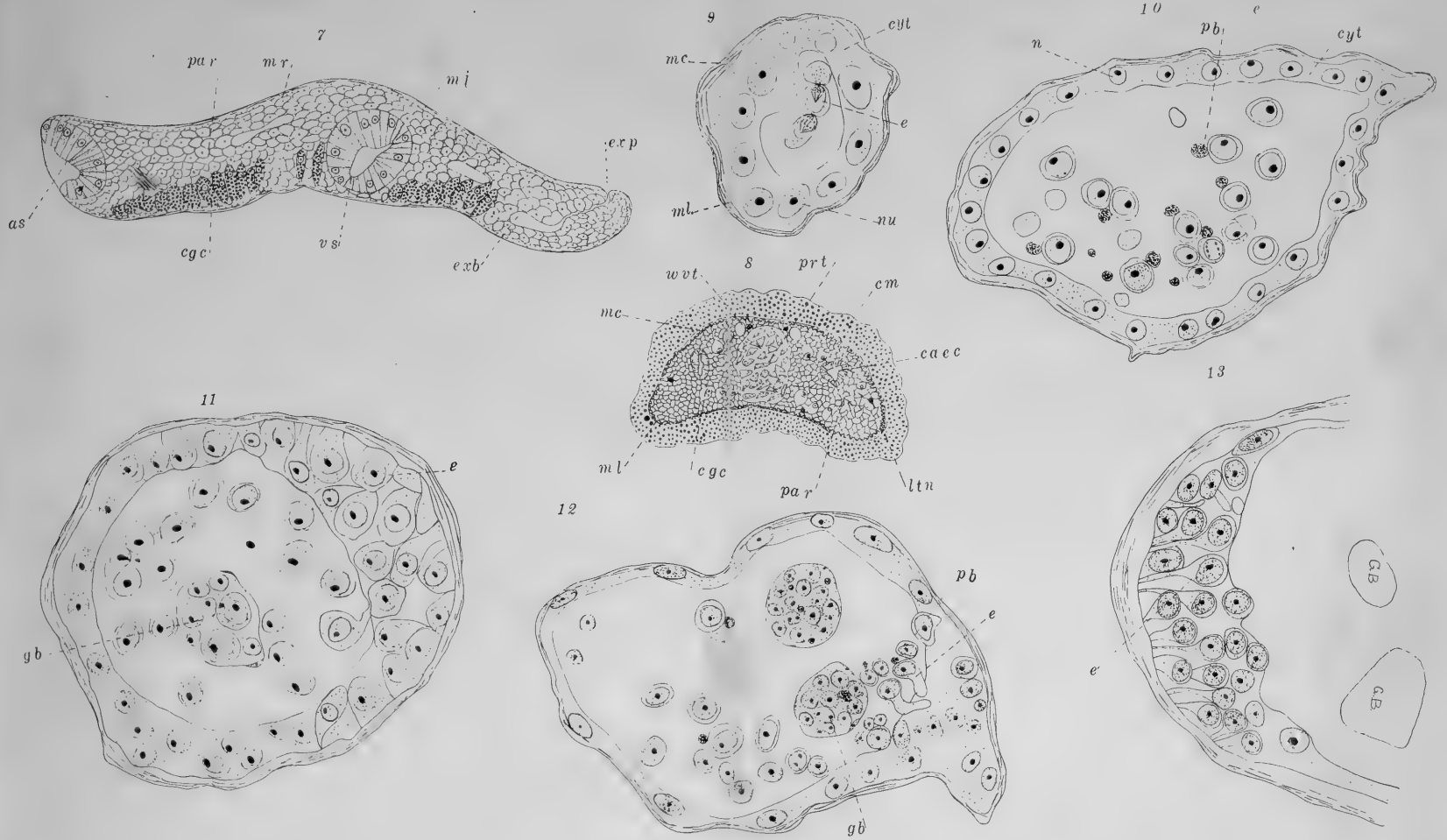




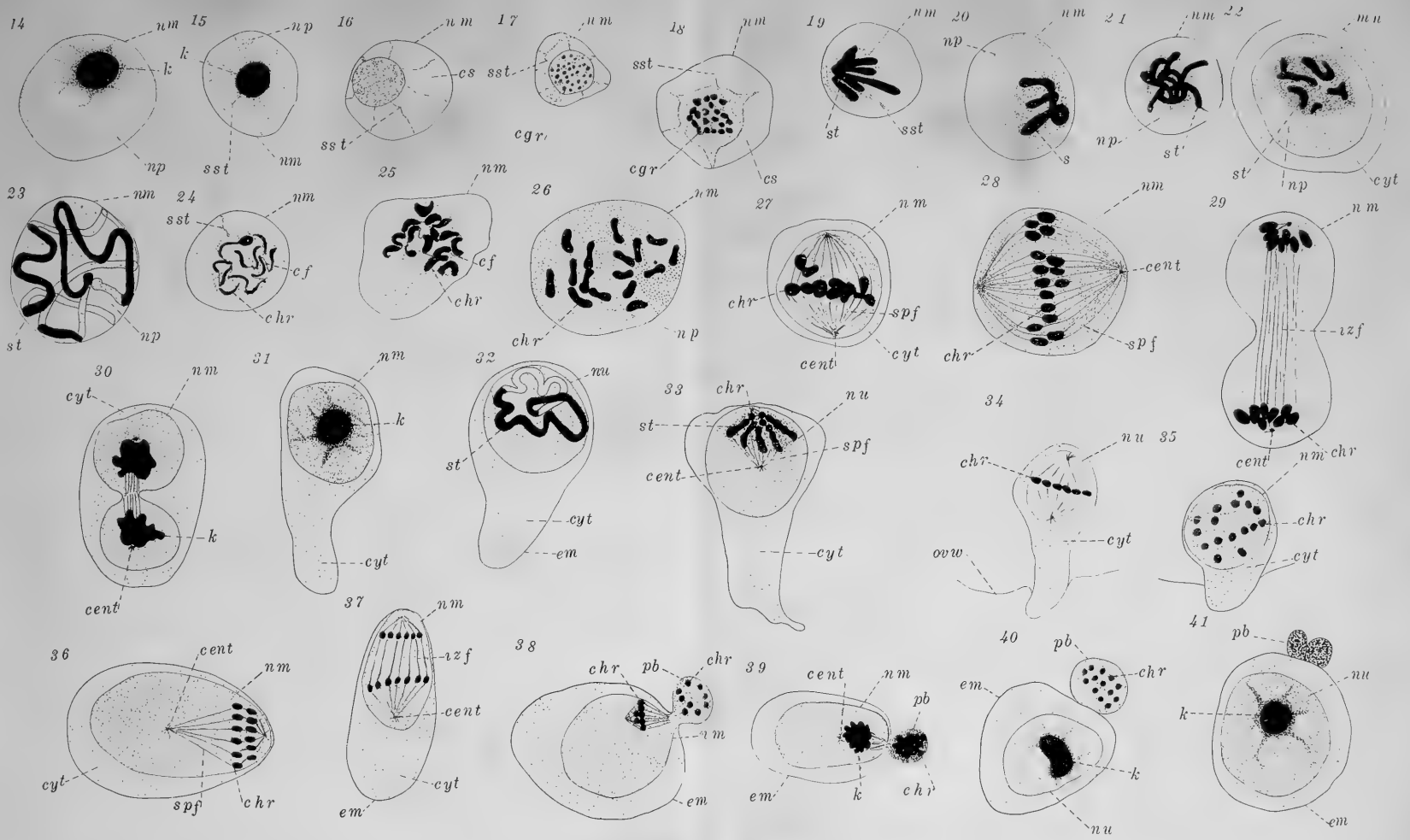
















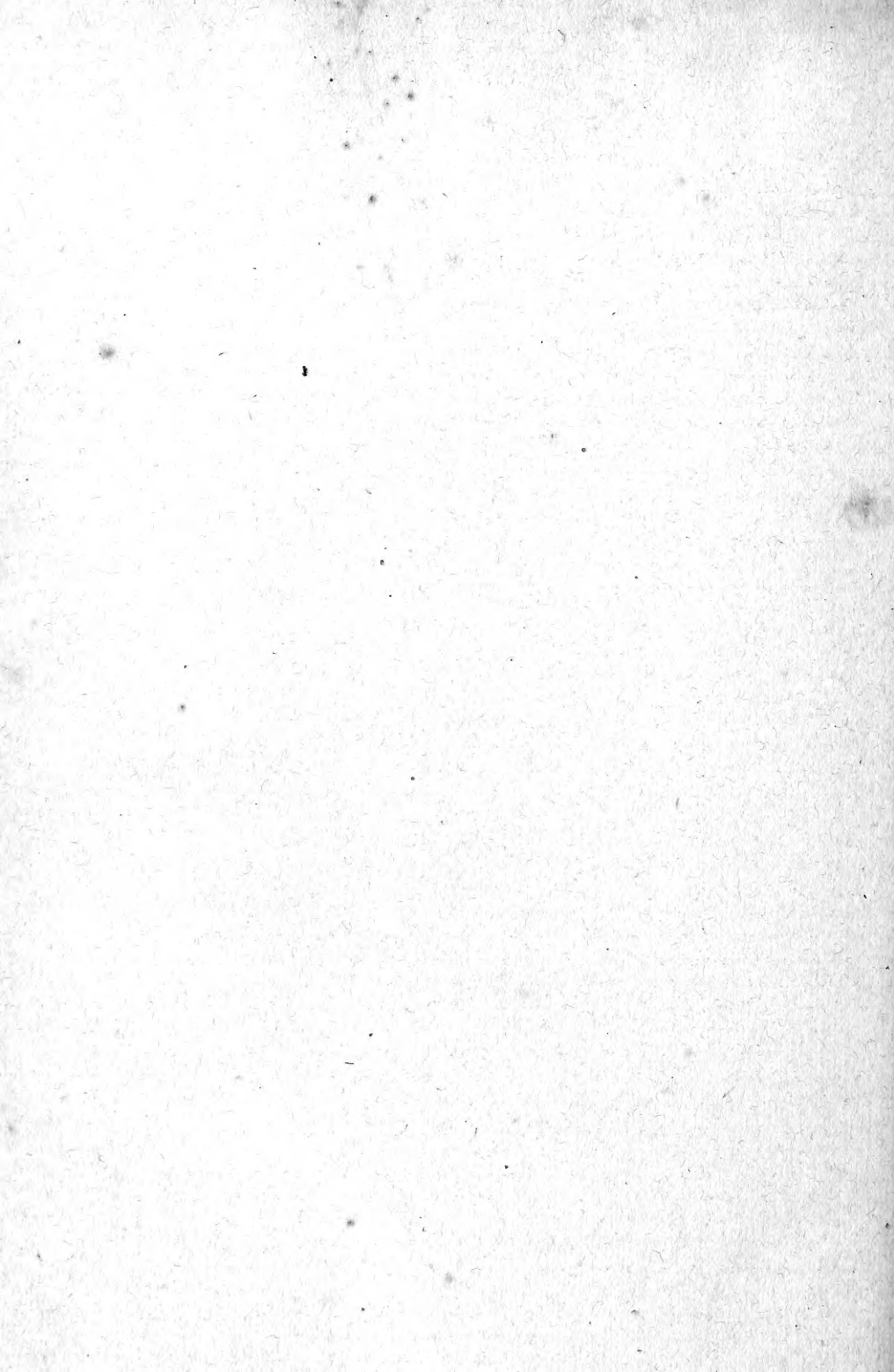












5 WHSE 04635

